

Phytocoenologia	11 (4)	455-669	Stuttgart-Braunschweig, May 21, 1984
-----------------	--------	---------	--------------------------------------

Pflanzengesellschaften und Blütenbesucher-Gemeinschaften: bioökologische Untersuchungen in einem nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasen (Mesobrometum) im Kaiserstuhl (Südwestdeutschland)*

von ANSELM KRATOCHWIL, Freiburg i.Br.

mit 3 Photos, 61 Figuren, 39 Tabellen

Plant communities and flower-visiting insects: biocoenological studies in a fallow limestone grassland (Mesobrometum) in the Kaiserstuhl (Southwestern Germany)

Abstract. The main subject of the following study is the question of synecological interactions between flowers and insects on the complex level of plant communities and communities of flower-visiting insects. The studied area represents a fallow limestone grassland complex (Mesobrometum) in the Kaiserstuhl.

In the two years (1979 and 1980) 3600 flower-visiting insects (Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera and Coleoptera) could be observed visiting 71 different plant species. The high species diversity is shown by the fact that 102 bee species and 56 butterfly species were recorded in an area of 4000 m².

Botanical, zoological and flower-ecological results and their discussion form the three main parts of this paper. Special attention is paid to the phenology of flowers and insects (the "co-phenology") and to questions of population dynamics (flight activities of insects, flowering times of entomophilous plants) especially under consideration of area geography.

It is shown that the history of the flora and fauna is important in the interpretation of the flower-visitor communities beside the different competitive exclusion mechanisms (e.g. staggering of flowering times by plants, different lengths of mouth parts by insects, food niche contraction or niche expansion).

The limestone grasslands (Mesobrometum) in southwestern Germany are characterized by a high percentage of submediterranean and subcontinental plant and animal species. A phenological analysis (flowering times of entomophilous plants, flight activities of Hymenoptera Apoidea and Lepidoptera) yields four seasonal periods named by the area geographical centre of their species: eurosibirian period (March, April), submediterranean period (May, June), eurosibirian period (July), eurosibirian period with subcontinental and submediterranean elements (August, September). Vegetation, Apido- and Lepidofauna of the same area type correspond in their phenology (co-phenology). The flower-visiting insects of the studied area prefer plants of the same geoelement.

It is argued that the euryanthic behaviour of Hymenoptera Apoidea is a highly developed feature representing the precondition ("preadaptive plateau") of longer time of flower-visiting during the year, of bivoltinism and socioevolution. Stenanthy can be interpreted as an original feature and, in middle European bees, can only be understood with regard to the history of flora and fauna of the postglacial period.

* Überarbeitete und gekürzte Fassung einer Dissertation am Biologischen Institut I der Universität Freiburg i.Br. (KRATOCHWIL 1983a).

0340-269X/84/0011-0455 \$ 53.75

© 1984 Gebrüder Borntraeger, D-1000 Berlin · D-7000 Stuttgart

Inhalt

1. Einführung	457
2. Physisch-geographische Grundlagen	459
2.1 Lage und Charakterisierung des Untersuchungsgebietes	459
2.2 Klima im Kaiserstuhl	460
2.3 Klima und Witterungsverlauf während des Untersuchungszeitraumes	460
3. Methodik	462
3.1 Untersuchungszeitraum	462
3.2 Zur pflanzensoziologischen Aufnahmetechnik	462
3.3 Analyse der pflanzensoziologischen Ergebnisse	464
3.4 Die phänologische Erfassung des jahreszeitlichen Blühaspektes	464
3.5 Die Aufnahme der für die einzelnen Pflanzenarten charakteristischen Blütenbesucher-Spektren	465
3.6 Analyse der Blütenbesucher-Spektren	466
4. Botanische Ergebnisse und Diskussion	470
4.1 Pflanzensoziologische Charakterisierung des Untersuchungsgebietes	470
4.1.1 Charakterisierung der Pflanzengesellschaften	470
4.1.2 Zur Syndynamik der untersuchten Pflanzengesellschaften	474
4.1.3 Vegetation im Randbereich der Fläche	475
4.2 Angaben zur Systematik und Biologie der im Gebiet untersuchten entomophilen Pflanzenarten	476
4.2.1 Allgemeines	476
4.2.2 Syntaxonomische Zugehörigkeit	476
4.2.3 Sippentaxonomische Zugehörigkeit	479
4.2.4 Arealtypen-Spektrum	482
4.2.4.1 Sippen- und syntaxonomische Auswertung	482
4.2.4.2 Aspekte der Vegetationsgeschichte	485
4.2.5 Blumentypen-Spektrum	487
4.3 Blühphänologie	489
4.3.1 Floreszenzmenge	489
4.3.2 Die Blühzeiten der einzelnen Pflanzenarten und ihr jahreszeitlich wechselnder Aspekt (Blumenwellen)	497
4.3.3 Die jahreszeitliche Verteilung der Fabaceen, Compositen, Labiaten und Umbelliferen	506
4.3.4 Das phänologische Verhalten der Rasen- und Saum-Pflanzenarten unter besonderer Berücksichtigung pflanzensoziologischer und arealgeographischer Aspekte	507
4.3.5 Die jahreszeitliche Verteilung der nach verschiedenen Blumentypen aufgeschlüsselten Pflanzenarten	510
4.3.6 Vergleich der Blumendichte der einzelnen Pflanzenarten in den Jahren 1979 und 1980	512
4.3.7 Vergleich der Zeitpunkte der Blühmaxima der einzelnen Pflanzenarten in den Jahren 1979 und 1980	514
4.3.8 Blühdauer	514
5. Zoologische Ergebnisse und Diskussion	523
5.1 Apidofauna	523
5.1.1 Artenspektrum, Häufigkeit, Unterschiede zwischen den Jahren	523
5.1.2 Angaben zur Biologie und Ökologie	533
5.1.2.1 Tiergeographische Angaben (Faunenelemente)	533
5.1.2.2 Ökologischer Verbreitungstyp	540
5.1.2.3 Habitatzugehörigkeit	544
5.1.2.4 Nistweise	546
5.1.3 Phänologie	547
5.1.3.1 Allgemeines	547
5.1.3.2 Die Flugzeiten der apoiden Hymenopteren (Gattungsniveau)	548
5.1.3.3 Die Staffelung der Flugzeiten (Artniveau)	553

5.1.3.4 Die jahreszeitliche Verteilung der nach verschiedenen Arealtypen, ökologischen Verbreitungstypen und Vegetationstypen aufgeschlüsselten Arten	557
5.2 Lepidofauna	563
5.2.1 Artenspektrum, Häufigkeit, Unterschiede zwischen den Jahren	563
5.2.2 Angaben zur Biologie und Ökologie	570
5.2.2.1 Tiergeographische Angaben (Faunenelemente)	570
5.2.2.2 Ökologische Verbreitungstypen	571
5.2.2.3 Habitatzugehörigkeit	575
5.2.2.4 Futterpflanzen der Larven	577
5.2.3 Phänologie	577
5.2.3.1 Allgemeines	577
5.2.3.2 Die Flugzeiten der einzelnen Lepidopteren-Familien	578
5.2.3.3 Die Staffelung der Flugzeiten verschiedener Lepidopteren-Arten	579
5.2.3.4 Die jahreszeitliche Verteilung der nach verschiedenen Arealtypen, Habitattypen und ökologischen Verbreitungstypen aufgeschlüsselten Arten	581
6. Blütenökologische Ergebnisse und Synthese	585
6.1 Problemstellung	585
6.2 Blütenbesucher und ihr Pflanzenarten-Spektrum: ausgewählte Beispiele	589
6.2.1 Allgemeines	589
6.2.2 Apoide Hymenopteren	589
6.2.2.1 Hylaeus	592
6.2.2.2 Panurgus	596
6.2.2.3 Andrena	597
6.2.2.4 Dufourea	609
6.2.2.5 Rhophites	610
6.2.2.6 Halictus/Lasioglossum	610
6.2.2.7 Dasypoda	618
6.2.2.8 Chelostoma	619
6.2.2.9 Osmia	620
6.2.2.10 Megachile	622
6.2.2.11 Eucera	623
6.2.2.12 Bombus	623
6.2.3 Lepidopteren	628
6.2.3.1 Pieridae	628
6.2.3.2 Nymphalidae	632
6.2.3.3 Satyridae	634
6.2.3.4 Lycaenidae	635
6.2.3.5 Hesperidae	637
6.2.3.6 Zygaenidae	637
6.3 Die Größe des Blütenbesucher-Spektrums und ihre möglichen Ursachen	638
7. Aspekte der Co-Phänologie, Biogeographie und Co-Evolution	643
Zusammenfassung	657
Dank	660
Literatur	660

1. Einführung

Blütenökologische Untersuchungen haben eine lange Tradition. Als „Väter der Blütenökologie“ können Joseph Gottlieb KOELREUTER (1733–1806) und besonders Christian Konrad SPRENGEL (1750–1816) gelten, der als erster versuchte, unter dem Blickwinkel der idealistischen Morphologie die mutualistischen Beziehungen Blüte/Insekt zu erklären (SPRENGEL 1793). Der eigentliche Beginn

kausalanalytisch orientierter blütenökologischer Forschung setzte mit Charles DARWIN ein: Seine Selektionstheorie veränderte schlagartig die Ausgangsposition; die Frage nach evolutionsbiologisch interpretierbaren Adaptationen zwischen Blume und Insekt erfuhr ein zentrales Interesse. Ein intensives Studium blütenökologischer Phänomene begann, verbunden mit den Namen HILDEBRAND (1867), DELPINO (1868 ff.), H. MÜLLER (1873, 1881), LOEW (1884), KIRCHNER (1911) u.a. So stellt die zusammenfassende Darstellung von KNUTH (1898 ff.) auch heute noch ein wertvolles Nachschlagewerk dar.

Ab etwa 1920 bekam die Blütenökologie neue Anstöße. Während bis zu diesem Zeitpunkt die „klassische Periode“ blütenökologischer Forschung weitgehend auf Feldbeobachtungen beruhte, verfolgte nun die „experimentelle Blütenökologie“ neue Forschungsziele (s. z.B. die zahlreichen Arbeiten von v. FRISCH, KNOLL und KUGLER, zit. in KUGLER 1970). Experimentelle Untersuchungen werden heute besonders unter populationsgenetischem Blickwinkel fortgesetzt (z.B. GRANT 1955, STEBBINS 1957, 1958). Auch Fragen des Energieflusses zwischen Blüte und Blütenbesucher haben eine große Bedeutung erlangt (z.B. HEINRICH & RAVEN 1972, HEINRICH 1975a).

Es muß gefragt werden, ob die von zahlreichen Autoren (s. z.B. die umfangreichen bibliographischen Angaben bei KUGLER 1970, PROCTOR & YEO 1975, FAEGRI & v.d. PIJL 1979) studierten Beziehungen zwischen Blume und Insekt nicht auch auf der komplexeren Ebene von *Pflanzengesellschaften* und *Blütenbesucher-Gemeinschaften* untersucht werden können, und ob sich nicht gerade dadurch auf der höheren Ebene der Gemeinschaftsstruktur neue, u.a. auch evolutionsbiologische Fragestellungen eröffnen und vielleicht beantworten lassen. Dies bringt auch das folgende Zitat zum Ausdruck (FAEGRI & v.d. PIJL 1979: 3): „Modern trends in pollination ecology can be summarized under the following headings: . . . The realization that pollination ecology must be seen in a total community context, even if there are few quantitative data in literature as yet. Until now, the evolution of community pollination spectra has only been touched upon.“

Die Frage nach den Wechselbeziehungen von Pflanzengesellschaften und Blütenbesucher-Gemeinschaften und danach, ob ein solch komplexes Gefüge überhaupt faßbar und auflösbar ist, kann als das zentrale Thema der vorliegenden Untersuchung gelten. Zudem ergeben sich Aspekte für den praktischen Naturschutz, so z.B. die Frage nach der bioökologischen Bedeutung brachliegender Halbtrockenrasen (s. KRATOCHWIL 1983b und im Druck).

Als neue und in der Literatur bisher kaum oder noch nicht berücksichtigte Gesichtspunkte ergaben sich u.a. folgende Fragen:

- Gibt es Beziehungen zwischen der Phänologie der Pflanzenarten in einer Pflanzengesellschaft und ihrer arealgeographischen Herkunft?
- Wie sieht die tiergeographische Herkunft der sie besuchenden und zum Teil auch bestäubenden Insektenarten aus?
- Können wir in einer Pflanzengesellschaft für Pflanzen und blütenbesuchende Insektenarten desselben Arealtyps eine ähnliche Phänologie feststellen, die mit dem jahreszeitlichen Witterungsverlauf des Hauptverbreitungsgebietes dieser Arten im Zusammenhang steht?

- Gibt es in einer Pflanzengesellschaft vielleicht sogar Anzeichen für ein *c o - a d a p t i v e s S y s t e m* von Pflanzenarten und den sie besuchenden Insektenarten desselben Arealtyps und einer in gegenseitiger Abhängigkeit entstandenen zeitlichen Synchronisation, die wir als *C o - P h ä n o l o g i e* bezeichnen wollen?

Es lag nahe, für eine solche Untersuchung eine Halbtrockenrasen-Phytozönose im sommerwarmen und wintermilden Kaiserstuhl auszuwählen. Einerseits gehören die Mesobrometen zu den Blumen-reichsten und farbenprächtigsten Pflanzengesellschaften Mitteleuropas, andererseits kommt im Kaiserstuhl aufgrund der günstigen klimatischen Verhältnisse und der Faunengeschichte eine Vielzahl von Insekten vor, u.a. auch zahlreiche submediterran und pannonisch verbreitete Arten. Von daher konnte mit einer artenreichen Blütenbesucher-Gemeinschaft gerechnet werden.

Viele Mesobrometen werden im Kaiserstuhl seit etwa 40 Jahren nicht mehr gemäht. Vergleiche mit älteren pflanzensoziologischen Aufnahmen (v. ROCHOW 1948) zeigen eine deutliche Veränderung: es dringen *S a u m - P f l a n z e n - a r t e n* (z.B. *Geranium sanguineum*, *Anthericum ramosum*, *Coronilla varia*, *Origanum vulgare*) in die brachliegenden Halbtrockenrasen ein (WILMANN 1975, 1977). So bot sich als weitere Möglichkeit an, die Dynamik von Pflanzengesellschaften in ihren Auswirkungen auf die Blütenbesucher-Gemeinschaften zu studieren.

2. Physisch-geographische Grundlagen

2.1 Lage und Charakterisierung des Untersuchungsgebietes

Die 0,4 ha große Untersuchungsfläche liegt im Naturschutzgebiet „Scheibenbuck“, nördlich von Schelingen im Zentrum des Kaiserstuhls (48°6'N, 7°41'E), (Fig. 1, 2). Als geologischen Untergrund finden wir vulkanisches Essexitgestein, das von einer in der Regel dünnen Lößauflage überzogen ist (GEOLOG. LANDESAMT BAD.-WÜRTT. 1957–1959, WIMMENAUER 1977). Den größten Teil der Fläche nimmt ein versaumter Halbtrockenrasen in Hanglage ein (Hangneigung 25°–30°, Höhendifferenz 17,2 m (392,8 m NN–410 m NN), Südost-Exposition), der am Hangfuß in eine brachgefallene Glatthaferwiese übergeht (Photo 1). Die Fläche wird von Gebüsch- und Waldvegetation umgeben und bildet somit ein recht klar von seiner Umgebung abgrenzbares Gebiet. Im Nordwesten erreicht die Beobachtungsfläche den Bergkamm.

Der untersuchte Rasen-Vegetationskomplex läßt sich in eine Catena mit drei Bereichen gliedern:

- a) versaumter Halbtrockenrasen: sehr trockene Ausbildung mit Übergängen zum Volltrockenrasen (*M e s o b r o m e t u m g l o b u l a r i e t o s u m*, *X e r o b r o m e t u m*);
- b) versaumter Halbtrockenrasen: frischere Ausbildung (*M e s o b r o m e t u m p r i m u l e t o s u m*);
- c) brachgefallene Glatthaferwiese (*A r r h e n a t h e r e t u m*-Brache).

2.2 Klima im Kaiserstuhl

Der Kaiserstuhl zeichnet sich klimatisch aufgrund seiner besonderen geographischen Insellage im südlichen Oberrheingraben durch hohen Sonnenscheinreichtum, hohe Sommertemperaturen, milde Winter und geringe Niederschlagsmengen aus. Warmlufteinbrüche über die Burgundische Pforte und Ausstrahlungen der „Colmarer Trockeninsel“, häufige Temperaturinversionen im Winter, der Schutz durch den 1200–1400 m hohen Vogesenkamm, der die Niederschläge der aus dem Westen kommenden Luftmassen auffängt, sind wesentliche Faktoren, die das Lokalklima des Kaiserstuhls entscheidend beeinflussen. In der Regel wird etwa an 240 Tagen im Jahr eine Durchschnittstemperatur von mindestens 5 °C erreicht. Die jährliche Niederschlagsmenge beträgt im zentralen Kaiserstuhl bei Schelingen (314 m NN), in dessen Nähe sich das Untersuchungsgebiet befindet, nur 720 mm. Der das Zentrum umgebende Gebirgskamm (Fig. 2) bietet vor allem einen wirksamen Schutz gegen kalte Ost- und Nordost-Winde und gewährt den warmen Südwest-Winden freien Zutritt.

2.3 Klima und Witterungsverlauf während des Untersuchungszeitraumes

Das Makroklima gibt zwar einen groben Rahmen für die im Gebiet herrschenden klimatischen Standortfaktoren wieder, diese reichen jedoch für eine Charakterisierung des für blütenbesuchende Insekten wichtigen Mesoklimas nicht aus. Daher wurden eigene Klimamessungen (Temperatur und Luftfeuchte in 50 cm Höhe über der Erdoberfläche, Gesamt-Himmelsstrahlung) über den gesamten Untersuchungszeitraum durchgeführt. In Tabelle 1 sind die Monatsmittel der verschiedenen Klimadaten des Untersuchungsgebietes (Durchschnittswerte über die Jahre 1979–1981) angegeben (ausführlich in KRATOCHWIL 1983a).

Tabelle 1. Maximale, minimale und durchschnittliche Temperatur-Monatsmittel des Untersuchungsgebietes in °C (1979–1981); Temperaturdifferenzen zwischen maximaler und minimaler Tagestemperatur im Monatsdurchschnitt in °C (1979–1981); monatliche Anzahl der trockenen Tage, der Tage mit Niederschlag in mm und die monatliche Niederschlagsmenge in mm (1979–1981); monatlicher Tagesdurchschnitt der Sonnenscheindauer in Stunden (eigene Messungen). Der Thermohygrograph befand sich in einem Wetterhaus 50 cm vom Erdboden entfernt, der Aktinograph (nach ROBITZ) war auf der Wetterstation in 1 m Höhe vom Erdboden angebracht.

Monat	Temperatur-Monatsmittel in °C			Tagestemperatur- Diff. Maximum/ Minimum Monatsmittel in °C	Monatliche Anzahl trocken. Tage	Tage mit Nieder- schlag in mm			Monats- nieder- schlag in mm	Sonnenscheindauer monatlicher Tagesdurch- schnitt in Stunden
	Maximum	Minimum	Durch- schnitt			0,1-5,0	5,1-10	>10		
März	11,4	3,8	7,6	7,6	12,6	15,3	2,0	1,0	52,0	2,4
April	13,9	4,3	9,1	9,3	15,3	12,0	1,3	1,3	41,8	4,0
Mai	18,7	9,1	13,9	11,0	14,6	12,0	2,3	2,0	73,9	4,3
Juni	21,4	11,7	16,5	9,8	13,6	10,3	3,0	3,0	88,2	3,8
Juli	22,5	12,4	17,5	9,8	16,6	8,3	3,6	2,3	77,5	3,7
August	24,0	13,1	18,6	11,0	20,0	9,6	2,6	2,0	85,5	5,2
September	22,1	11,8	16,9	11,1	17,6	7,6	2,6	2,6	60,5	3,5
Oktober	15,3	7,2	11,3	8,5	15,5	12,0	1,0	2,5	69,7	2,7
November	7,5	1,4	4,4	6,0	12,0	9,5	2,5	-	25,2	2,5

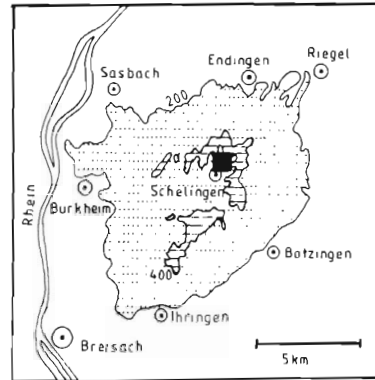
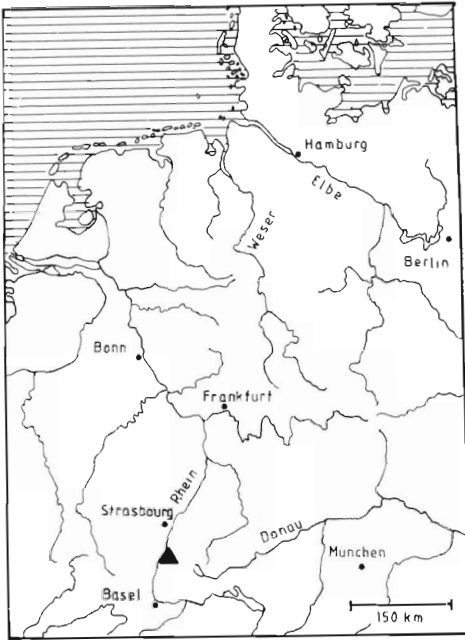


Fig. 2. Das Naturschutzgebiet „Scheibebuck“ und seine Lage im Zentral-Kaiserstuhl (■).

Fig. 1. Lage des Kaiserstuhls in Mitteleuropa (▲).

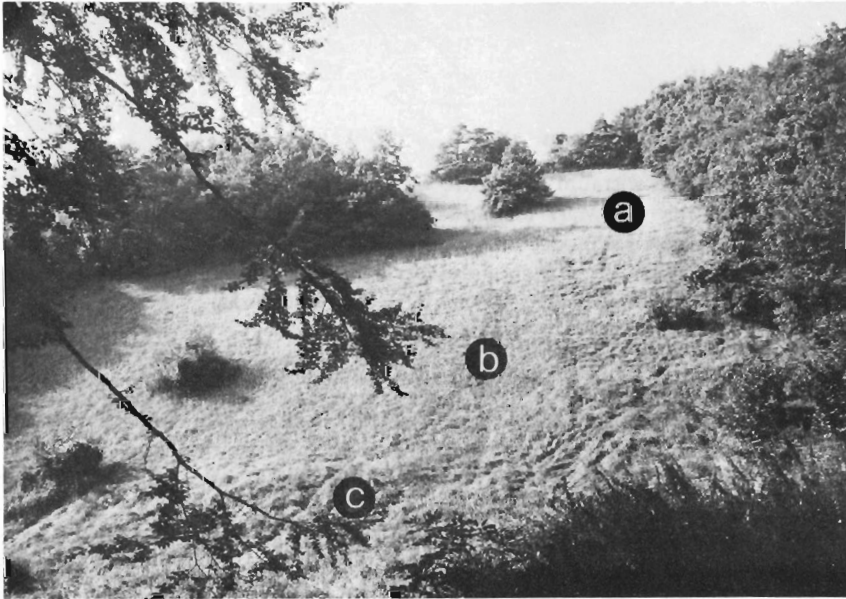


Photo 1. Die Untersuchungsfläche im Naturschutzgebiet „Scheibebuck“/Kaiserstuhl. Der steile, südost-exponierte Hang wird von einem versauerten Mesobrometum überzogen, das im oberen Teil (a) einer trockenen Subassoziaton zuzuordnen ist (Mesobrometum globularietosum), im unteren Teil (b) einer frischeren Subassoziaton ist (Mesobrometum primuletosum). Am Hangfuß (c) geht das Mesobrometum primuletosum in eine Arrhenatheretum-Brache über.
10.9.1982

Spitzentemperaturen von über 30 °C wurden 1979 an 12 Tagen, 1980 an 4 Tagen und 1981 an 7 Tagen erreicht; Temperaturen über 25 °C waren 1979 an 54 Tagen, 1980 an 31 Tagen und 1981 an 41 Tagen zu verzeichnen. Für ein im Sommer kontinental getöntes Klima in der sonst stärker atlantisch beeinflussten Oberrheinebene (ELLENBERG 1956a) sprechen relativ hohe tageszeitliche Temperaturunterschiede, die durch hohe Tagestemperaturen und kältere Nächte hervorgerufen werden. Sie liegen in der Regel für das Gebiet im Durchschnitt bei 9 °C und 10 °C, wobei in den Sommermonaten die höchsten tageszeitlichen Temperaturschwankungen auftreten (Tab. 1). Eine Temperaturdifferenz von 17 °C und 18 °C an einzelnen Tagen ist keinesfalls selten. Am 25. Juli 1979 wurden 22 °C und am 6. August 1980 23 °C Temperaturdifferenz zwischen maximaler und minimaler Tagestemperatur gemessen.

Im Untersuchungszeitraum von 9 Monaten im Jahr (275 Tage) waren durchschnittlich 130 Tage ohne Niederschlag. Im Schnitt fielen nur an 30 Tagen mehr als 5 mm Niederschlag. Die im Verhältnis zu den anderen Monaten höheren Niederschlagssummen der Sommermonate (Tab. 1) haben ihre Ursache in den zu diesen Monaten recht häufig auftretenden starken Gewitterregen (TRENKLE 1982). Die Starkregen beschränken sich jedoch auf wenige Tage, so daß trotz der hohen Niederschlagswerte viele Tage regenfrei bleiben (im August durchschnittlich 20 Tage!).

Im Untersuchungszeitraum schien die Sonne durchschnittlich 3,6 Stunden pro Tag, ein hoher Wert, der die Bevorzugung des Kaiserstuhls als Weinbaulandschaft verständlich macht.

3. Methodik

3.1 Untersuchungszeitraum

Der Untersuchungszeitraum erstreckte sich im wesentlichen auf die Jahre 1979 und 1980 jeweils von März bis November. In beiden Jahren wurden die von Insekten besuchten blühenden Pflanzenarten des Gebietes phänologisch erfaßt und ihre charakteristischen Blütenbesucher-Spektren bestimmt; 1982 folgte eine pflanzensoziologische Analyse (42 Vegetationsaufnahmen).

3.2 Zur pflanzensoziologischen Aufnahmetechnik

Die Aufnahme und Analyse der Vegetation erfolgte nach der von BRAUN-BLANQUET (1964) entwickelten Methode (bei Schätzung der Artmächtigkeit Aufteilung der Ziffer 2 nach BARĀMAN, DOING & SEGAL 1964, Berechnung der Stetigkeiten nach TÜXEN 1974). Jedes der 42 in Figur 3 dargestellten Rasterquadrate, die auch zur phänologischen Erfassung des Blühaspektes dienten, wurde durch eine pflanzensoziologische Aufnahme dokumentiert. Die Größe betrug bei homogener Fläche 100 m²; bei Inhomogenität wurden jeweils homogene Teilflächen aufgenommen. Arten, die am Rande homologer Teilflächen lagen und die dennoch mitberücksichtigt wurden, sind in der pflanzensoziologischen Tabelle (Tab. 2) in Klammern gesetzt. Auf Soziabilitätsangaben wurde – obwohl Kritiker sie als arteigene, weitgehend konstante Merkmale darstellen (z.B. ELLEN-

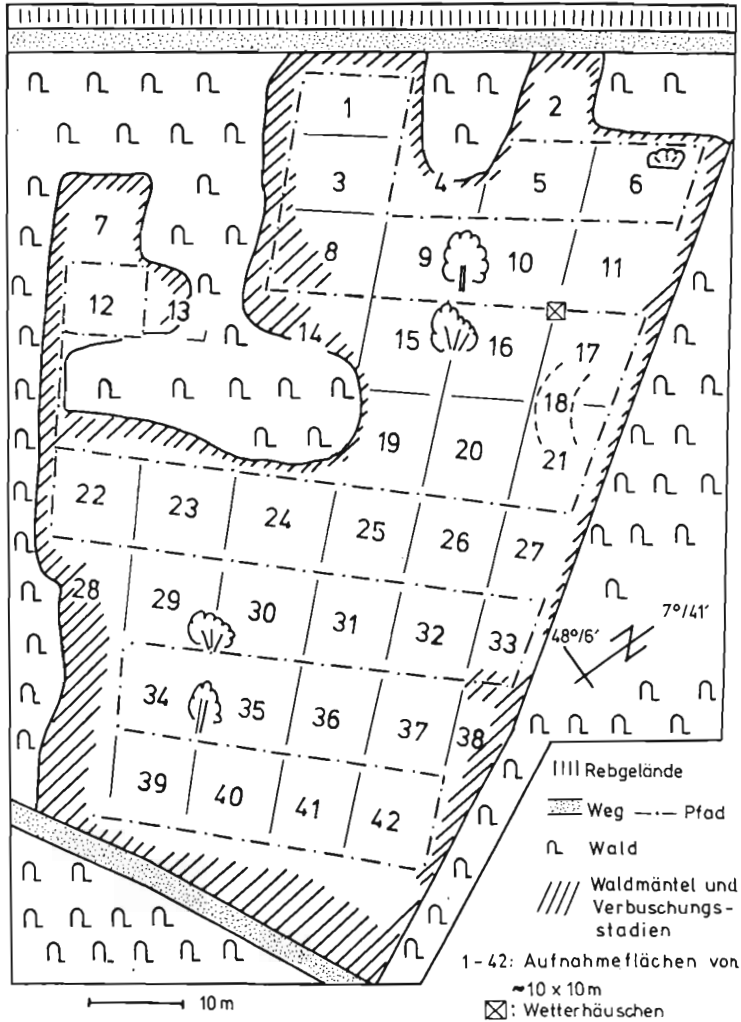


Fig. 3. Untersuchungsfläche im Naturschutzgebiet „Scheibenbuck“.

BERG 1956b) – nicht verzichtet, da sie auch einen wesentlichen Beitrag für die Blumenmengen-Verteilung auf der Fläche liefern können.

Die floristische Zusammensetzung der regelmäßig gemähten Kaiserstühler Halbtrockenrasen vor etwa 40 Jahren ist der Dissertation von ROCHOWS (1948) entnommen. Die Stetigkeiten der einzelnen Arten in den Aufnahmen von ROCHOWS (*Mesobrometum typicum* und *daucetosum carotae*) wurden aus den Originaltabellen berechnet (s. dazu KRATOCHWIL 1983a).

3.3 Analyse der pflanzensoziologischen Ergebnisse

Nach einer pflanzensoziologischen Gliederung des Untersuchungsgebietes (s. Tab. 2) und Literaturlauswertung (u.a. DIERSCHKE 1974, OBERDORFER 1978, 1979, v. ROCHOW 1948, WILMANN 1975) war es möglich, Rasen- von Saum-Pflanzenarten zu trennen. Die Zuordnung wurde nach dem pflanzensoziologischen Schwerpunkt der Art bestimmt. Dies schließt nicht aus, daß es auch Grenzfälle gibt: Arten, die zwar ihren Schwerpunkt in Rasen haben, aber dennoch in Säume eindringen, so z.B. *Euphorbia cyparissias*, *Heracleum sphondylium* u. a.

3.4 Die phänologische Erfassung des jahreszeitlichen Blühaspektes

Die Phänologie wurde von allen blühenden Pflanzenarten aufgenommen, an deren Blüten im Verlauf des Untersuchungszeitraumes von zwei Jahren (1979–1980) Insektenbesuche festgestellt werden konnten: Dies waren 71 von 144 Pflanzenarten. In der phänologischen Aufnahme fanden neben den charakteristischen Arten der Mesobromion- und Geranion-Gesellschaften auch solche Berücksichtigung, die nur als „Begleiter“ klassifiziert werden können.

Das Untersuchungsgebiet wurde in 42 Beobachtungsquadrate eingeteilt (Fig. 3), so daß ein Raster entstand, das als Grundlage für die phänologischen und blütenökologischen Untersuchungen diente. Die Flächengröße der Quadrate beträgt etwa $10 \times 10 \text{ m}^2$. Neben der präzisen Erfassung der quantitativen Verteilung der Blütenpflanzen auf der Beobachtungsfläche erschien diese Rasterung auch als die einzige praktikable Möglichkeit, eine so große Fläche flächendeckend phänologisch zu bearbeiten.

Bei der herkömmlichen phänologischen Erfassung des Blühaspektes werden in der Regel Deckungsgrade in Anlehnung an die Skala von BRAUN-BLANQUET (1964) zugrundegelegt, um die Blumenmenge zu schätzen (s. z.B. DIERSCHKE 1972, FÜLLEKRUG 1967, 1969).

Unter Blumenmenge ist hierbei der Prozentanteil einer Probestfläche zu verstehen, der von den Blüten und Blütenständen bedeckt wird, wenn man sich diese auf den Boden projiziert denkt. Nach einer modifizierten Skala von DIERSCHKE (1972) werden vier Kategorien unterschieden (zumeist liegt die Blumenmenge unter 25 % Deckung):

- 2 : 11–25 % deckend
- 1 : 6–10 % deckend
- + : 3– 5 % deckend
- r : 1– 2 % deckend

Eine solche Aufnahmemethode birgt jedoch eine Fülle von Ungenauigkeiten. Bei der Verwendung einer Flächengröße von $10 \times 10 \text{ m}^2$ sind Unterschiede von 2 %, 5 % und 10 % Blumenmenge sehr schwer schätzbar. Die unterschiedliche Blütengröße und Lage der Blüten, vertikal orientierte Blütenstände, die ebenfalls auf den Boden projiziert werden müssen, u.a. erschweren eine Schätzung der Deckung sehr. Aus diesen Gründen wurde bei dieser Untersuchung die Anzahl der Blüten oder Blütenstände gezählt bzw. bei hoher Blumenmenge geschätzt. Der Zähl- bzw. Schätzfehler liegt in der Regel bei 5–10 %. Als Blüte wurde das Stadium der generativen Entwicklungsphase bezeichnet, bei welchem die inneren Blütenteile deutlich erkennbar waren.

Der quantitativen Erfassung lag folgende Einteilung in vier verschiedene

Floreszenz-Typen, die als gezählte bzw. geschätzte Einheiten bei der Beschreibung des Blühaspektes einander gleichgesetzt wurden, zugrunde:

1. Einzelblüten (z.B. *Geranium sanguineum*, *Helianthemum nummularium*);
2. Infloreszenzen (z.B. *Hieracium pilosella*, *Hippocrepis comosa*);
3. Synfloreszenzen 1. Ordnung (z.B. *Origanum vulgare*, *Heraclium sphondylium*);
4. Synfloreszenzen ab 2. Ordnung (z.B. *Bupleurum falcatum*, *Galium verum*).

Mit dieser Methode kann nun eine exakte vergleichende Beschreibung des Blühaspektes erfolgen. Blütengröße bzw. Schauapparatfläche multipliziert mit der jeweiligen Anzahl der Blüten ergibt den Deckungswert im Sinne der „Blütenmenge“ nach DIERSCHKE (1972).

Da für die meisten Insektenarten das Erkennen der Blüten über große Entfernungen optisch erfolgt, stellen diese Deckungswerte verschiedener Pflanzenarten eine quantitativ faßbare Menge an vorhandenen Blumensignalen dar. Mit der Zuordnung der blühenden Arten zu verschiedenen Rasterquadraten kann neben dem zeitlichen Aspekt (der Phänologie) auch die räumliche Verteilung der Blumensignale innerhalb der Beobachtungsfläche berücksichtigt werden. Die Erfassung der Blumenzahlen der verschiedenen Arten erfolgte in allen Quadraten innerhalb von 2 (Frühjahr) bis 9 Stunden (Mai-August) im Abstand von 5–7 Tagen.

3.5 Die Aufnahme der für die einzelnen Pflanzenarten charakteristischen Blütenbesucher-Spektren

Die Aktivität der blütenbesuchenden Insekten hängt in sehr großem Umfang von den jeweiligen Witterungsfaktoren ab. Günstige Tagestemperaturen, Sonnenschein und geringer Wind wirken sich positiv auf die Besucherhäufigkeit an Blüten aus und erhöhen gleichzeitig die Anzahl möglicher Einzelbeobachtungen¹.

In den Jahren 1979 und 1980 wurden bei günstiger Witterung insgesamt 259 Stunden zur Aufnahme von Blütenbesucher-Spektren auf der Beobachtungsfläche verwendet. In den Monaten April bis September lag die monatliche durchschnittliche Beobachtungsdauer bei 40 Stunden. Die meisten Beobachtungsstunden fallen in den Zeitraum zwischen 9 und 15 Uhr, eine Zeitspanne, innerhalb derer auch die größte Aktivität der Blütenbesucher zu erwarten ist. Zwei- bis dreimal in der Woche wurde die Probefläche in diesem Zeitraum aufgesucht und das in

¹ Bei Temperaturen unter 13–16 °C (LINSLEY 1958) ist die Aktivität der apoiden Hymenopteren-Arten bereits wesentlich eingeschränkt. HAESELER (1972) stellt als untere Temperaturgrenze, bei der aculeate Hymenopteren noch aktiv sind, 11–13 °C fest. Bei solchen Temperaturen waren nur noch stark behaarte Bienen (*Bombus*-Arten, *Andrena armata* Gm., *Anthophora acervorum* L. oder *Osmia rufa* L.) beim Blütenbesuch anzutreffen. Als obere Temperaturgrenze gibt HAESELER (1972) 45 °C an; KROGERUS (1932) kommt aufgrund von Temperatur-Resistenzversuchen an *Andrena argentata* Sm. auf ein ähnliches Ergebnis. REINIG (1970) traf ein Weibchen von *Bombus pratorum* L. noch bei 4,5 °C beim Blütenbesuch an. In der Regel liegt jedoch auch bei Hummeln die niedrigste Temperatur, bei der die Tiere noch Pollen sammeln, zwischen 10–13 °C.

Bei Lepidopteren wird als untere Grenze 18 °C, als obere Grenze etwa 30 °C angenommen (POLLARD et al. 1975, STEFFNY 1982).

der Figur 3 eingezeichnete Wegenetz begangen, die auf den verschiedenen Blüten angetroffenen und sofort ansprechbaren Insektenarten (insbesondere Lepidopteren- und Hummelarten) protokolliert, sonstige Insektenarten (in der Regel andere Hymenopteren, Dipteren und Coleopteren) beim Blütenbesuch mit einem Gläschen oder Insektennetz gefangen und zur näheren Determination präpariert.

Es läßt sich wohl kaum vermeiden, daß Arten mit großer Fluchtdistanz oder auch sehr kleine Insektenarten im Blütenbesucher-Spektrum unterrepräsentiert sind. Dies gilt mit Sicherheit bei den Hymenopteren für Arten der Gattung *Anthophora* mit den schnellsten Fliegern unter den Bienen. Bezeichnenderweise wurde kein Tier dieser Gattung im Untersuchungszeitraum gefangen! Zu den Arten mit großer Wendigkeit, hoher Wachsamkeit, schnellem Start und dadurch bedingt geringen Fangzahlen gehören auch die Vertreter der Pompiliden.

An Stellen höherer Blumendichte und großer Besucheraktivität wurde längere Zeit beobachtet. Der jeweilige Zeitpunkt jeder Einzelbeobachtung ist im Protokoll aufgeführt, da auch mit tageszeitlich bedingten Unterschieden im Besucher-spektrum und in der Anflughäufigkeit einzelner Insektenarten an die Blüten einer Pflanzenart gerechnet werden muß.

3.6 Analyse der Blütenbesucher-Spektren

Im Laufe der zwei Untersuchungsjahre wurden an 71 Pflanzenarten etwa 3600 Blütenbesuche beobachtet. Eine Auswertung der Blütenbesucher-Spektren erfolgte bei den apoiden Hymenopteren und bei den Lepidopteren auf Artniveau, bei den nicht-apoiden Hymenopteren, Dipteren und Coleopteren auf Familien-niveau². Wir wollen uns hier im wesentlichen auf die Ergebnisse bei den apoiden Hymenopteren und Lepidopteren beziehen.

Die einzelnen Insektenarten zeigen im Blütenbesuch einen sehr unterschiedlichen *Spezialisierungsgrad*: manchen Insektenarten dienen nur wenige Pflanzenarten als Nektar- und Pollenquelle (oligophage bzw. -lectische Arten), in seltenen Fällen sogar nur eine Pflanzenart (monophage bzw. -lectische Arten), andere dagegen können ein sehr großes Pflanzenarten-Spektrum nutzen (polyphage bzw. -lectische Arten), vgl. weiter Kap. 6.1. Während für die auf wenige Pflanzenarten im Blütenbesuch spezialisierten Insektenarten mit Ausnahme der von ihnen genutzten Nahrungsquelle das übrige Pflanzenangebot keine wesentliche Rolle spielt, hängt für die hinsichtlich des Nahrungserwerbes als „Generalisten“ zu bezeichnenden Insektenarten eine Bevorzugung einzelner Pflanzenarten in starkem Maße von der Pflanzenarten-Zahl und der im einzelnen von ihnen gebotenen Blumenmenge ab. So werden die ergiebigsten und am besten zugänglichen Pflanzenarten von den „Generalisten“ zuerst ausgebeutet. Die Frage der jeweiligen Konkurrenzverhältnisse zwischen den verschiedenen Insektenarten um die Nektar- und Pollenmenge einzelner Pflanzenarten spielt ebenfalls eine wesentliche Rolle.

Genaugenommen muß zunächst für jede einzelne Insektenart der Grad der *Stenanthie* (d.i. der Grad der ökologischen Amplitude des Blütenbesuches) festgestellt werden. Als Maßeinheit für den Grad der Stenanthie bietet sich die

² Nähere Angaben zur Determination s. KRATOCHWIL 1983a.

Größe der Nischenbreite³ (niche width, PIELOU 1972) an. Der errechnete Wert wird um so kleiner, je weniger Pflanzenarten eine Insektenart in um so höherem Maße nutzt; er erhöht sich mit steigender Anzahl der Ressourcen und mit zunehmender Gleichverteilung der Blütenbesuchs-Zahlen. Die gewonnenen Werte können als ein quantitatives Maß für die Beschreibung der stenanthen und euryanthen Eigenschaften der blütenbesuchenden Insektenarten dienen.

Hierbei ergeben sich gewisse Schwierigkeiten. In einer Pflanzengesellschaft bzw. in einem Gesellschafts-Komplex ist immer nur ein bestimmtes Pflanzenarten-Spektrum vorhanden, das nicht alle von einer blütenbesuchenden Insektenart nutzbaren Pflanzenarten enthält. Eine in ihrem gesamten Verbreitungsgebiet als polyphag bzw. polylectisch einzustufende Art kann in einem Teilareal – entsprechend dem dort vorhandenen begrenzten Pflanzenangebot – eine oligophage bzw. oligolectische Ernährungsweise zeigen. Die Frage der Stenanthie ist letztlich wohl nur zu beantworten, wenn das Verhalten einer Art in ihrem gesamten Verbreitungsgebiet bekannt ist (s. auch MOLDENKE 1975). Da die Areale von Insektenarten und ihren jeweiligen Nahrungspflanzen in der Regel nicht deckungsgleich sind, muß es auch Pflanzenarten geben, die, wenn sich die Areale der Pflanzenarten ausschließen, stellenäquivalent als Nahrungsquelle dienen.

Von vielen Insektenarten liegen aus dem Untersuchungsgebiet nur wenige Beobachtungen von Blütenbesuchen vor, so daß mit diesen Daten allein eine Präferenz für bestimmte Pflanzenarten nicht festgestellt werden kann. Eine Literaturauswertung und ein Vergleich der Beobachtungen muß hier zusätzliche Informationen liefern. Eine wesentliche Ursache für die geringen Blütenbesuchszahlen einzelner Arten in einem Gebiet liegt in deren Seltenheit begründet. STOECKHERT (1954) wies auf die Schwierigkeiten hin, die sich bei der Erfassung der Bienenfauna eines Gebietes ergeben. Hohe Blütenbesuchszahlen zeigten im Untersuchungsgebiet besonders die sozialen und damit auch individuenreichen Arten der Großgattung *Halictus/Lasioglossum* und der Gattung *Bombus*. Solche Hymenopteren-Arten mit sozialer Lebensweise haben eine besonders lange Flugzeit im Jahr. Da sich das Blütenpflanzen-Angebot im Laufe des Jahres stetig ändert, sind soziale Arten nur als „Generalisten“ überlebensfähig, die an möglichst vielen verschiedenen Pflanzenarten Pollen sammeln und Nektar aufnehmen können. Bei Bienenarten mit einem höheren Spezialisierungsgrad handelt es sich in der Regel um solitäre Arten, die in geringeren Individuenzahlen in einem Gebiet vorkommen und häufig auch sehr selten sind. Ein statistischer Nachweis einer Nahrungspräferenz ist deshalb schwierig.

³ Zur Berechnung der Nischenbreite wurde die Formel von COLWELL & FUTUYMA (1971) verwendet:

$$NB_i = \frac{Y_i^2}{\sum_j N_{ij}^2}$$

Y_i = Gesamtzahl der Blütenbesuche der Art i, die beobachtet wurden

N_{ij} = Anzahl der Blütenbesuche der Art i in der Ressourcenklasse j

1	2		3
a	b		
globularietosum	primuletosum		
	1	2	frische Ausb.
	trockene Ausbildung		

1 XEROBROMETUM

2 MESOBROMETUM UND DARAUSS HERVORGEGANGENE

VERSAUMUNGS- UND VERBUSCHUNGSSTADIEN

3 ARRHENATHERETUM - BRACHE

KENN- UND DIFFERENTIALARTEN FESTUCO-BROMETEA

AC XEROBROMETUM UND DIFF.

Globularia punctata, *Linum tenuifolium*,
Echium vulgare, *Calamagrostis acinosa*...

MESOBROMION- UND BROMETALIA-ARTEN

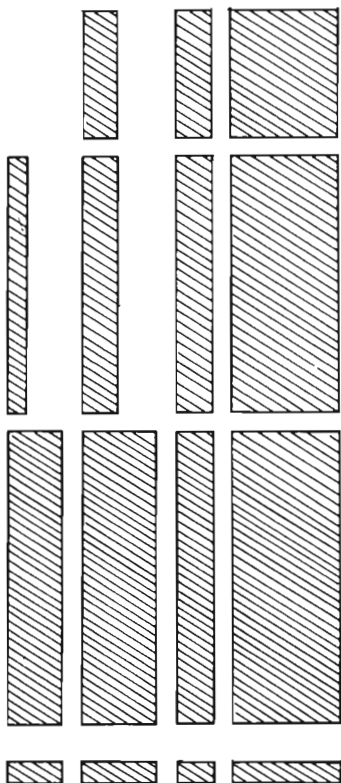
Teucrium chamaedrys, *Aster linocyrtis*
Koeleria macrantha, *Oxychloa stricta*...

AC MESOBROMETUM UND VC MESOBROMION

Onobrychis viciifolia, *Scabiosa columbaria*...

DC BROMETALIA ERECTI UND KC FESTUCO-BROMETEA

Helianthemum nummularium ssp. *ovatum*, *Dianthus*
carthusianorum, *Rhipocrepis comosa*, *Euphorbia*
cyprarioides...



KENN- UND DIFFERENTIALARTEN FRISCHERES MESOBROMETUM UND ARRHENATHERETUM-BRACHE

DIFF. 2b,3

Coronilla varia (Saum), *Daucus carota*, *Primula verticillata*...

DIFF. 2b

Campanula glomerata, *Trisetum flavescens*...

MOLINIO-ARRHENATHERETEA-ARTEN DIFF. 2b,3

Arrhenatherum elatius, *Lathyrus pratensis*...

ÜBRIGE DIFF. 2b,3

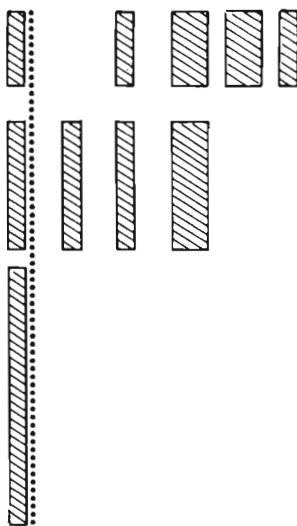
Poa angustifolia, *Stachys officinalis*...

MOLINIO-ARRHENATHERETEA DIFF. 3

Anthriscus sylvestris, *Heraclium sphondylium*...

ÜBRIGE DIFF. 3

Ranunculus nemorosus, *Pastinaca sativa*...



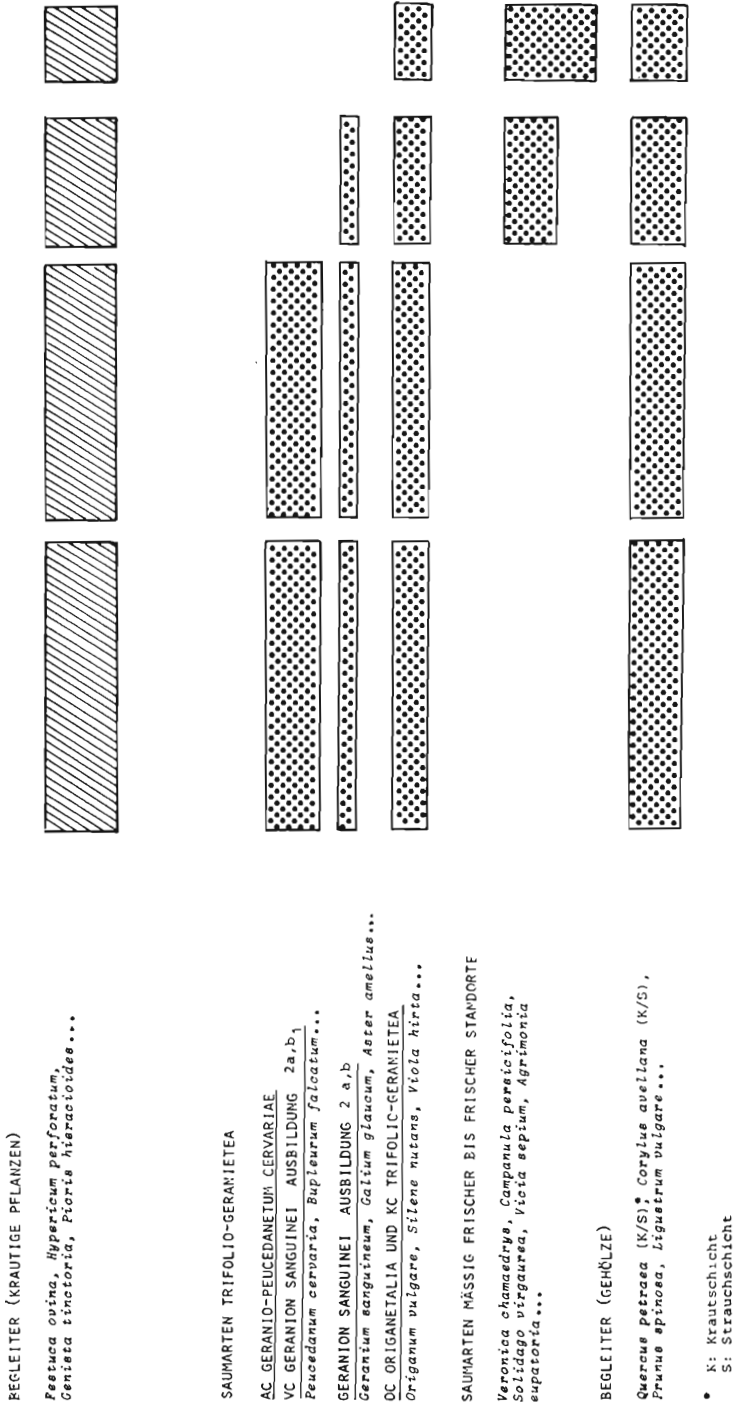


Tabelle 3. Schema zur pflanzensoziologischen Tabelle (s. Tab. 2) der Untersuchungsfläche im Naturschutzgebiet „Scheibenbuck“ (schraffiert: Rasen-Pflanzenarten, gepunktet: Saum-Pflanzenarten, gepunktete Linie: *Coronilla varia* = Saumart und Diff. 2b, 3).

4. Botanische Ergebnisse und Diskussion

4.1 Pflanzensoziologische Charakterisierung des Untersuchungsgebietes

4.1.1 Charakterisierung der Pflanzengesellschaften

Die Vegetation der 0,4 ha großen Untersuchungsfläche (Photo 1) stellt ein ver-saumtes Stadium eines Rasen-Vegetationskomplexes dar. Sie weist einen Stand-ortsgradienten auf: *Xerobrometum* – trockenes und frisches *Mesobrometum* – *Arrhenatheretum*-Brache (s. dazu die Tab. 2 und die daraus entwickelte pflanzensoziologische Gliederung, Tab. 3). Im folgenden seien die pflanzensoziologische Tabelle (Tab. 2) und die daraus in Form eines Kartierungsschemas entwickelte Darstellung (Tab. 3) kurz besprochen:

Ausbildung 1:

Im Randbereich der Fläche (Rasterquadrat 18) wuchs an einer Stelle ein sehr lückiger Rasen, der nur 40 % der Bodenoberfläche deckte. Pflanzensoziologisch ließ sich der Bestand als *Xerobrometum* klassifizieren. Die halbkreisförmige Ausdehnung deutet auf eine anthropogene Entstehung dieses Volltrockenrasens hin. Im wenige Meter daneben gelegenen Waldstück fanden sich Lesesteine, die möglicherweise hier auch einmal lagerten. Der Aspekt wird durch die blauen Blütenköpfchen von *Globularia punctata* bestimmt. Die Artenzahl ist mit 24 sehr

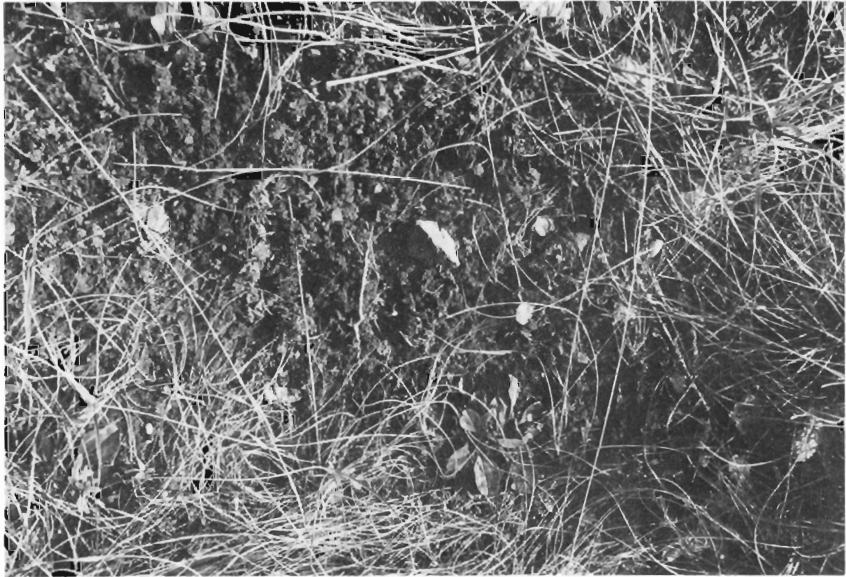


Photo 2. Lückige Stelle im Xerobrometum-Bereich nach nächtlicher Kammeis-Bildung. Die durch das Eis emporgehobenen Bodenpartikel sind wieder in sich zusammengefallen und verleihen den offenen Stellen ein krümeliges Aussehen. Durch Kammeis-Bildung erhalten sich lückige Stellen, die als Nisthabitate für apoide Hymenopteren (s. Kap. 5.1.5) große Bedeutung haben. 30.1.1983

niedrig; Saumarten wurden in diesem Bestand nicht festgestellt. Bemerkenswert ist das Vorkommen von *Pleurochaete squarrosa*, eines mediterranen Mooses des *Xerobrometum*. Die Lückigkeit dieser Fläche erhält sich durch Kammeisbildung, die mehrfach beobachtet werden konnte (Photo 2).

Ausbildung 2:

Mit Ausnahme der kleinen randlich gelegenen Volltrockenrasen-Parzelle überzieht die gesamte offene Hangfläche ein *Mesobrometum*, das nach pflanzensoziologischer Analyse in zwei Subassoziationen untergliedert werden kann und darüber hinaus verschiedene Versaumungsstadien entwickelt hat. Einem Standortsgradienten entsprechend finden wir im oberen Bereich der Untersuchungsfläche eine trockenere Ausbildung (*Mesobrometum globularietosum*; Rasterquadrat 1–13, 15–17; s. auch Fig. 4), im mittleren und im unteren Hangbereich eine frischere Ausbildung (*Mesobrometum primuletosum*), die wiederum eine trockenere Untergesellschaft (Rasterquadrat 14, 19–26, 28–31, 34) und eine frischere Untergesellschaft (Rasterquadrat 27, 32, 33, 35–38) bildet.

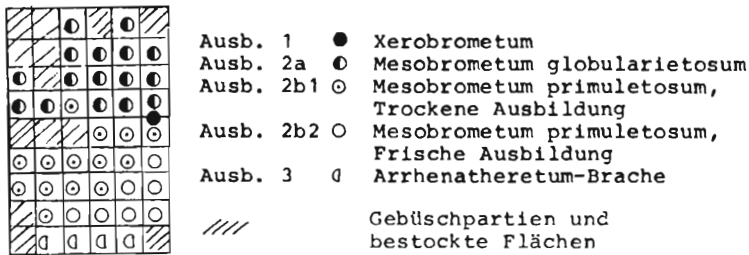


Fig. 4. Die in ihrer Rasterung schematisiert dargestellte Probefläche (s. auch Fig. 3) und die Verteilung der Assoziationen und Subassoziationen.

Das Vorkommen dieser beiden Subassoziationen und ihrer unterschiedlichen Ausbildung ist wohl auf edaphische und anthropogene Faktoren zurückzuführen. Die drei parallel zum Hang orientierten Flurstreifen, deren Grenzen auch heute noch durch zwei Gebüsch- bzw. Baumgruppen und durch Steinriegel und kleine Böschungen deutlich werden, gehörten früher verschiedenen Eigentümern und unterlagen vor dem Brachfallen einer unterschiedlichen Bewirtschaftung. Dennoch spricht vieles dafür, daß sich dieser ehemalige Einfluß des Menschen im Untersuchungsgebiet nur noch bedingt und nicht in allen Bereichen der Fläche auf die Zusammensetzung der Vegetation ausgewirkt hat. Die Nutzung des ertragsarmen *Mesobrometum globularietosum* und der steilsten Lagen des *Mesobrometum primuletosum* war wohl immer recht gering. *Carex humilis*, für deren Vorkommen weitgehend ungestörte Wuchsbedingungen nötig sind (WITSCHERL 1980) und die darüberhinaus auch eine geringe Ausbreitungsfähigkeit besitzt (KRAUSE 1940), liefert hierfür einen Beweis. Auch *Pulsatilla vulgaris* verträgt nur geringen Einfluß des wirtschaftenden Menschen; für viele andere Arten des *Mesobrometum globularietosum* trifft wohl ähnliches zu. Eher erfuhren die tiefer gelegenen und – da nicht so steil – auch besser zugänglichen Bereiche des *Mesobrometum primuletosum* (frischere Ausbildung) über längere Zeit eine stärkere Nutzung, z.T. als Grünland, z.T. auch als Ackerland. Auf diese frühe Nutzung deuten zahlreiche Lesesteine (Photo 3) und auch *Brachypo-*



Photo 3. Die Waldgesellschaft, die auf den flachgründigen Essexit-Standorten im unteren Randbereich der Fläche stockt, ist dem Quercu-Carpinetum luzuletosum albidae zuzuordnen. Diese Gesellschaft weist eine Reihe von Säurezeigern auf, z.B. *Lathyrus montanus* (Nahrungspflanze von *Andrena lathyri* Alfk.) und *Festuca heterophylla* (im Winter strohfarbene Bulle). Zwischen Wald und Freiland finden sich Lesesteinriegel, die auf frühere Wiesen- oder Ackernutzung deuten. 30.1.1983

dium pinnatum-Fazies, welche besonders im Rasterquadrat 26, 27, 32 und 38 vorkommen, und deren Ausdehnung parzellenweise sehr scharf abgegrenzt ist.

Ausbildung 2a:

Im Mesobrometum globularietosum (Mesobrometum typicum v. Rochow 1951) finden wir zahlreiche trockenheitsertragende Arten, die oft gleichzeitig „Lückenzeiger“ sind. Zu diesen gehören einerseits Arten, die auch im Xerobrometum vorkommen (*Linum tenuifolium*, *Globularia punctata* in höherer Stetigkeit und Menge), andererseits Arten der Sedo-Scleranthetea (*Echium vulgare*, *Taraxacum laevigatum*, *Calamintha acinos*). Durch das Fehlen von *Primula veris* und – mit einigen Ausnahmen – auch von *Daucus carota* läßt sich das Mesobrometum globularietosum gut vom Mesobrometum primuletosum trennen. Auch bezüglich des Eindringens von Saumarten der Trifolio-Geranietea fallen wesentliche Unterschiede zu frischeren Bereichen des Mesobrometum auf. Die wichtigsten Punkte sind: das ausschließliche Vorkommen von *Anthericum ramosum* (in 4 Aufnahmen) und *Peucedanum oreoselinum* (in 2 Aufnahmen), die hohe Artmächtigkeit und Stetigkeit von *Peucedanum cervaria*, das Fehlen von *Coronilla varia* und *Chrysanthemum corymbosum* als typische Saum-

arten des *Mesobrometum primuletosum*. *Geranium sanguineum* kommt in diesem trockeneren Bereich mit höherer Menge vor als in der frischeren Ausbildung.

Ausbildung 2b:

Kennzeichnend für das *Mesobrometum primuletosum* gegenüber dem *Mesobrometum globularietosum* ist das Vorkommen der Rasenarten *Primula veris*, *Daucus carota* und *Prunella grandiflora* und der Saumarten *Coronilla varia* und *Chrysanthemum corymbosum*. Das *Mesobrometum primuletosum* liegt im Gebiet in zwei gut abgrenzbaren Ausbildungen vor: Der trockene Flügel vermittelt hierbei zum *Mesobrometum globularietosum*, der frischere zu dem am Hangfuß liegenden *Arrhenatheretum*. Da sich die trockeneren und frischeren Ausbildungen auch hinsichtlich ihrer Versaumung sehr verschieden verhalten, seien diese im folgenden auch getrennt behandelt.

Ausbildung 2b₁:

Der trockene Flügel des *Mesobrometum primuletosum* zeigt neben dem Vorkommen zahlreicher *Mesobromion*- und *Brometalia*-Arten (z.B. *Teucrium chamaedrys*, *Aster linosyris*, *Koeleria macrantha*) noch eine hohe Artmächtigkeit und Stetigkeit von *Globularia punctata*, wohingegen diese Art in der Ausbildung 2b₂ stark ausdünn. Bei den Saumarten ist der hohe Anteil von Charakterarten des *Geranio-Peucedanetum cervariae* und des *Geranion sanguinei* bemerkenswert, die in der frischeren Ausbildung völlig fehlen (z.B. *Bupleurum falcatum*, *Peucedanum cervaria*, *Vincetoxicum hirundinaria*). *Geranium sanguineum*, *Galium glaucum* und *Aster amellus* hingegen kommen in beiden Ausbildungen des *Mesobrometum primuletosum* vor.

Ausbildung 2b₂:

Bezeichnend für den frischen Flügel des *Mesobrometum primuletosum* ist der hohe Anteil von Arten der *Molinio-Arrhenatheretea* (*Arrhenatherum elatius*, *Lathyrus pratensis*, *Galium album* u.a.). Als Differentialarten gegenüber der trockenen Ausbildung des *Mesobrometum primuletosum* treten besonders *Campanula glomerata* und *Trisetum flavescens* hervor. Neben den Saumarten der *Trifolio-Geranietea* (*Geranium sanguineum*, *Galium glaucum*, *Aster amellus*) dringen zahlreiche Saumarten mäßig frischer bis frischer Standorte ein (z.B. *Veronica chamaedrys*, *Campanula persicifolia*, *Vicia sepium*).

Ausbildung 3:

Am Hangfuß (Rasterquadrat 39–42) ist eine *Arrhenatheretum*-Brache entstanden, die durch zahlreiche Differentialarten gut vom *Mesobrometum* abgrenzbar ist. Als Saumarten der *Trifolio-Geranietea* treten nur noch *Origanum vulgare*, *Viola hirta* und *Inula conyza* auf, daneben sind

aber zahlreiche Saumarten mäßig frischer bis frischer Standorte eingedrungen, die ein eigenes Versaumungsstadium des *Arrhenatheretum* dokumentieren. Hinzu kommen noch einige Arten nitratreicher Standorte, so *Urtica dioica* und *Pastinaca sativa*, die den ruderalen Charakter dieser am Wegrand gelegenen Bereiche der Untersuchungsfläche aufzeigen.

Die beiden im Gebiet vorkommenden Subassoziationen des *Mesobrometum* und die Untergesellschaften des *Mesobrometum primuletosum* (trocken und frisch) haben sich zu – den jeweiligen Rasengesellschaften homologen – pflanzensoziologisch faßbaren Typen versaumter Mesobrometen entwickelt. Dieses Prinzip gilt auch für das am Hangfuß ausgebildete *Arrhenatheretum*.

4.1.2 Zur Syndynamik der untersuchten Pflanzengesellschaften

Die Verbreitung der Saum-Pflanzenarten auf der Fläche hat nach den Ergebnissen der durchgeführten Rasterkartierung bei manchen Arten einen Schwerpunkt in den Randbereichen, andere Arten hingegen durchsetzen den aufgelassenen Halbtrockenrasen flächenhaft, wie auch die pflanzensoziologische Tabelle (Tab. 2) beweist. Eine „Etablierung“ von Saum-Pflanzenarten findet also nicht generell – wie vielleicht erwartet werden könnte – bevorzugt an den Waldrand- und Verbuschungsbereichen statt. Wir können demzufolge eine vom Rand ausgehende und heute noch auf ihn beschränkte Eroberung der Fläche von einer flächenhaften Eroberung durch Saum-Pflanzenarten unterscheiden.

Zu dem ersten „Verteilungstyp“ (Arten, die auffällig auf Randbereiche einschließlich Ränder einzeln stehender Gebüsche konzentriert sind) gehören eine Reihe von *Geranium*-Arten, z.B. *Peucedanum cervaria*, *Bupleurum falcatum* und *Anthericum ramosum*.

Bei den beiden Umbelliferen-Arten könnte ein Grund in der erschwerten Neuansiedlung liegen, denn die Achänen beider Arten sind relativ schwer und Exozoochorie dürfte bei *Peucedanum cervaria* die Ausnahme sein. Auch *Anthericum ramosum* kann durch Diasporen keine größeren Distanzen zurücklegen. *Peucedanum cervaria* scheint die Fläche durch vegetative Vermehrung zu erobern (s. dazu auch WITSCHEL 1980); dieser Prozeß dauert offenbar recht lange. Möglicherweise kann die Pflanze dann aber auch schnellwüchsiger Saumpflanzenarten verdrängen, indem sie mit ihrem unterirdisch wanderndem Rhizom durchstößt und diese beschattet.

In die Gruppe der flächenhaft vorkommenden Arten gehören z.B. *Geranium sanguineum*-Arten wie *Aster amellus* und *Geranium sanguineum*, die einen Schwerpunkt in den trockeneren Bereichen der Fläche haben und im Gegensatz zu den meisten *Origanetalia*-Arten (s.u.) dem *Arrhenatheretum* im unteren Bereich der Fläche fehlen. Ein Stetigkeitsvergleich mit den im gesamten Kaiserstuhl gewohlenen Aufnahmen v. ROCHOWs (Tab. 2) zeigt eine Zunahme von *Aster amellus* um bis zu 95 %, von *Geranium sanguineum* um bis zu 60 %. In diese Gruppe gehören auch *Origanetalia*-Arten wie *Origanum vulgare* und *Coronilla varia*, die beide bis zu 15 % der jeweiligen Aufnahmefläche bedecken können. Beide Arten haben sich offenbar erst in den Jahren seit der Aufgabe der Bewirtschaftung so ausbreiten können (Stetigkeit bei v. ROCHOW jeweils II). Demgegenüber war sicherlich die Stetigkeit von *Silene*

nutans im gemähten *Mesobrometum* schon ähnlich hoch (1982: Stetigkeit V, bei v. ROCHOW: IV). Bei *Viola hirta* und *Inula conyza* zeichnet sich ein leichter Schwerpunkt im Randbereich ab, bei *Viola hirta* zudem noch im mesophilen unteren Teil der Fläche (*Arrhenatheretum*-Brache).

Für die Erklärung einer gleichmäßigen, flächenhaften Ausbreitung von Saumpflanzenarten bieten sich zwei Denkmöglichkeiten an:

Einerseits könnten die Saumpflanzenarten aus Diasporen stammen, die lange Zeit im Boden ruhten (seed bank in the soil), durch die Bewirtschaftung oder andere Faktoren nicht auskeimten und noch aus einer Zeit stammen, wo hier anstelle des Halbtrockenrasens noch eine wärmeliebender lückiger, vielleicht durchweideter Wald stockte. Solche lange keimfähig bleibenden Samen als Überdauerungsstadien kennen wir auch z.B. bei zahlreichen Schlagflur-Pflanzen. Bezeichnenderweise wird die Schlaggesellschaft des Flaumeichen-Waldes von *Trifolio-Geranieta*-Arten gebildet (s. OBERDORFER 1978).

Andererseits, was wohl für die meisten Saumpflanzenarten eher zutreffen dürfte, handelt es sich um solche, die anemochor (*Aster amellus*, *Chrysanthemum corymbosum*, *Campanula persicifolia*, *Hieracium umbellatum*, *Inula conyza*, *Origanum vulgare*, *Solidago virgaurea*), z.T. auch exozoochor sind, aber auch vielfach Schleuderfrüchte besitzen (*Geranium sanguineum*, *Coronilla varia*, *Vicia sepium* u.a.). Bemerkenswert ist ferner, daß *Origanum vulgare* und *Coronilla varia* auch als Rohbodenpioniere vorkommen, was auf die Fähigkeit weist, neue Standorte zu besiedeln. *Coronilla varia* kommt auch an Eisenbahndämmen vor, die sie in sommerwarmen Gebieten z.T. teppichartig überzieht (s. BRANDES 1983). Diese Charakteristika sprechen für ein „Fallschirmjäger-artiges“ punktuellles Eindringen.

4.1.3 Vegetation im Randbereich der Fläche

Die Fläche wird von *Prunetalia*-Gebüsch mit *Prunus spinosa*, *Ligustrum vulgare*, *Cornus sanguinea*, *Crataegus monogyna* umrahmt (*Pruno-Ligustratum*). Die Kontakt-Waldvegetation bilden verschiedene Ausbildungen von Eichen-Hainbuchenwäldern (*Quercus-Carpinetum*), denen auch *Quercus pubescens* und *Quercus petraea* x *pubescens* beigemischt sind. Im oberen Teil der Fläche hat sich im *Mesobrometum globularietosum* eine Flaumeiche angesiedelt. Im Randbereich der unteren Fläche stockt auf Essexit das *Quercus-Carpinetum luzuletosum albidae* (Photo 3). Die Gesellschaft kommt hier mit reichlich *Festuca heterophylla*, *Lathyrus montanus* und anderen Säurezeigern vor. Diese flachgründigen Standorte mit Säurezeigern werden im oberen Teil der Fläche durch tiefergründige mit dem *Quercus-Carpinetum typicum* und Bestände, die Arten des *Quercetum pubescentis* enthalten (z.B. *Quercus pubescens*, *Sorbus torminalis*), ersetzt. Die Eichen-Hainbuchenwälder wurden als Niederwälder genutzt; so sind fast alle Eichen Stockausschläge. Die Bestände sind heute noch recht licht.

4.2 Angaben zur Systematik und Biologie der im Gebiet untersuchten entomophilen Pflanzenarten

4.2.1 Allgemeines

Innerhalb des Untersuchungszeitraumes von 1979 und 1980 wurden an 71 der 144 im Gebiet vorkommenden Pflanzenarten Insektenbesuche festgestellt. Der Anteil der als entomophil einzustufenden Pflanzenarten ist im Gebiet zwar größer, es konnten jedoch nur Blütenbesuche an Pflanzenarten mit höherer Blumendichte beobachtet werden.

Die Tabelle 4 faßt im Überblick folgende Angaben, die im einzelnen näher analysiert werden, zusammen⁴:

- a) Zuordnung Rasen- oder Saum-Pflanzenart
- b) Pflanzensoziologische Zugehörigkeit
- c) Familienzugehörigkeit
- d) Arealtyp nach OBERDORFER
- e) Arealtyp nach ZOLLER
- f) Blumentyp nach KUGLER.

4.2.2 Syntaxonomische Zugehörigkeit

Im derzeitigen Stadium der Sukzession (ca. 40 Jahre nach Aufhören der Bewirtschaftung) lassen sich 47 entomophile Pflanzenarten (69 %) nach pflanzensoziologischer Analyse als *Rasen-Pflanzenarten* charakterisieren, 21 Pflanzenarten (31 %) als *Saum-Pflanzenarten* (Fig. 5). Bei den Rasen-Pflanzenarten überwiegen Arten der Klasse *Festuco-Brometea* (66 %); daneben finden sich Arten der Klassen *Molinio-Arrhenatheretea*

⁴ Folgende Literatur wurde u.a. zugrunde gelegt: DIERSCHKE 1974, ELLENBERG 1974, KUGLER 1970, MEUSEL, JÄGER & WEINERT 1965 ff., OBERDORFER 1978, 1979, v. ROCHOW 1948, 1951, WILMANN'S 1975, ZOLLER 1954.

Legende zu Tabelle 4:

Pflanzensoziologische Zugehörigkeit

1. Arten der Rasen
 - 1.1. Sedo-Scleranthetea
 - 1.2. Festuco-Brometea
 - 1.2.1. Brometalia erecti
 - 1.2.1.1. Xerobromion
 - 1.2.1.2. Mesobromion
 - 1.3. Molinio-Arrhenatheretea
 - 1.3.1. Molinietalia
 - 1.3.2. Arrhenatheretalia
- 2a. Arten trockener Staudenfluren
 - 2a.1. Trifolio-Geranietea
 - 2a.1.1. Origanetalia vulgaris
 - 2a.1.1.1. Geranion sanguinei
- 2b. Arten frischer Säume ohne syntaxonomische Zuordnung
3. Arten gestörter Standorte
 - 3.1. Artemisietea
 - 3.1.1. Onopordetalia
 - 3.1.1.1. Dauco-Melilotion

A r e a l t y p n a c h O B E R D O R F E R (1979)

1. submediterrän
 2. eurasiatisch - subozeänisch
 3. eurasiatisch
 4. gemäßig kontinental
 5. subatlantisch
- 1.2. submediterrän - eurasiatisch - subozeänisch
 - 1.3. submediterrän - eurasiatisch
 - 1.4. submediterrän - gemäßig kontinental
 - 1.5. submediterrän - subatlantisch
 - 1.6. submediterrän - eurasiatisch - kontinental
- 2.5. eurasiatisch - subozeänisch - subatlantisch

A r e a l t y p n a c h Z O L L E R (1954)

1. "Zonaler" und "bizonaler" Arealtypus
 - 1.1. Art der boreomeridionalen Gürtelserie
 - 1.1.1. Art der atlantischen, subatlantischen Eichenwälder
 - 1.1.2. Europäisch mesophile Laubwaldart des Fagus-Abies-Gürtels und des Quercus-Tilia-Acer-Laubmischwald-Gürtels
 - 1.1.3. Art der Trocken- und Steppenwälder des Quercus pubescens-Gürtels
 - 1.1.4. Art der kontinentalen Steppenwälder und Wiesensteppen des Pulsatilla-Waldsteppengürtels
 - 1.2. Art der submeridionalen und meridionalen Gürtelserie
 - 1.2.1. Art der Gariden und Trockenwälder des Quercus pubescens-Gürtels
 - 1.2.2. Art der Gariden des Quercus pubescens-Gürtels und der Steppenrasen des Stipa-Gürtels
2. "Azonaler" Arealtypus
 - 2.1. Art der boreal-boreomeridionalen Auen- und Sumpflvegetation
 - 2.2.1. submediterrane-mediterrane bzw. mediterrane-oreophile Verwandtschaft und Ausbreitung
 - 2.2.2. kontinentale Verwandtschaft und Ausbreitung
 - 2.3. europäisch-westasiatische Art
 - 2.4. ubiquistische bzw. mehr oder weniger kosmopolitische Art
 - 2.5. Art mit besonders starker Ausbreitung in intensiv kultivierter Vegetation

B l u m e n t y p i n A n l e h n u n g a n K U G L E R (1970)

1. Radiäre Einzelblume
 - 1.1. Schalenblume
 - 1.1.1. Pollenblume (ohne Nektar)
 - 1.1.1.1. nektarführend; Nektar offen abgeschieden
 - 1.1.1.2. nektarführend; Nektar mehr oder minder verborgen
 - 1.2. Glockenblume
 - 1.3. Stieltellerblume
 - 1.3.1. Staubblätter innen
 - 1.3.2. Staubblätter außen
2. Dorsiventrale Einzelblume
 - 2.1. Lippenblume
 - 2.1.1. eigentliche Lippenblume
 - 2.1.2. Rachenblume
 - 2.1.3. Viola-Typ
 - 2.1.4. Orchis-Typ
 - 2.1.5. Verbascum-Typ
 - 2.2. Schmetterlingsblume
 - 2.2.1. Klappeinrichtung
 - 2.2.2. Schnelleinrichtung
 - 2.2.3. Bürsteneinrichtung
 - 2.2.4. Pumpeinrichtung
3. Infloreszenz als Blume (Pseudanthium)
 - 3.1. Köpfchenblume
 - 3.1.1. ausschließlich Röhrenblüten
 - 3.1.2. ausschließlich Zungenblüten
 - 3.1.3. Röhren- und Zungenblüten
 - 3.2. Scheibenblume
 - 3.2.1. Nektar offen abgeschieden
 - 3.2.2. Nektar mehr oder minder verborgen
 - 3.3. Knäuelblume
4. Insektenfallenblume
 - 4.1. Klemmfallenblume

Tabelle 4. Angaben zur Biologie der untersuchten Pflanzenarten. Legende s. S. 476.

Art	Familie	Pflanzensoz. Zugehörigkeit	Rasen-o. Saumart	Areal- typ (OBER- DORFER)	Arealtyp (ZOLLER)	Blumen- typ
<i>Achillea millefolium</i>	Compositae	1.3.2.	R	2.	2.4.	3.1.3.
<i>Anacamptis pyramidalis</i>	Orchidaceae	1.2.1.2.	R	1.	1.2.1.	2.1.4.
<i>Anthericum ramosum</i>	Liliaceae	2a.1.1.1.	S	4.	1.1.3.	1.1.2.1.
<i>Anthriscus sylvestris</i>	Umbelliferae	1.3.2.	R	2.	-	3.2.1.
<i>Anthyllis vulneraria</i>	Fabaceae	1.2.1.	R	1.5.	2.2.1.	2.2.4.
<i>Arabis hirsuta</i>	Cruciferae	1.2.1.	R	1.3.	2.2.3.	1.1.2.2.
<i>Aster amellus</i>	Compositae	2a.1.1.1.	S	4.	1.1.4.	3.1.3.
<i>Aster linosyris</i>	Compositae	1.2.1.	R	1.4.	1.1.4.	3.1.1.
<i>Bupleurum falcatum</i>	Umbelliferae	2a.1.1.1.	S	1.6.	1.2.2.	3.2.1.
<i>Campanula glomerata</i>	Campanulaceae	1.2.	R	1.3.	1.1.4.	1.2.
<i>Campanula persicifolia</i>	Campanulaceae	2b.	S	1.6.	1.1.3.	1.2.
<i>Campanula rotundifolia</i>	Campanulaceae	1.2.	R	2.	2.4.	1.2.
<i>Carex humilis</i>	Cyperaceae	1.2.	R	1.6.	1.1.4.	-
<i>Centaurea jacea</i>	Compositae	1.3.	R	1.2.	2.5.	3.1.1.
<i>Centaurea scabiosa</i>	Compositae	1.2.	R	1.2.	2.2.2.	3.1.1.
<i>Chrysanthemum corymbosum</i>	Compositae	2b.	S	1.4.	1.1.3.	3.1.3.
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	Compositae	1.3.2.	R	2.	2.5.	3.1.3.
<i>Coronilla varia</i>	Fabaceae	2a.1.1.	S	1.4.	2.3.	3.2.4.
<i>Daucus carota</i>	Umbelliferae	3.1.1.	R	1.2.	2.5.	3.2.1.
<i>Dianthus carthusianorum</i>	Caryophyllaceae	1.2.1.	R	1.	2.2.2.	1.3.2.
<i>Echium vulgare</i>	Boraginaceae	1.1.	R	1.3.	1.2.1.	2.1.2.
<i>Euphorbia cyparissias</i>	Euphorbiaceae	1.2.	R	1.	2.3.	3.2.1.
<i>Galium verum</i>	Rubiaceae	1.2.	R	1.3.	1.1.4.	3.3.
<i>Genista tinctoria</i>	Fabaceae	-	-	2.	1.1.1.	2.2.2.
<i>Geranium sanguineum</i>	Geraniaceae	2a.1.1.1.	S	1.4.	1.1.3.	1.1.2.2.
<i>Globularia punctata</i>	Globulariaceae	1.2.1.1.	R	1.	1.2.1.	3.1.1.
<i>Helianthemum nummularium</i>	Cistaceae	1.2.1.	R	1.	2.2.1.	1.1.1.
<i>Heracleum sphondylium</i>	Umbelliferae	1.3.2.	R	5.	2.5.	3.2.1.
<i>Hieracium pilosella</i>	Compositae	1.2.	R	2.	2.4.	3.1.2.
<i>Hieracium umbellatum</i>	Compositae	2b.	S	2.	-	3.1.2.
<i>Himantoglossum hircinum</i>	Orchidaceae	2a.1.1.1.	S	1.	-	2.1.4.
<i>Hippocrepis comosa</i>	Fabaceae	1.2.1.	R	1.	2.2.1.	2.2.4.
<i>Hypericum perforatum</i>	Hypericaceae	-	-	1.2.	2.4.	1.1.1.

(26 %), Sedo-Scleranthetea (4 %) und Artemisietea (4 %). Bei den Saum-Pflanzenarten dominieren die Arten der Trifolio-Geranietea (76 %) gegenüber denen der frischen Säume (24 %).

<i>Inula conyza</i>	Compositae	2a.1.1.	S	1.	1.2.1	3.1.1.
<i>Knautia arvensis</i>	Dipsacaceae	1.3.	R	2.	2.5.	3.1.2.
<i>Lathyrus pratensis</i>	Fabaceae	1.3.	R.	1.2.	2.1.	2.2.3.
<i>Linum tenuifolium</i>	Linaceae	1.2.1.1.	R	1.	1.2.1.	1.1.2.2.
<i>Lotus corniculatus</i>	Fabaceae	1.3.	R	1.2.	2.2.1.	2.2.4.
<i>Medicago lupulina</i>	Fabaceae	1.2.1.2.	R	1.3.	2.5.	2.2.2.
<i>Medicago x varia</i>	Fabaceae	2a.1.1.1.	S	-	-	2.2.2.
<i>Onobrychis vicifolia</i>	Fabaceae	1.2.1.2.	R	1.	2.2.1.	2.2.1.
<i>Ononis spinosa</i>	Fabaceae	1.2.1.2.	R	1.5.	2.2.1.	2.2.4.
<i>Orchis simia</i>	Orchidaceae	1.2.1.2.	R	1.	2.1.4.	2.1.1.
<i>Organum vulgare</i>	Labiatae	2a.1.1.	S	1.3.	1.1.3.	2.1.1.
<i>Pastinaca sativa</i>	Umbelliferae	3.1.1.	R	1.3.	-	3.2.1.
<i>Peucedanum cervaria</i>	Umbelliferae	2a.1.1.1.	S	1.6.	1.1.3.	3.2.1.
<i>Picris hieracioides</i>	Compositae	3.1.1.	S	1.3.	2.5.	3.2.1.
<i>Pimpinella saxifraga</i>	Umbelliferae	1.2.	-	1.2.	2.3.	3.2.1.
<i>Potentilla tabernaemontani</i>	Rosaceae	1.2.1.	R	1.5.	2.2.2.	1.1.2.2.
<i>Primula veris</i>	Primulaceae	1.2.1.	R	1.3.	1.1.2.	1.3.1.
<i>Prunella grandiflora</i>	Labiatae	1.2.	R	4.	2.2.2.	2.1.1.
<i>Pulsatilla vulgaris</i>	Ranunculaceae	1.2.1.	R	4.	1.1.4.	1.2.
<i>Ranunculus bulbosus</i>	Ranunculaceae	1.2.1.2.	R	1.5.	2.3.	1.1.2.2.
<i>Ranunculus nemorosus</i>	Ranunculaceae	1.	R	1.	-	1.1.2.2.
<i>Salvia pratensis</i>	Labiatae	1.2.	R	1.	1.1.4.	2.1.1.
<i>Scabiosa columbaria</i>	Labiatae	1.2.	R	1.	1.1.4.	2.1.1.
<i>Silene nutans</i>	Dipsacaceae	1.2.1.2.	R	1.5.	2.2.1.	3.1.3.
<i>Solidago virgaurea</i>	Caryophyllaceae	2a.1.	S	3.	2.3.	1.3.2.
<i>Stachys officinalis</i>	Compositae	2a.1.	S	3.	2.5.	3.1.3.
<i>Stachys recta</i>	Labiatae	1.3.1.	R	1.2.	1.2.1.	2.1.1.
<i>Taraxacum laevigatum</i>	Labiatae	1.2.	R	1.	1.2.1.	2.1.1.
<i>Teucrium chamaedrys</i>	Compositae	1.1.	R	1.3.	-	3.1.2.
<i>Thymus pulegioides</i>	Labiatae	1.2.1.2.	R	1.	1.2.1.	2.1.1.
<i>Trifolium alpestre</i>	Labiatae	1.2.	R	2.5.	-	2.1.1.
<i>Trifolium montanum</i>	Fabaceae	2a.1.1.1.	S	1.4.	-	2.2.1.
<i>Trifolium pratense</i>	Fabaceae	1.2.	R	1.4.	1.1.4.	2.2.1.
<i>Valeriana wallrothii</i>	Fabaceae	1.3.	R	2.	2.5.	2.2.1.
<i>Veronica chamaedrys</i>	Valerianaceae	2a.1.1.	S	4.	-	3.2.2.
<i>Vicia angustifolia</i>	Scrophulariaceae	2b.	S	2.	1.1.2.	2.1.5.
<i>Vicia sepium</i>	Fabaceae	1.3.	R	1.	-	2.2.3.
<i>Viola hirta</i>	Fabaceae	2b.	S	2.	1.1.2.	2.2.3.
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	Violaceae	2a.1.1.	S	1.3.	1.1.3.	2.1.3.
	Asclepiadiaceae	2a.1.1.1.	S	1.6.	1.1.3.	4.1.

4.2.3 Sippentaxonomische Zugehörigkeit

Die 71 Pflanzenarten verteilen sich auf insgesamt 26 Familien. Die von den Artenzahlen her dominanten Familien sind die Fabaceae (15 Arten), Compositae

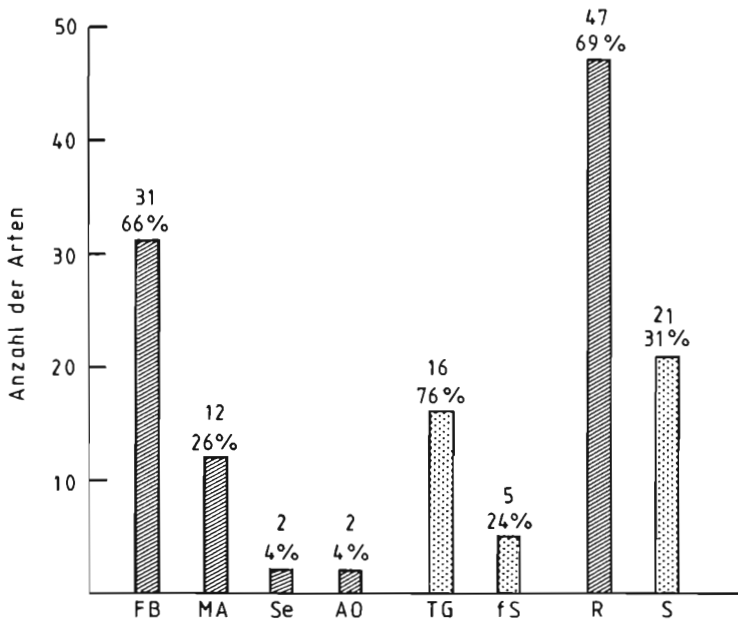


Fig. 5. Die syntaxonomische Zuordnung der im Gebiet untersuchten Pflanzenarten (FB = Festuco-Brometea, MA = Molinio-Arrhenatheretea, SE = Sedo-Scleranthetea, AO = Artemisiete/Onopordetalia, TG = Trifolio-Geranietea, fs = frische Säume, R = Rasen, S = Saum).

(13 Arten), Labiatae (7 Arten) und Umbelliferae (7 Arten). Diesen vier Familien gehören über die Hälfte (59 %) aller entomophilen Pflanzenarten an. Geht man von der Voraussetzung aus, daß Insektenbestäubung zumindest auf lange Zeit hin unbedingt erforderlich ist, so kann die hohe Artenzahl gerade dieser vier Familien im Gebiet nur unter Berücksichtigung einer artenreichen Bestäuber-Gemeinschaft anthophiler Insekten verstanden werden. Hinzu kommt bei den Fabaceen sicher auch ein Konkurrenzvorteil auf trockenen, relativ stickstoffarmen Standorten durch die Symbiose mit N-fixierenden Knöllchen-Bakterien, bei den Umbelliferen die Konkurrenzüberlegenheit dieser hochwüchsigen Stauden gegenüber niedrigerwüchsigen Arten.

Die Fabaceen und die Labiaten besitzen mit ihren dorsiventralen Einzelblüten zahlreiche Sonderanpassungen an die Insektenbestäubung (s. die Blumentypen in Tab. 4). Für sie ist daher auch ein engeres Blütenbesucher-Spektrum zu erwarten als bei Arten mit radiärsymmetrischen Blüten. Ein größtmöglicher Bestäubungserfolg wird bei den meisten Arten dieser beiden Familien dadurch erreicht, daß Nektar und Pollen zwar nur einem kleinen Kreis von Blütenbesuchern zugänglich gemacht wird, dieser aber, da er z.B. über bestimmte Rüssellängen gut angepaßt ist, solche Blüten bevorzugt aufsucht.⁵

⁵ S. dazu auch die Bemerkungen zur Lernfähigkeit z.B. von manchen *Andrena*-, vielen *Halictus/Lasioglossum*- und allen *Bombus*-Arten im blütenökologischen Teil (Kap. 6).

Die Compositen und Umbelliferen hingegen sind durch auffällige Pseudanthien gekennzeichnet, die als lockende Schauapparate dienen und durch die möglichst viele verschiedene Insektenarten angelockt werden sollen. Zwar haben die Compositen und Umbelliferen im Vergleich zu den Fabaceen und Labiaten ein viel breiteres und daher für die Bestäubung weniger sicheres Blütenbesucher-Spektrum (s. blütenökologischer Teil), aber schon durch einen einmaligen Insektenbesuch können zahlreiche der in dem Blütenstand vereinigten Einzelblüten erfolgreich bestäubt werden. Dennoch ist in diesem Zusammenhang zu betonen, daß Blumentypen, die ein ziemlich breites Bestäuber-Spektrum zulassen, auch Produkte selektiver Evolutionsprozesse sind. Ihr Besitz kann als eine Strategie verstanden werden, bei der alle oder viele Wege zukünftiger Co-Adaptationen noch offengehalten werden. Solche Arten sind zumindest zu dem Zeitpunkt ihres derzeitigen evolutiven Plateaus auf das „Nicht-Spezialisiertsein“ spezialisiert (s. dazu auch WAGENITZ 1981). Überspezialisierung kann auch ein Wettbewerbs-Nachteil sein (MACIOR 1974).

Bei den Compositen kommt noch ein weiterer Gesichtspunkt hinzu: Sie sind stammesgeschichtlich eine recht junge Pflanzenfamilie. Viele ihrer Arten sind in der Lage, durch Hybridisierung und Allopolyploidie ihr genetisches Material zu vergrößern (s. dazu auch MOLDENKE 1975). Als Folge hiervon entstehen junge Sippen mit einem besonders großen Formenreichtum und einer großen ökologischen Plastizität. Diese jungen polyploiden Sippen treten besonders häufig z.B. in anthropogen geschaffenen Pflanzengesellschaften auf (EHRENDORFER 1962a).

Der Anteil der Rasen-Pflanzenarten nimmt bei einem Vergleich der vier artenreichsten Pflanzenfamilien in der Reihenfolge Labiatae, Fabaceae, Umbelliferae, Compositae ab, der der Saum-Pflanzenarten entsprechend zu (Fig. 6). Nach Artenzahl und pflanzensoziologischer Zugehörigkeit charakterisieren die Labiaten und Fabaceen in stärkerem Umfang die hier untersuchten Rasen-Gesellschaften, die Umbelliferen und Compositen die Saum-Gesellschaften. Eine fortschreitende Sukzession führt zu einer Abnahme von Labiaten und Fabaceen und damit zu einer Einschränkung des Nahrungsspektrums für die Insektenarten, die auf den dorsiventralen Blumentyp der Vertreter dieser Familien spezialisiert sind. Die

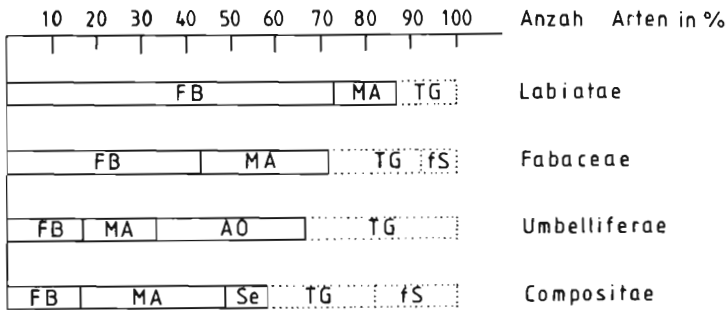


Fig. 6. Syntaxonomische Aufschlüsselung der vier im Gebiet artenreichsten Pflanzenfamilien (Anzahl Arten pro Familie in Prozent). Ausgezogene Linie: Anteil Rasenpflanzen; gepunktete Linie: Anteil Saumpflanzen. Abkürzungen wie Fig. 5.

Zunahme von Compositen und Umbelliferen kommt dagegen auch Insektenarten mit weniger spezialisierten Mundwerkzeugen zugute.

4.2.4 Arealtypen-Spektrum

4.2.4.1 Sippen- und syntaxonomische Auswertung

Eine Zuordnung der einzelnen Pflanzenarten zu bestimmten Florenelementen ermöglicht eine leichte und übersichtliche Charakterisierung ihres aktuellen Verbreitungsschwerpunktes. Die Ausscheidung von Arealtypen läßt jedoch primär keine Information über Herkunft und historische Entwicklung der einzelnen Arten zu. Dennoch hat die arealgeographische Aufschlüsselung der Arten eines untersuchten Gebietes praktische Bedeutung: Da Arten, die einem Floren- bzw. Faunenelement angehören, gleichzeitig auch die klimatischen Bedingungen ihres Herkunftgebietes widerspiegeln, trägt das Arealtypen-Spektrum (im Sinne von MEUSEL 1940, 1943) wesentlich zur phytoklimatischen Charakterisierung eines Gebietes bei.



Fig. 7. Floren- und Faunengebiete Europas (vereinfachte Darstellung). 1 alpin (alp); 2 atlantisch (atl); 3 boreoalpin (bor); 4 eurasiatisch = eurosibirisch (euras); 5 holarktisch (hol); 6 mediterran (med); 7 eurasiatisch-subozeanisch = mitteleuropäisch (mi); 8 kontinental (kont); 9 pannonisch (pann); 10 subatlantisch (subatl); 11 submediterran (submed); 12 subatlantisch (subatl); 13 taigaisch (taig); 14 gemäßigt-kontinental (gemäßkont); 15 eurasiatisch-kontinental (euraskont).

Eine Schwierigkeit bestand darin, ein vereinfachtes Bezugssystem zugrunde zu legen, in welches sich sowohl Floren- als auch Faunenelemente einordnen lassen; als Karten- und Literaturgrundlage wurden im wesentlichen berücksichtigt: ILLIES 1971, MEUSEL, JÄGER & WEINERT 1965 ff., OBERDORFER 1979, TISCHLER 1955, WALTER & STRAKA 1970. Auch z.T. stark voneinander abweichende pflanzen- und tiergeographische Systeme (so z.B. DE LATTIN 1967, WALTER & STRAKA 1970) mußten vergleichbar gemacht und auf ein verbindendes System bezogen werden (s. ausführlich KRATOCHWIL 1983a).

Nach einer arealgeographischen Analyse der untersuchten Pflanzenarten lassen sich 45 % der Arten dem submediterranen, 34 % dem eurasiatischen bis eurasiatisch-subozeanischen, 16 % dem gemäßigt eurasiatisch-kontinentalen und nur 5 % dem subatlantischen Florelement zuordnen (Fig. 7).

Der hohe Anteil submediterraner und gemäßigt kontinentaler Pflanzenarten ist charakteristisch für den Kaiserstuhl und durch die Floren- und Vegetationsgeschichte erklärbar: Es handelt sich um Relikte der Spät- und frühen Nacheiszeit und der postglazialen Wärmezeit. Einige submediterrane Pflanzenarten dürften auch den Kaiserstuhl erst nach der postglazialen Wärmezeit über die Burgundische Pforte erreicht haben.

Ein Vergleich der vier artenreichsten Familien hinsichtlich der arealgeographischen Zugehörigkeit ihrer Arten zeigt eine Abnahme submediterraner und eine Zunahme eurasiatischer Elemente in der Reihenfolge: Labiatae, Fabaceae, Umbelliferae, Compositae (Fig. 8).

Gehen wir von der berechtigten Annahme aus, daß Insektenbestäubung für die meisten der Arten dieser Familien auf längere Zeit unbedingt notwendig ist, dann müssen auch arealgeographische Zusammenhänge zwischen dem Verbreitungsschwerpunkt dieser Familien und der Verbreitung der sie bestäubenden Insekten erkennbar sein.

Die Zahl der im Blütenbesuch stärker spezialisierten und sich nur an wenigen bestimmten Pflanzenarten ernährenden (oligophagen) Insektenarten (dies betrifft besonders die apoiden Hymenopteren) wird im submediterranen Bereich wesentlich höher eingeschätzt als in anderen Regionen (MICHENER 1954, LINSLEY 1958). Das Mediterrangebiet beherbergt auch die absolut größte Anzahl verschiedener Bienenarten (LINSLEY 1958, MOLDENKE 1976a, b, MICHENER 1978 zit. nach HEITHAUS 1979).

Nach Norden und mit steigender Höhenstufe nehmen – klimatisch bedingt – die Artenzahlen der Wildbienen wesentlich ab (s. hierzu u.a. CRUDEN 1972, HAESELER 1972, HEITHAUS 1974, LACK 1982). An deren Stelle treten als Blütenbesucher und -bestäuber weniger spezialisierte „Generalisten“ wie z.B. Hummeln (TERAS 1976), die u.a. auch hinsichtlich ihrer Körpergröße und ihres Haarkleides besser an die kühlen Klimate angepaßt und auch in gewissem Umfang zur Temperaturregulation befähigt sind (REINIG 1970, HEINRICH 1972, HOCKING 1968)⁶. Eine große Bedeutung haben häufig auch Dipteren (KEVAN 1972).

⁶ HIMMER (1933) hat festgestellt, daß die Körpertemperatur bei Hummeln etwa 10 °C über der der Umgebungstemperatur liegt und bis 16 °C über die Lufttemperatur ansteigen kann.

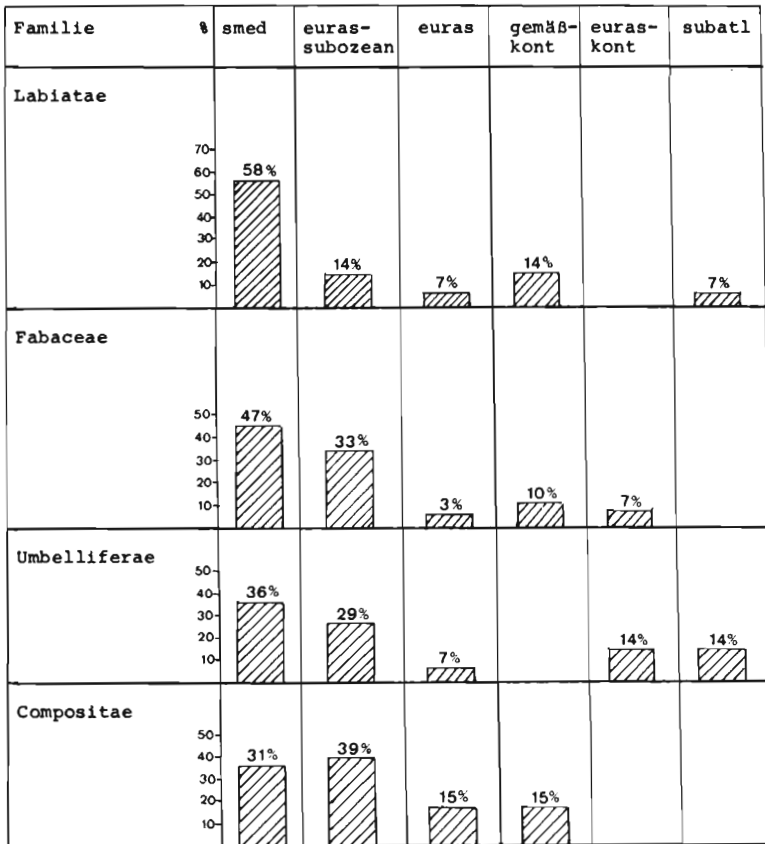


Fig. 8. Die vier im Gebiet vorkommenden artenreichsten Familien und der Anteil ihrer Arten an den verschiedenen Florenelementen in Prozent.

In diesem Zusammenhang kann innerhalb der Compositen und Umbelliferen der höhere Prozentsatz von Arten mit eurasiatisch-suboceanischer Verbreitung als eine arealgeographische Anpassung an die dort häufiger vorkommenden, weniger spezialisierten blütenbesuchenden und -bestäubenden Insektenarten interpretiert werden. Die Labiaten und Fabaceen mit ihren zahlreichen Sonderanpassungen sind dagegen in größerem Umfang submediterran verbreitet.

Eine Aufschlüsselung der Syntaxa zeigt, daß bei den *Festuco-Brometea*-Arten das submediterrane, bei den *Molinio-Arrhenatheretea*-Arten das eurasiatisch-suboceanische Element überwiegt. Die *Trifolio-Geraniea*-Arten kennzeichnet die Zugehörigkeit zum gemäßigt kontinentalen und eurasiatischen Florengebiet, die Arten der frischen Säume die zum eurasiatisch-suboceanischen.

4.2.4.2 Aspekte der Vegetationsgeschichte

Die heutige Verbreitung der einzelnen Pflanzenarten muß sich keinesfalls mit der primären Verbreitung in der ursprünglichen Vegetation decken (ZOLLER 1954). So haben die hemerophilen Arten (Arten, die in ihrem Vorkommen in einem bestimmten Gebiet unter Kultureinfluß gefördert werden) oft ihr Verbreitungsgebiet verändert und in der Regel auch vergrößert. Demgegenüber hat sich das Areal hemerophober Arten, deren Lebensraum unter Kultureinfluß eingengt wurde, meist verkleinert. Dank der gründlichen Untersuchung von ZOLLER (1954), die die primäre, ursprüngliche Verbreitung der Arten der *Bromus erectus*-Wiesen klärte, war es möglich, eine arealgeographisch-historische Analyse der untersuchten Pflanzenarten vorzunehmen.

Der Einteilung ZOLLERS (1954) folgend, lassen sich zwei Drittel der untersuchten Arten der boreomeridionalen und ein Drittel der submeridionalen Gürtelzone zuordnen. Die im Gebiet vorkommenden Arten der *Trifolio-Geranietea* gehören fast ausschließlich der boreomeridionalen Gürtelzone und innerhalb dieser den Steppen- und Trockenwäldern des *Quercus pubescens/Quercus petraea*-Gürtels an, die der frischen Säume dem *Fagus-Abies*-Gürtel und dem *Quercus-Tilia-Acer*-Laubmischwald-Gürtel (Tab. 5). Die vorkommenden *Festuco-Brometea*-Arten haben ein sehr weites Arealtypen-Spektrum. Neben den maximal nur in zwei Gürtelzonen vorkommenden Arten („zonale“ und „bizonale“ Arealtypen nach ZOLLER)⁷ der kontinentalen Steppenwälder und Wiesensteppen des *Pulsatilla*-Waldsteppengürtels finden sich in dieser Klasse am häufigsten solche, die über mehrere Gürtelzonen verbreitet sind („azonale“ Arealtypen nach ZOLLER), deren arealgeographischer Schwerpunkt bei vielen jedoch im submediterranen Bereich liegt. Die im Gebiet vorkommenden Arten der *Molinio-Arrhenatheretea* gehören fast ausschließlich der borealen und boreomeridionalen Gürtelzone an. Ihre ökologische Amplitude ist sehr groß; zahlreiche ihrer Vertreter lassen sich demzufolge auch als Ubiquisten einstufen.

Der vorwiegend submediterrane Verbreitungsschwerpunkt der *Festuco-Brometea*-Arten des Gebietes ist eindeutig. Bei der Mehrzahl dieser Arten handelt es sich jedoch um solche, die nach ZOLLER (l.c.) mehrere (mindestens zwei) Gürtelzonen besiedeln können (Tab. 5). Dies mag vielleicht darin begründet sein, daß in verschiedenen Gürtelzonen genügend primäre Sonderstandorte für *Festuco-Brometea*-Arten vorhanden waren, z.B. flachgründige Stand-

⁷ Unglücklicherweise haben die Begriffe „zonal“ und „azonal“, die sich nach der in der Geobotanik gebräuchlichen Definition auf Pflanzengesellschaften beziehen, die im einen Fall in einer Klimazone großflächig vorkommen und diese bestimmen (zonal), im anderen Fall nur kleinflächig auf Sonderstandorten wachsen (azonal; s. z.B. WILMANN 1978) im System von ZOLLER (1954) eine andere Bedeutung; sie werden daher in Anführungsstriche gesetzt:

Die primäre Verbreitung der „zonalen“ Arten dehnt sich immer nur über einen Vegetationsgürtel aus, die der „bizonalen“ reicht über zwei bis drei arealgeographisch mehr oder weniger verwandte und unter relativ ähnlichen klimatischen Bedingungen sich entwickelnde Vegetationsgürtel. Die primäre Verbreitung der „azonalen“ Arten erstreckt sich über mehrere arealgeographisch verschiedene Vegetationsgürtel, die sich unter voneinander völlig abweichenden physisch-geographischen Bedingungen entwickelt haben.

Tabelle 5. Aufschlüsselung der im Gebiet vorkommenden entomophilen Pflanzenarten nach der von ZOLLER (1954) entwickelten Arealtypen-Einteilung und Zuordnung zu pflanzensoziologischen Einheiten.

pflanzensoziologische Einheit Arealtyp	Festuco-Brometea	Molinio-Arrhenatheretea	Sedo-Scleranthea	Artemisiete, Onopordetalia	Trifolio-Geranietea	frische Säume
"ZONAL"; "BIZONAL"						
boreomeridional
europ.mesophile Laubwaldarten des Fagus-Abies-Gürtels und des Quercus-Tilia-Acer-Laubmischwald-Gürtels	2
Arten der Trocken- und Steppenwälder des Quercus pubescens-Gürtels	1	.	.	.	13	.
Arten der kontinentalen Steppenwälder und Wiesensteppen des Pulsatilla-Waldsteppen-Gürtels	8	.	.	.	1	.
submeridional	4	1	1	.	2	.
"AZONAL"						
südeurop.-montanmittel-europ.Rasenarten;europ.bis westasiat.Arten	14	.	.	.	2	.
Arten der boreal-boreomeridionalen Auen-u.Sumpfvegetation;Ubiquisten, Kosmopoliten; in hohem Maße hemerophile Arten	2	12	.	1	.	1

orte an Felsnasen und -bändern, Schutt- und Rutschhalden, natürliche Abbruchkanten an Lockergesteinen (z.B. Löß und z.T. auch Kiesinseln). Ein geringerer Teil der Festuco-Brometea-Arten läßt sich vorwiegend der boreomeridionalen Gürtelzone zuordnen: Arten, die nur noch eine weitere Gürtelzone besiedeln, und die nach ihren primären Standorten den kontinentalen Wiesensteppen des Pulsatilla-Waldsteppen-Gürtels angehören. Die Trifolio-Geranietea-Arten dagegen haben einen deutlichen Schwerpunkt im kontinentalen Bereich. Nach ihren primären Standorten gehören sie fast ausschließlich den Steppen- und Trockenwäldern des Quercus pubescens/Quercus petraea-Gürtels an (Tab. 5). Der

aktuelle Verbreitungsschwerpunkt der *Trifolio-Geranieta*-Gesellschaften liegt ebenfalls in der boreomeridionalen Gürtelzone, wohingegen in der submediterranen oder mediterranen Gürtelzone solche Gesellschaften praktisch fehlen (DIERSCHKE 1982).

Betrachtet man die *Sukzession* des hier untersuchten Halbtrockenrasen-Komplexes unter arealgeographischen Gesichtspunkten, so verringert sich mit der Abnahme der *Festuco-Brometea*-Arten das submediterrane und es erhöht sich entsprechend durch Zunahme der *Trifolio-Geranieta*-Arten das kontinentale (boreomeridionale) Florenelement. Die Sukzessionsstadien entsprechen somit arealgeographisch in ihrer Aufeinanderfolge immer mehr dem Arealtypen-Spektrum der potentiellen natürlichen Vegetation des Gebietes. Wie die Kontakt-Wald-Vegetation am Rande der Fläche vermuten läßt, ist die potentielle natürliche Vegetation des *Mesobrometum globularietosum* wahrscheinlich ein Flaumeichen-Wald (*Quercetum pubescentis*); im Falle des frischeren *Mesobrometum primuletosum* würde sich wohl ein wärmeliebender Eichen-Hainbuchenwald oder ein Seggen-Buchenwald (*Carici-Fagetum*) einstellen. Die Eichen-reichen Waldgesellschaften beherbergen einen hohen Anteil boreomeridionaler Saumpflanzenarten. Die Arten der *Moliniio-Arrhenatheretea* und die der frischen Säume haben zwar ihren Schwerpunkt in der boreomeridionalen Gürtelzone, jedoch bestätigt sich auch hier die größere arealgeographische Amplitude der Rasen-Pflanzenarten gegenüber der der Saumpflanzenarten. Während erstere in mehreren Vegetationsgürteln vorkommen können, gehören letztere nach ZOLLER (l.c.) nur einer, maximal nur zwei Gürtelzonen an.

Es soll im späteren Teil der Arbeit die Frage erörtert werden, ob, und wenn ja, in welchem Umfang diese „arealgeographische Umschichtung“ auch für die blütenbesuchenden Insektenarten von Bedeutung ist und ob sich auch hier Veränderungen im Blütenbesucher-Spektrum ergeben, die einen arealgeographischen Bezug haben.

4.2.5 Blumentypen-Spektrum⁸

Der Aufschlüsselung der im Gebiet vorkommenden Blumentypen lag im wesentlichen das System von KUGLER (1970) zugrunde. Dieses wurde in folgenden Fällen geändert: KUGLER ordnete u.a. die Umbelliferen, Euphorbiaceen und Valerianaceen neben den Liliaceen und Rubiaceen in die Gruppe der Pflanzen mit radiären Einzelblumen ein, obwohl gerade die drei erstgenannten Familien typische Pseudanthien ausbilden. Diese von KUGLER (1970) vorgenommene Zuordnung erscheint blütenökologisch wenig sinnvoll. Aus diesem Grunde wurden die Umbelliferen und Euphorbiaceen (*Euphorbia cyparissias*) in die Gruppe der Arten mit Infloreszenzen als Blumen (Pseudanthien) zugeordnet und hier den Köpfchenblumen als Scheibenblumen gegenübergestellt (im Falle der Umbelliferen und der Gattung *Euphorbia* als Scheibenblumen mit offen abgeschiednem Nektar). Diesen Scheibenblumen mit offenem Nektar stehen solche mit

⁸ Wir wollen anstelle des von KUGLER (1970) geprägten Ausdruckes „Blumentyp“ den Ausdruck „Blumentyp“ verwenden, da es sich in diesem Zusammenhang um eine bestäubungsbiologische Bezugseinheit handelt.

mehr oder minder verborgenem Nektar gegenüber. Hierzu gehört der im Gebiet vorkommende Vertreter der Valerianaceen (*Valeriana wallrothii*), der zwar hinsichtlich seiner Einzelblüten Trichterblumen besitzt, jedoch ein Pseudanthium gebildet hat, das dem der Umbelliferen ähnelt.

Ergänzend zu den von KUGLER (1970) beschriebenen Blumentypen wurde ein weiterer hinzugefügt, dem *Galium verum* zuzuordnen ist: die Knäuelblume. Hierunter verstehen wir einen Infloreszenz-Typ, bei dem viele kleine Einzelblüten einen knäueförmigen Blütenstand bilden, der als blütenökologische Einheit wirkt.

Nach dieser Einteilung in verschiedene Blumentypen besitzen 27 der im Gebiet untersuchten Pflanzenarten (38 %) Infloreszenzen als Blumen und 16 Arten (23 %) radiäre Einzelblumen. Eine Art (*Vincetoxicum hirundinaria*) hat eine Insektenfallenblume (hier: Klemmfallenblume).

Das prozentuale Verhältnis von Arten mit dorsiventralen Einzelblumen zu Arten mit Floreszenzen als Blumen ist etwa gleich groß. Beide Strategien scheinen unter blütenökologischen Gesichtspunkten im Gebiet annähernd den gleichen Bestäubungserfolg zu gewährleisten. Während den Arten mit dorsiventralen Einzelblumen ein engerer Blütenbesucher-Kreis vorbehalten bleibt, „bauen“ Arten mit radiären Einzelblumen oder Pseudanthien und damit leichter zugänglichen Nektar- und Pollenquellen auf mehr oder weniger zufälligen, aber dementsprechend auch häufigeren Insektenbesuch wenig im Nahrungserwerb spezialisierter Insektenarten. Für sie können auch Lepidopteren, Dipteren und in Ausnahmefällen sogar Coleopteren als Bestäuber eine Bedeutung haben. Dieses schließt das Vorkommen von stenanthen Bienenarten, die bestimmte Pflanzenarten mit Pseudanthien besuchen, nicht aus (s. blütenökologischer Teil).

Pflanzenarten mit radiären Einzelblumen sind nur zu einem Viertel im Gebiet vertreten. Ihr Prozentsatz liegt demnach auch deutlich unter dem der Arten mit Pseudanthien.

Innerhalb der Gruppe der Pflanzenarten mit radiären Einzelblumen und der mit Infloreszenzen als Blumen lassen sich entsprechend dem phylogenetischen Alter der sie charakterisierenden Familien unterschiedliche Anpassungsgrade an den Insektenbesuch feststellen:

Während die phylogenetisch ursprünglicheren Familien mit radiären Einzelblumen wie z.B. die Liliaceen (im Gebiet: *Anthericum ramosum*) oder die Rosaceen (im Gebiet: *Potentilla tabernaemontani*) noch zahlreichen verschiedenen Insektenarten den Zugang in die Blüten ermöglichen, schränken die höher evolierten Familien (Campanulaceae, Primulaceae, Caryophyllaceae) durch Verlagerung wesentlicher Blütenorgane in die Tiefe (Einführung der 3. Dimension im Blütenbau) das Blütenbesucher-Spektrum wesentlich ein⁹. Die phylogenetisch ursprünglicheren Familien mit Pseudanthien sind solche mit Scheibenblumen und offenen, für Insekten leicht zugänglichen Nektarien (Umbelliferen, Euphor-

⁹ Die Verlagerung der Nektarien in die Tiefe und die Schaffung eines besonders geschützten „Nektarraumes“ mit höherer Luftfeuchte verhindert gleichzeitig auch ein schnelles Austrocknen des Nektars. Dies ermöglicht vor allem denjenigen Insektenarten eine Nahrungsaufnahme auch zu Tageszeiten höherer Lufttemperatur, die aufgrund des Baus ihrer Mundwerkzeuge nur flüssigen Nektar aufnehmen können (s. dazu auch CORBET et al. 1979).

biaceen). Bereits die Valerianaceen (im Gebiet: *Valeriana wallrothii*) bilden kleine Trichterblumen im Blütenstand aus und verlagern die Nektarien in die Tiefe der Blüte. Sie vermitteln zu der zweiten Gruppe, für die eine morphologische Differenzierung der Einzelblüten im Blütenstand charakteristisch ist (Röhrenblüten und zygomorphe Blüten). Hierdurch wird ebenfalls wieder eine Einengung des Blütenbesucher-Kreises erreicht. An der Basis dieser Gruppe stehen die Dipsacaceen, die mit den Valerianaceen eng verwandt sind, und – phylogenetisch jünger – die Globulariaceen und Compositen (s. dazu auch TAKHTAJAN 1973).

Der größere „evolutive Erfolg“ der Arten mit Pseudanthien gegenüber denjenigen mit Einzelblumen liegt – wie bereits erwähnt – darin begründet, daß bei einem einmaligen Insektenbesuch zahlreiche Einzelblüten simultan bestäubt werden können. Unter diesen Gesichtspunkten kann im Untersuchungsgebiet der höhere Prozentsatz der Arten einerseits mit dorsiventralen Einzelblumen, andererseits mit Infloreszenzen als Blumen (Pseudanthien) nur in Zusammenhang mit der größeren „Bestäubungschance“ erklärt werden, die Arten mit solchen Blumentypen besitzen. Eine artenreiche, mannigfaltige Bestäuberfauna ist im Gebiet hierfür vorhanden (s. zoologischer Teil).

Die Arten des *Festuco-Brometea* zeigen ein annähernd ausgewogenes Verhältnis von radiären zu dorsiventralen Einzelblumen, bei den Arten der *Trifolio-Geranietea*, *Molinio-Arrhenatheretea* und der frischen Säume tritt an die Stelle der Arten mit radiären Einzelblumen ein höherer Anteil von Arten mit Pseudanthien.

Der Anteil der Arten mit dorsiventralen Einzelblumen ist sowohl nach pflanzensoziologischer Zugehörigkeit als auch nach Arealtyp weitgehend gleichverteilt. Wie bereits erwähnt, überwiegt bei den *Festuco-Brometea*-Arten der Anteil submediterranean verbreiteter Arten, bei den *Molinio-Arrhenatheretea*-Arten und Arten der frischen Säume das eurasiatisch-subozeanische, bei den *Trifolio-Geranietea*-Arten das eurasiatisch-gemäßigt kontinentale Element. Dies bedeutet, daß in der submediterranen und auch in der boreomeridionalen Region genügend Blütenbesucher existieren, die an den dorsiventralen Blumentyp angepaßt sind.

Anders verhält es sich mit der Verteilung der Arten mit radiären Einzelblumen und Pseudanthien, von denen die ersteren häufiger in *Festuco-Brometea*-Gesellschaften vorkommen und in größerem Umfang die submediterrane Region kennzeichnen, letztere – zumindest für die untersuchten Syntaxa – gehäuft in der boreomeridionalen Region auftreten. Ein Grund könnte in der geringeren „Bestäubungschance“ liegen, die boreomeridional verbreitete Pflanzenarten – bedingt durch eine artenärmere Bienenfauna – in dieser Region besitzen und die sie über Pseudanthien (Erhöhung der Bestäubungswahrscheinlichkeit durch Häufung von Einzelblüten in einem Blütenstand) möglicherweise ausgleichen.

4.3 Blühphänologie

4.3.1 Floreszenzmenge

Von anthophilen Insekten besuchte Pflanzenarten blühten im Gebiet in den Jahren 1979 und 1980 von Anfang März bis Ende November. Ihre Anzahl im Jahres-

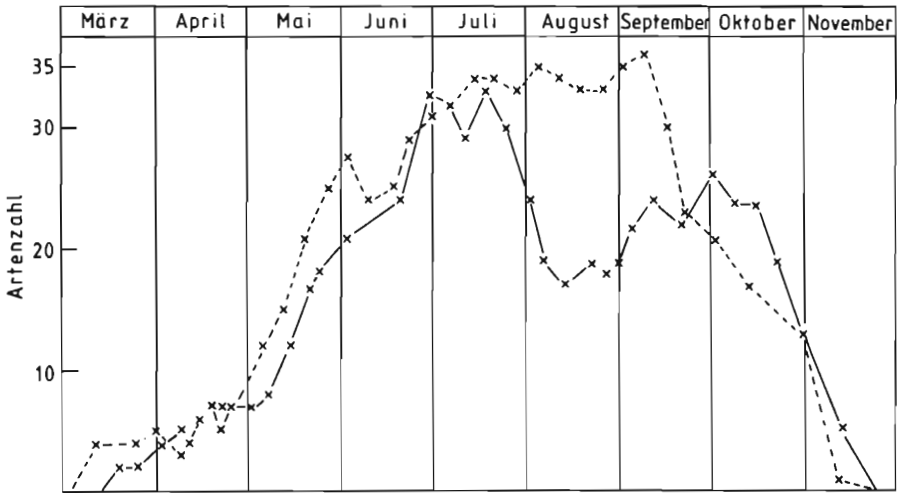


Fig. 9. Anzahl blühender und von Insekten besuchter Pflanzenarten im Jahresverlauf (— 1979, - - - 1980).

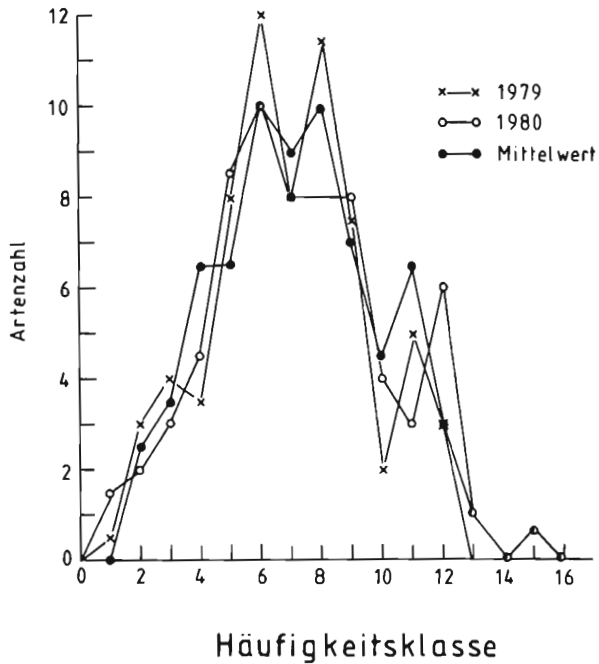
verlauf stellt die Figur 9 für 1979 und 1980 dar. Ein Arten-Maximum wurde 1979 mit 33 Arten Mitte Juli, 1980 mit 36 Arten Anfang September erreicht. 1979 war im August eine deutliche Abnahme der Artenzahlen (auf 17 Arten) und ein zweites Maximum Anfang Oktober mit 29 Arten festzustellen. 1980 blieb über die Monate Juli, August und Anfang September die hohe Artenzahl von 34 Arten fast konstant erhalten.

In den Monaten Juli und August sind im Durchschnitt über 34 Pflanzenarten im Gebiet simultan in Blüte. Dies entspricht fast der Hälfte aller der im Gebiet vorkommenden entomophilen Pflanzenarten.

In der Tabelle 6 sind die verschiedenen phänologisch erfaßten Floreszenztypen mit ihren maximal erreichten Blüten- bzw. Blütenstands-Zahlen für die Jahre 1979 und 1980 einschließlich ihres Mittelwertes angegeben. Von den 71 Arten wurden bei 16 Arten (23 %) Einzelblüten, bei 33 Arten (46 %) Infloreszenzen, bei 19 Arten (27 %) Synfloreszenzen 1. Ordnung und bei 3 Arten (4 %) Synfloreszenzen ab 2. Ordnung phänologisch aufgenommen. Bei der weiteren Analyse werden diese Floreszenztypen zunächst als vergleichbare Größen gleichrangig behandelt. Dies ist sicher für den größten Teil der Pflanzenarten, bei denen Einzelblüten oder Infloreszenzen gezählt wurden, gerechtfertigt, zumal Einzelblüten und Infloreszenzen, wenn letztere Pseudanthien bilden, blütenökologisch gut miteinander vergleichbar sind. Nach dieser Methode lassen sich die Blüten- bzw. Infloreszenzhäufigkeiten und die Floreszenzdominanzen der im Gebiet vorkommenden Arten aufzeigen und miteinander vergleichen.

Die Werte der Floreszenzdominanzen errechnen sich nach folgender Formel:

$$D_A = \frac{\sum \text{Blumenmengen einer Art A}}{\sum \text{Blumenmengen aller untersuchten Arten}} : 100 \text{ (in \%)}$$



Häufigkeitsklasse	Floreszenzabundanz
1	1 - 2
2	2 - 4
3	4 - 8
4	8 - 16
5	16 - 32
6	32 - 64
7	64 - 128
8	128 - 256
9	256 - 512
10	512 - 1024
11	1024 - 2048
12	2048 - 4228
13	4228 - 8456
14	8456 - 16912
15	16912 - 33824
16	33824 - 67648

Fig. 10. Verteilung der Floreszenzhäufigkeiten nach PRESTON (1949). Auf der Abszisse wird die absolute Anzahl der Floreszenzen pro Art (gestaffelt in Häufigkeitsklassen), auf der Ordinate die Anzahl der Arten pro Häufigkeitsklasse abgetragen. Bei diesen Häufigkeitsklassen handelt es sich um eine Reihe von „Oktaven“, wobei eine „Oktave“ einem Intervall gleichzusetzen ist, in dem sich die Anzahl der Floreszenzen pro Art verdoppelt. Arten, deren Floreszenzzahl zwei Häufigkeitsklassen zuzuordnen ist (z.B. 2, 4, 8, 16, 32, 64 usw.), werden je Häufigkeitsklasse nur zur Hälfte gewertet.

Subrezedente Arten besitzen weniger als 0,1 % Floreszenzen gemessen an der Gesamt-Floreszenzzahl des Gebietes, rezedente 0,1–1 %, subdominante 1–5 %, dominante 5–15 % und eudominante mehr als 15 %.

Tabelle 6. Die phänologisch erfaßten Einheiten der einzelnen Pflanzenarten, ihre maximalen Floreszenz-Zahlen und Floreszenz-Dominanzen (D) in den Jahren 1979 und 1980 (einschließlich Mittelwert) und die Blumenmengen-Zu- bzw. Abnahmen zwischen den Jahren in Prozent; Berechnung des Dominanzwertes D, s. Text.

Art	1979		1980		Mittelwert			Zu- oder Abnahme (%)
	Einzelblütenrezente	Synfloreszenz	Einzelblütenrezente	Synfloreszenz	Einzelblütenrezente	Synfloreszenz	D	
<i>Achillea millefolium</i>	3	143	7	84	5	114	0,23	-41,2
<i>Araceptis pyramidalis</i>							0,01	+133,3
<i>Anthriscus ramosus</i>	57		230		144		0,24	+303,5
<i>Anthriscus sylvestris</i>		205		426		316	0,56	+107,8
<i>Anthyllis vulneraria</i>		1260		472		980	1,78	-62,5
<i>Arabis hirsuta</i>	26				33		0,06	+53,8
<i>Aster anellus</i>		261		884		573	1,65	+238,0
<i>Aster linosyris</i>	35		488		262		0,41	+1294,2
<i>Eupleurum falcatum</i>		104		290		197	0,34	+178,8
<i>Campanula glomerata</i>	10		9		10		0,02	-10,0
<i>Campanula persicifolia</i>	33		18		26		0,05	-45,4
<i>Campanula rotundifolia</i>	150		120		135		0,26	-20,0
<i>Carex humilis</i>		57		41		49	0,10	-28,0
<i>Centaurea jacea</i>		711		187		449	0,94	-73,6
<i>Centaurea scabiosa</i>	1049		348		699		1,45	-66,8
<i>Chrysanthemum corymbosum</i>		112		41		77	0,39	-63,3
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>		5		8		7	0,01	+60,0
<i>Coronilla varia</i>	2498		6845			4672	8,82	+174,0
<i>Daucus carota</i>		130		285		208	0,36	+119,2
<i>Dianthus carthusianorum</i>	117		171		144		0,26	+46,1
<i>Echium vulgare</i>		7		6		7	0,02	-14,2
<i>Euphorbia cyparissias</i>		2323		1777		2749	4,99	-23,5
<i>Galium verum</i>		165		72		119	0,24	-56,3
<i>Genista tinctoria</i>		165		37		101	0,22	-77,5
<i>Geranium sanguineum</i>	430		449		440		0,83	+4,4
<i>Globularia punctata</i>			1974		1799		3,07	+42,1
<i>Helianthemum nummularium</i>	458		2181		1320		2,18	+376,2
<i>Heracleum sphondylium</i>		61		19		40	0,09	-68,8
<i>Hieracium pilosella</i>		126		499		313	0,52	+296,0
<i>Hieracium umbellatum</i>		20		8		14	0,03	-60,0
<i>Himantoglossum hircinum</i>		8		18		13	0,03	+125,0
<i>Hippocrepis comosa</i>	22880		26833		24857		46,15	+17,2

Die Figur 10 gibt die Verteilung der Floreszenzhäufigkeiten wieder (in Anlehnung an PRESTON 1949).

Hinsichtlich ihrer Floreszenzmenge waren im Durchschnitt der Jahre 1979/1980 38 % aller Arten subrezedent, 41 % rezedent, 17 % subdominant, 3 % dominant und 1 % eudominant. Als eudominante Art kommt im Gebiet *Hippocrepis comosa* vor, dominante Arten sind *Euphorbia cyparissias*, *Primula veris*, *Coronilla varia* und *Origanum vulgare*.

Ein Vergleich der vier artenreichsten Familien hinsichtlich der Dominanzverhältnisse ihrer Blumenmengen zeigt eine Zunahme der dominanten und eine Abnahme der rezedenten Arten in der Reihenfolge Umbelliferae, Compositae, Labiatae und Fabaceae (Fig. 11).

Die *Festuco-Brometea*- und die *Molinio-Arrhenatheretea*¹⁰-Arten kennzeichnet ein höherer Anteil rezedenter Pflanzenarten, die *Trifolio-Geranieta*-Arten und die der frischen Säume im derzeitigen Stadium der Sukzession ein höherer Anteil subrezedenter Arten.

Wir geben im folgenden eine evolutionsbiologische Deutung dieser Ergebnisse: Eine so große Anzahl von Pflanzenarten kann langfristig nur dann koexistieren, wenn genügend Anpassungen an einen bestimmten Blütenbesucher-Kreis und ein bestimmtes Blühsyndrom im Laufe der Evolution herausgelektiert wurden, die eine Bestäubung sichern (Ausnahme: Pflanzenarten mit überwiegend vegetativer Vermehrung). In der weiteren Analyse der Ergebnisse werden solche möglichen Anpassungen eine besondere Beachtung finden.

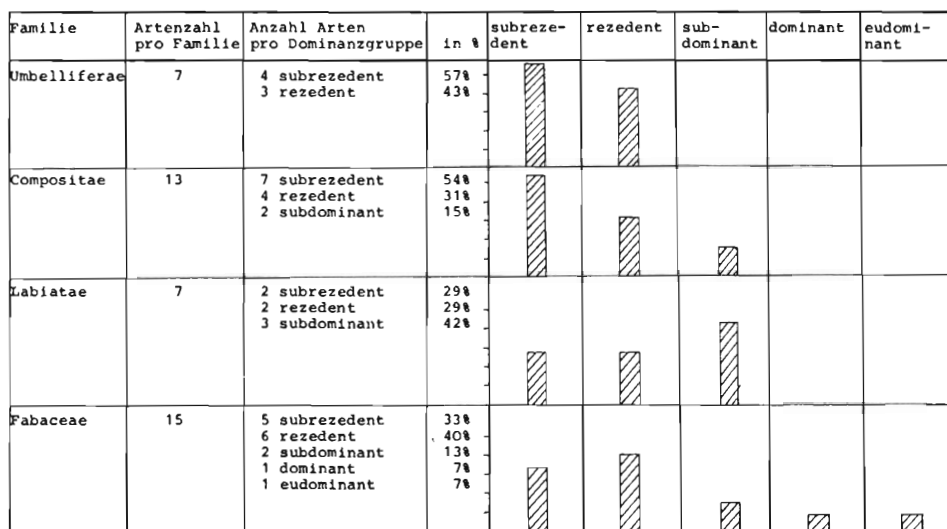


Fig. 11. Die Dominanzverhältnisse innerhalb der vier artenreichsten Pflanzenfamilien des Untersuchungsgebietes.

¹⁰ Die Aussagen beziehen sich auf die „ausgedünnte“ Artengarnitur der *Arrhenatheretum*-Brache des Untersuchungsgebietes.

Es liegt nahe, daß eine Pflanzenart, die zu einer bestimmten Zeit in einem Gebiet blühend vorkommt, eine untere Blumenmenge nicht unterschreiten darf, will sie sich eine Bestäubung durch Insekten sichern. Eine zu große Blumenmenge einer Art in einem Gebiet ist jedoch ebenfalls für sie mit gewissen Nachteilen verbunden. Einerseits ist die Anzahl der Insekten in diesem Gebiet limitiert; eine Zunahme der Blumenmenge würde ab einer bestimmten oberen Grenze die Bestäubungswahrscheinlichkeit nicht mehr erhöhen: die energetischen „Kosten“ stünden in keinem günstigen Verhältnis zum „Nutzen“. Andererseits erhöht sich der Anteil jener Pflanzenarten rasch, die mit geringeren Blumenmengen vorkommen, das gleiche Blühsyndrom zeigen, den Insekten jedoch keine oder nur wenig Nektar- und Pollennahrung bieten (HEINRICH 1975a). Diese Arten verringern wiederum die Anzahl „erfolgreicher“ Blütenbesuche. Auf eine konvergente Evolution von Blumentypen, sog. *Blütenmimikry*, bei systematisch verschiedenen Taxa (Arten, die synchron blühen, sympatrisch vorkommen und das gleiche Blütenbesucher-Spektrum besitzen) weisen u.a. auch MACIOR (1971, 1974) und YEO (1972) hin. Eine „Blumentyp-Konvergenz“ gleichzeitig blühender Pflanzenarten mit Pollen- und Nektarbelohnung wurde von MACIOR (1970, 1973, 1975) und BROWN & KODRIC-BROWN (1979) auch für Gebiete festgestellt, in denen nur wenige Bestäuber vorkommen. Leider fehlen in diesen Arbeiten genaue Angaben über die Blumdichte dieser Pflanzenarten. Es ist jedoch zu erwarten, daß sie sich hierin nicht sehr stark unterscheiden.

Die Mehrzahl der Arten hatte im Untersuchungsgebiet 32–64 bzw. 128–256 Floreszenzen. Diese Floreszenzen-Zahlen scheinen für viele Arten die größte Bestäubungswahrscheinlichkeit zu gewährleisten. Für die dominanten Arten ist bemerkenswert, daß mit einer Ausnahme nur je ein Vertreter pro Blumentyp vorkommt, obwohl fast alle, wie noch ausgeführt wird, auch zeitlich in ihrer Blühzeit eingemischt sind.

Familien, deren Arten sich auf einen engeren Blütenbesucher-Kreis spezialisiert haben (Fabaceae, Labiatae), besitzen die größte Anzahl verschiedener Floreszenz-Häufigkeitsklassen (Dominanzgruppen). Arten, die nur in geringer Blumenmenge in einem Gebiet vorkommen, können mit Arten, die größere Blumenmengen produzieren, nur in folgenden Fällen zur selben Zeit syntop koexistieren: Entweder müssen sie über ein eigenes Artenspektrum von Blütenbesuchern verfügen (wodurch eine Konkurrenz um die Bestäuber vermieden wird), oder sie profitieren bei Blumentyp-Konvergenz als Arten mit geringen Blumenmengen von dem Blütenbesucher-Kreis einer in hoher Blumenmenge vorkommenden Art (HEINRICH 1975b). Bei der zuletzt erwähnten Strategie, bei der meistens von diesen Pflanzenarten auch nur geringe Nektarmengen geboten werden, ist es jedoch „vorteilhaft“, mit der Haupt-Blütezeit etwas später einzusetzen, zu einem Zeitpunkt, an dem den Blütenbesuchern das „S u c h b i l d“ (TINBERGEN 1960) bzw. „Ö k o s c h e m a“ (BERNDT & WINKEL 1974, 1978) der „lohnenden Nektar- oder Pollenblume“ noch gut in „Erinnerung“ ist.

Für Pflanzenarten der Familien, deren Arten über einen sehr großen Blütenbesucher- und Bestäuber-Kreis verfügen (Umbelliferae, Compositae), muß als Ergebnis der interspezifischen Konkurrenz ein weitgehend ausgeglichenes Verhältnis der Blumenmenge vorhanden sein. Die möglichen Konsequenzen bei einer Ungleichheit sind bereits diskutiert worden.

Die schon seit sehr langer Zeit auf der Untersuchungsfläche wachsenden Rasen-Pflanzenarten zeigen also einen höheren Blumenmengen-Anteil, die in der Regel erst seit etwa 40 Jahren im Gebiet flächendeckender auftretenden Saum-Pflanzenarten geringere Blumenmengen. Dieses Ergebnis kann nicht auf die unterschiedliche Deckung der Rasen- und Saum-Pflanzenarten auf der Untersuchungsfläche zurückgeführt werden (s. auch die in der Tab. 2 angegebenen Deckungswerte). Die folgende Hypothese bietet sich hier an:

Die Rasen-Pflanzenarten, die in ihrer Blumenmenge in der mittleren Häufigkeitsklasse aller untersuchten Pflanzenarten liegen (Fig. 12), hatten eine lange Zeitspanne zur Verfügung, um sich hinsichtlich ihrer Blumenmenge an die im Gebiet vorhandene Bestäuberfauna zu adaptieren. Die von ihnen gebotene Anzahl von Blumen garantiert größtmöglichen Bestäubungserfolg. Die Frage nach der unteren und oberen kritischen Blumenmenge wurde bereits erörtert (s.o.).

Die meisten Saum-Pflanzenarten sind hinsichtlich ihrer Blumenmenge im Untersuchungsgebiet als subrezedent einzustufen; die Bestäubungs-Wahrscheinlichkeit könnte daher geringer sein als bei den meisten Rasenpflanzen. Es kann noch nichts darüber ausgesagt werden, ob die Saumarten generell eine geringere Blumendichte bilden als die meisten Rasenarten oder ob für die Entstehung eines coadaptiven Systems zwischen größerflächig verbreiteten Staudenfluren und ihren Bestäubern noch nicht genügend Zeit vorhanden war, um die Blumenmengen der lokalen Bestäuberfauna anzupassen. Saum-Pflanzenarten, bei denen eine Besiedlung vorwiegend vegetativ erfolgt (z.B. *Peucedanum cervaria*) werden jedoch in Bezug auf ihre Blumendichte weit unter den Werten von Arten liegen, die sich

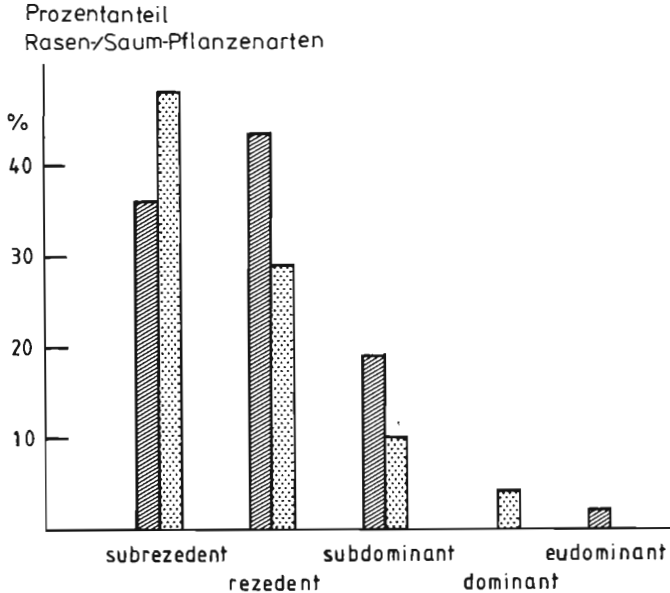


Fig. 12. Prozentanteil Rasen- bzw. Saum-Pflanzenarten pro Dominanzgruppe; schraffiert: Rasenarten, Punktraster: Saumarten.

vorwiegend generativ ausbreiten (z.B. *Coronilla varia*, die eine besonders große Blumenmenge hat).

4.3.2 Die Blühzeiten der einzelnen Pflanzenarten und ihr jahreszeitlich wechselnder Aspekt (Blumenwellen)

Die Figuren 13 und 14 geben die jahreszeitliche Staffelung der Blühaspekte der einzelnen Pflanzenarten im Jahresverlauf wieder. Die Reihenfolge richtet sich nach dem Zeitpunkt der maximal erreichten Blumenmenge pro Pflanzenart, die jeweils 100 % gesetzt wurde.

Die das brachliegende *Mesobrometum* und das *Arrhenatheretum* aufbauenden Pflanzenarten lassen über die gesamte Vegetationsperiode hin von März bis November eine kontinuierliche Abfolge ihrer Blühmaxima erkennen. Eine solche zeitliche Staffelung im jahreszeitlichen Auftreten ist nur als ein Produkt selektiver Prozesse zu verstehen (MACIOR 1971, 1974, 1977, PAULUS 1978).

Schon ROBERTSON (1895, 1924) hat die Hypothese formuliert, daß die Evolution der Blühzeiten unter dem Selektionsdruck der Bestäuber entstanden ist und zu einer zeitlichen Staffelung im Jahr geführt hat. In der Evolution der Blühzeiten, der Blühdauer und der Blumentypen einzelner Pflanzenarten innerhalb einer Pflanzengesellschaft ist ein Hauptfaktor der Wettbewerb der Bestäuber um das begrenzte Nahrungsangebot (ROBERTSON 1924, HOCKING 1968, CROAT 1969, KEVAN 1970, 1972, MOSQUIN 1971, FRANKIE, BAKER & OPLER 1974, STILES 1975, POJAR 1974, READER 1975, HEINRICH 1976a, HEITHAUS 1979, WASER 1978a, b, PLEASANTS 1980). Je höher die Anzahl blütenbesuchender Insekten in einer Biozönose ist, die in gegenseitiger Wechselwirkung um den dichtebegrenzenden Faktor „Nahrung“ stehen, um so stärker ist der interspezifische Wettbewerb und entsprechend vielfältiger sind die Strategien der Insekten, die zu einer Konkurrenzverminderung oder gar -vermeidung führen. Die Staffelung der Blühzeiten bei den verschiedenen Pflanzenarten ist eine Möglichkeit, diesen Konkurrenzdruck möglichst gering zu halten. Für die Pflanzenarten kann das „Blütezeit-Displacement“ auch als eine Langzeit-Evolutionsantwort betrachtet werden, durch welche Hybridisation vermieden wird. Beobachtungen hierzu wurden von LEVIN & KERSTER (1967) und LEVIN & SCHAAL (1970) an der Schmetterlings-bestäubten Gattung *Pblox* gemacht.

Auffällig ist, daß sich die Blühzeiten der in der ersten Jahreshälfte blühenden Pflanzenarten weniger überlappen als die der zweiten Jahreshälfte. Daraus läßt sich der Schluß ziehen, daß bei den in der ersten Jahreshälfte blühenden Pflanzenarten ein größerer Selektionsdruck auf zeitliche Separierung wirkt. Die gestaffelten Blühzeiten zeigten in den beiden untersuchten Jahren die gleiche zeitliche Position und Reihenfolge, abgesehen von einigen wenigen Ausnahmen (Fig. 13 und 14). Ähnliche Ergebnisse über eine solche über Jahre hin feststellbare Konstanz fanden HEINRICH (1976b) und ANDERSON & HULBRICHT (1940).

Obwohl die höchste Zahl gleichzeitig blühender Pflanzenarten erst im Juli erreicht wird, haben die meisten der untersuchten Pflanzenarten ihr Blühmaximum im Juni (Fig. 15), die größte Blumendichte gibt es jedoch im Mai und August (s.u.). Dieses Ergebnis läßt vermuten, daß für die entomophilen Pflanzen-

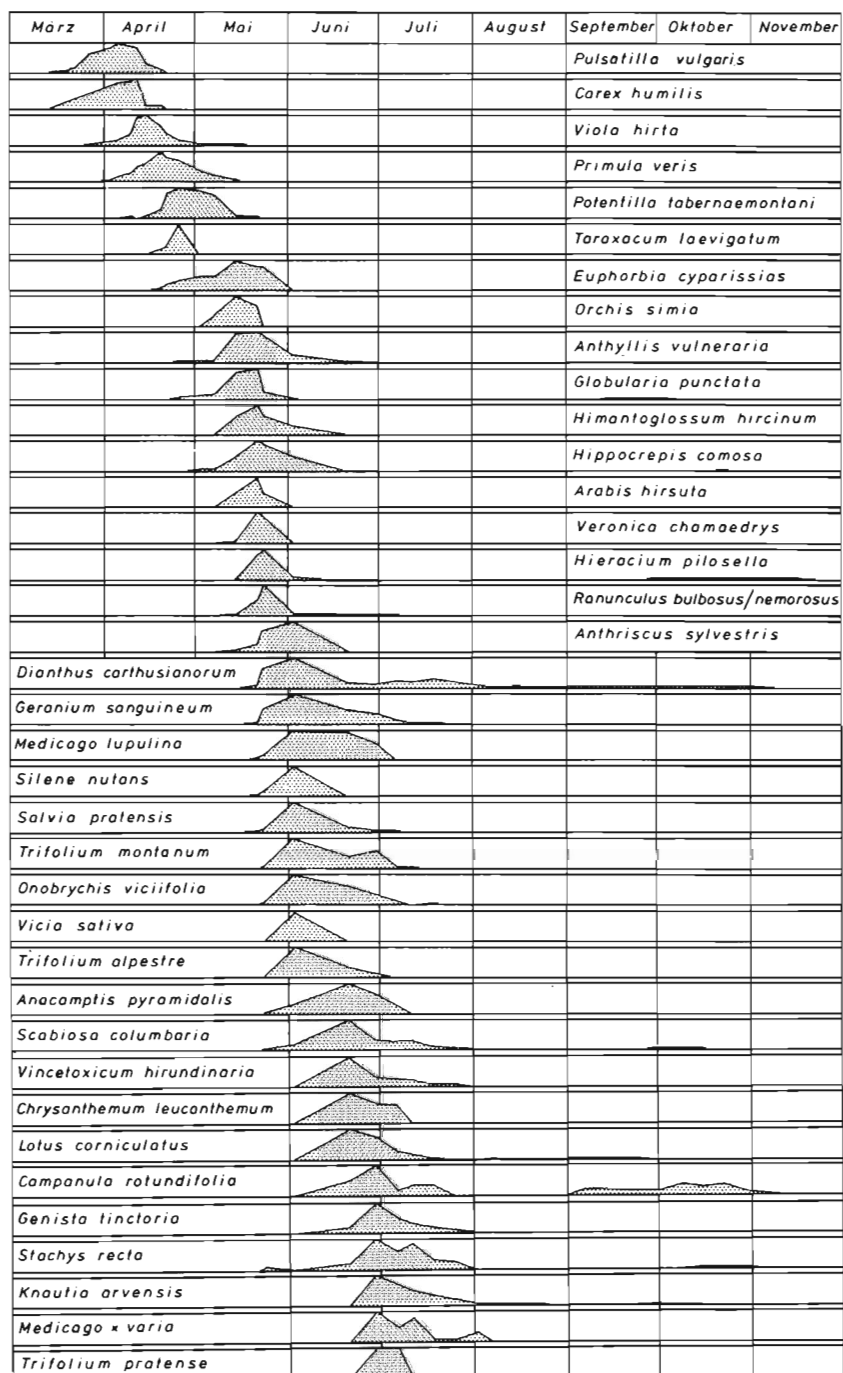
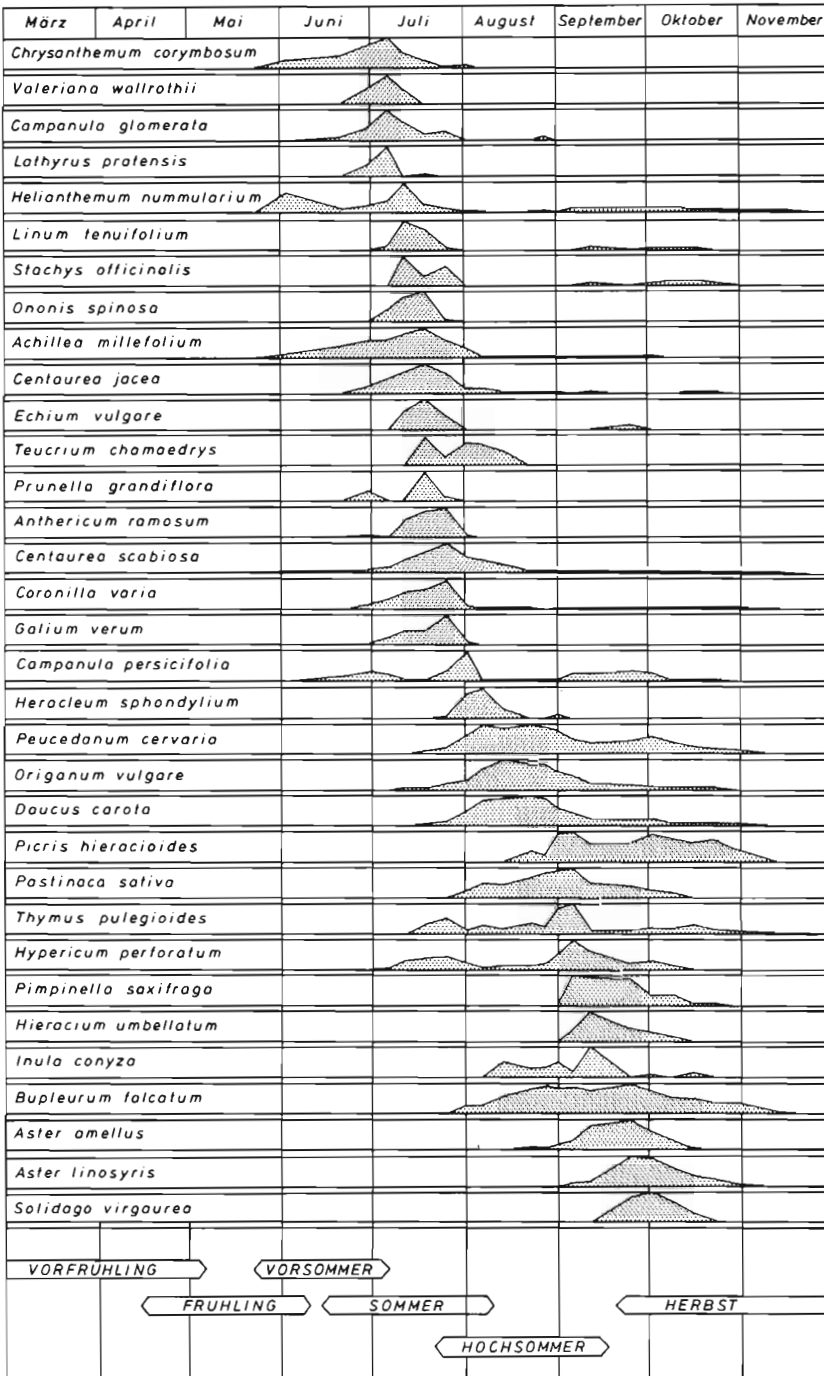


Fig. 13. Phänologie, der 1979 im Untersuchungsgebiet von Insekten besuchten Pflanzenarten; maximal erreichte Blüten- bzw. Blütenstandsanzahl pro Art = 100 %.



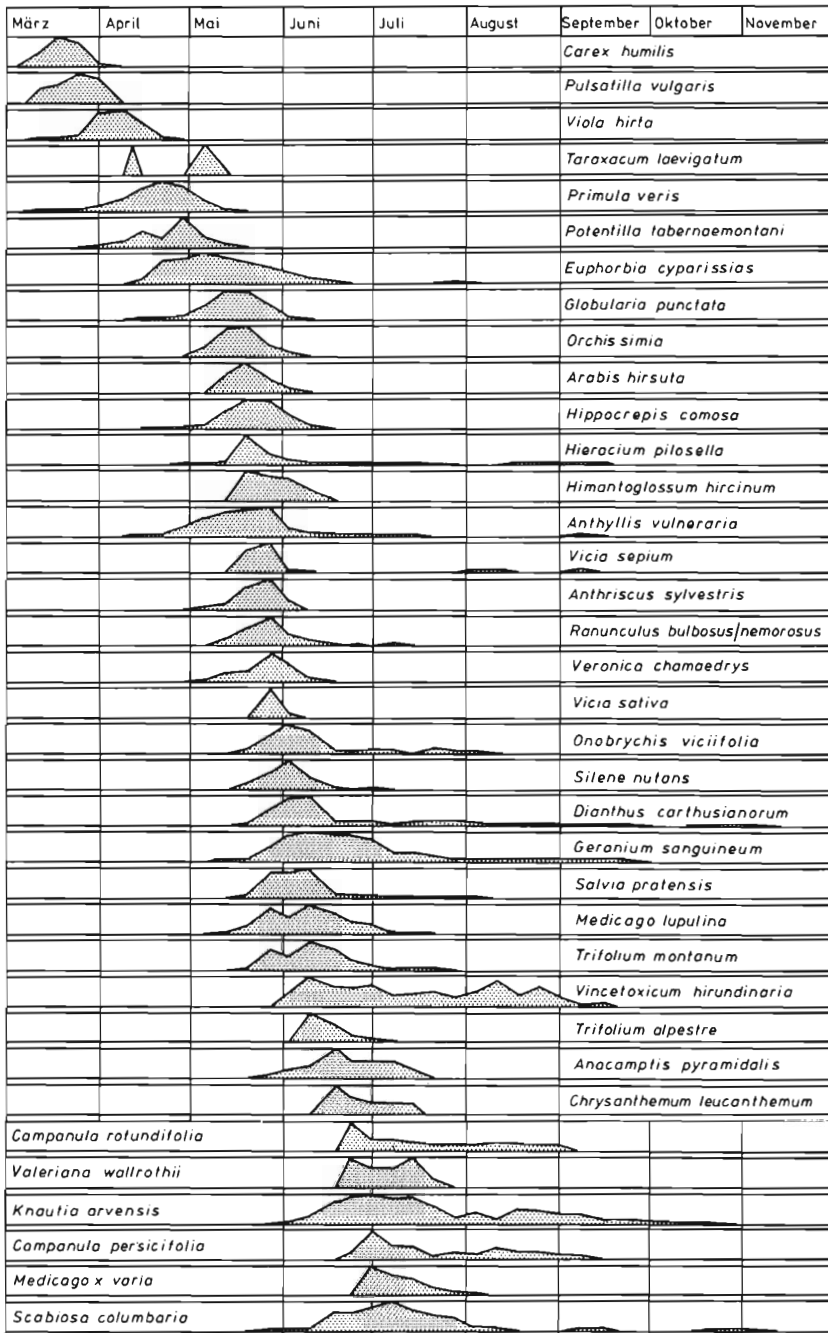
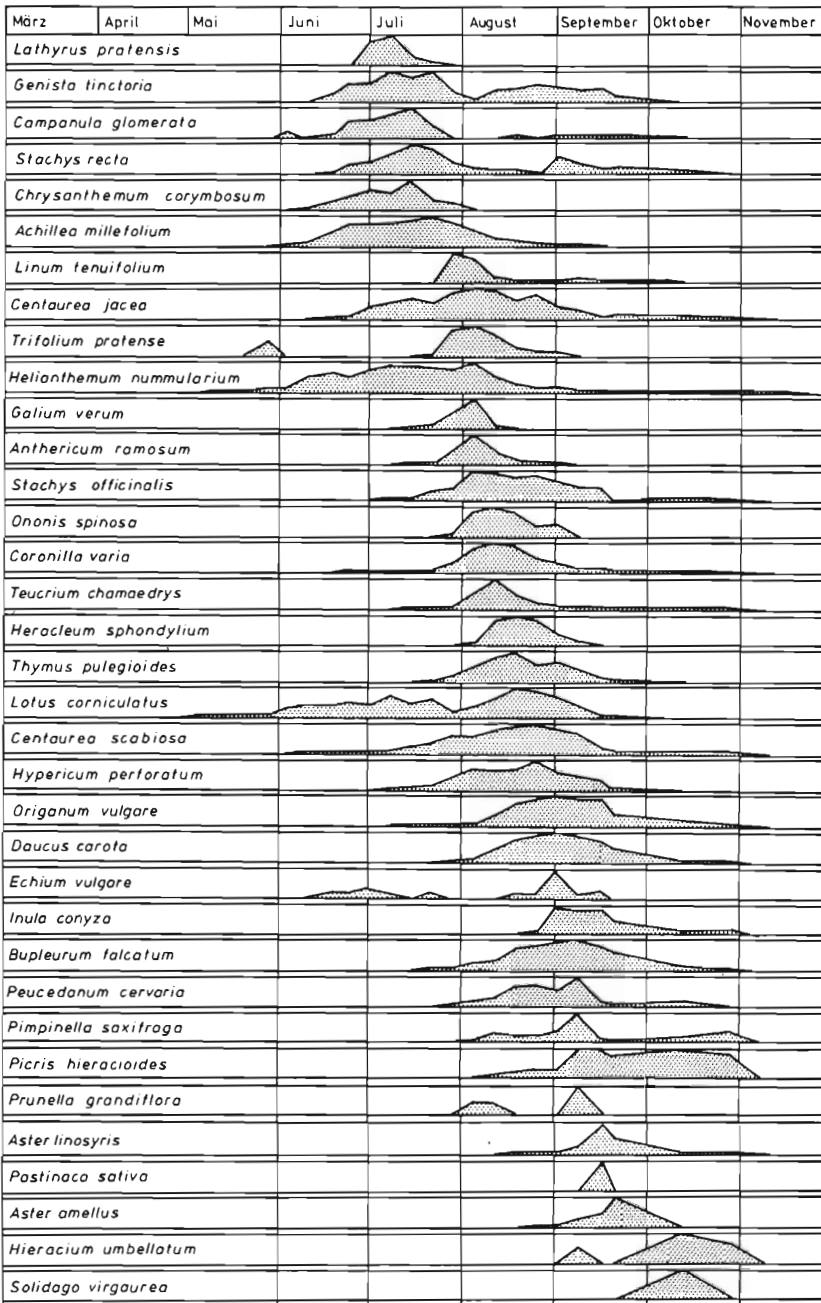


Fig. 14. Phänologie, der 1980 im Untersuchungsgebiet von Insekten besuchten Pflanzenarten; maximal erreichte Blüten- bzw. Blütenstandsanzahl pro Art = 100 %.



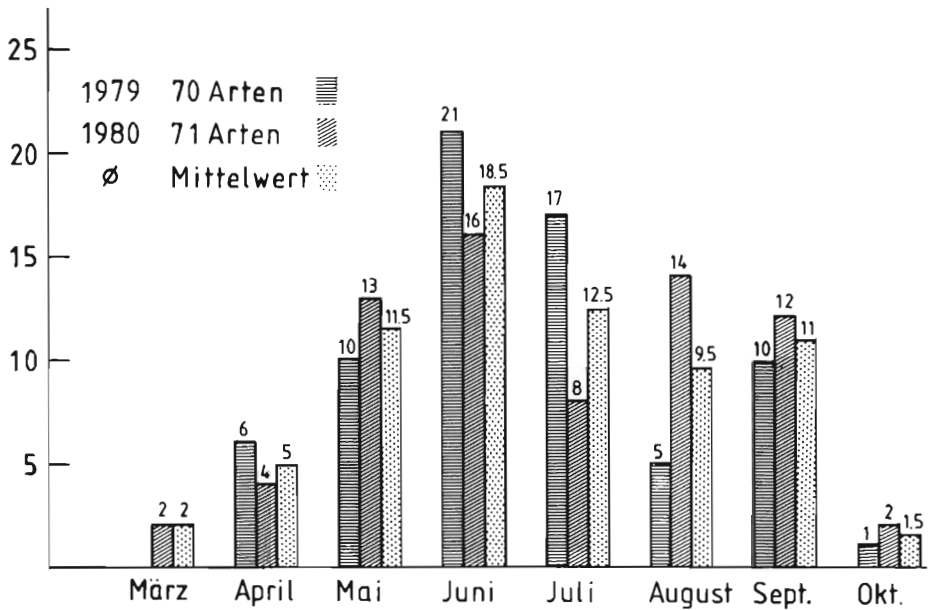


Fig. 15. Die monatliche Anzahl der Arten mit einem Blühmaximum.

arten im Gebiet, in Bezug auf die Anwesenheit „sicherer“ Bestäuber, der Juni der günstigste Monat im Jahr ist, obwohl die meisten simultan blühenden Arten erst im Juli auftreten (Fig. 9). Auf diesen Zeitpunkt im Jahr (Juni) wird bei der folgenden Diskussion phänologischer Zusammenhänge noch besonders geachtet werden müssen.

Die jahreszeitliche Verteilung der Blüten- bzw. Blütenstandsichte der eudominanten, dominanten und subdominanten Arten ist für die Jahre 1979 in Fig. 16 und für 1980 in Fig. 17 dargestellt. Die ersten zur Zeit des Vorfrühlings im Gebiet blühenden Arten waren *Pulsatilla vulgaris*, *Viola hirta* und *Carex humilis*. Keine dieser Arten trat jedoch mit so hohen Blütenzahlen auf, daß man sie als aspektbildend bezeichnen könnte. Erst im Frühling erschienen Arten, die eine so hohe Blumendichte aufwiesen, daß sie für eine gewisse Zeit im Gebiet den Blühaspekt bestimmten.

Zeitpunkte, an denen Arten eine so hohe Blumendichte haben, daß sie für eine gewisse Zeit im Gebiet den Aspekt bestimmen, wollen wir als „Blumenwellen“ bezeichnen.¹¹ Für unser Gebiet lassen sich vier solcher Blumenwellen abgrenzen:

Eine erste Blumenwelle wurde im April von *Primula veris* gebildet, in geringem Maße auch von *Viola hirta*. Nach deren Abklingen folgte im Mai im An-

¹¹ Wir wollen anstelle des von NIMIS (1977) geprägten Ausdrucks „Blütewelle“ den Ausdruck „Blumenwelle“ verwenden, da es sich hier um eine bestäubungsbiologische Bezugseinheit handelt.

schluß daran direkt eine zweite Blumenwelle, die durch die überaus hohe Blütenstandsichte von *Hippocrepis comosa* besonders auffällig war. Daneben gehörten dieser zweiten Blumenwelle noch einige weitere Arten an, so *Euphorbia cyparissias*, *Anthyllis vulneraria*, *Globularia punctata*, *Veronica chamaedrys*, *Salvia pratensis* und *Silene nutans*. Ein entscheidender Aspektwechsel konnte erst wieder Anfang August festgestellt werden: *Coronilla varia* als dominante Art war der aspektbildende Vertreter dieser dritten Blumenwelle. Zu dieser gehörten ferner: *Helianthemum nummularium*, *Centaurea scabiosa*, *Centaurea jacea*, *Teucrium chamaedrys* und *Thymus pulegioides*. Direkt anschließend setzte eine vierte Blumenwelle mit der dominanten Art *Origanum vulgare* Ende August ein. Mitbestimmt wurde dieser Aspekt von *Aster amellus*.

Die dominierenden Arten der ersten Blumenwelle (*Primula veris*) und der dritten Blumenwelle (*Coronilla varia*) waren auf die frischere Ausbildung des Mesobrometum (primuletosum) beschränkt (siehe auch Tab. 2, 3 und Photo 1). Dieses Ergebnis zeigt besonders eindrucksvoll, daß für blütenökologische Untersuchungen eine Charakterisierung des Gebietes selbst bis auf Subassoziationsniveau sinnvoll und sogar notwendig ist. Oft können Differentialarten einer Untergesellschaft, die definitionsgemäß mit hoher Stetigkeit und oft auch mit hoher Menge auftreten, eine große blütenökologische Bedeutung haben.

Sowohl die ersten beiden als auch die letzten beiden Blumenwellen lagen zeitlich eng beisammen. Von Mitte Juni bis Anfang Juli war keine hohe Blumdichte Floreszenz-dominanter Pflanzenarten im Gebiet festzustellen, obwohl in beiden Jahren in diesem Monat die höchste Anzahl blühender Pflanzenarten zu verzeichnen war.

Gerade die hinsichtlich ihrer Blumdichte hoch dominanten Arten zeigen in besonders charakteristischer Weise eine jahreszeitliche Staffelung. Aufgrund der hohen Blumenzahlen ihrer Vertreter bestimmen sie durch Bildung von Blumenwellen zu bestimmten Zeitpunkten im Jahr in besonders auffälliger Weise die Phänologie des Untersuchungsgebietes. Auf solche dominanten Arten wirkt ein besonders starker Konkurrenzdruck, sich zeitlich voneinander zu separieren (s. auch HEITHAUS 1974). Eine nähere Analyse zeigt, daß sie außerdem mit einer Ausnahme (*Hippocrepis comosa/Coronilla varia*) ganz verschiedenen Blumentypen und damit wohl auch unterschiedlichen Blütenbesucher- und Bestäubergruppen zuzuordnen sind: *Primula veris* (radiäre Einzelblume mit verborgenen Blütenteilen), *Hippocrepis comosa* und *Coronilla varia* (Schmetterlingsblumen) und *Origanum vulgare* (Lippenblume). Besonders die beiden Fabaceen-Arten sind phänologisch deutlich voneinander abgesetzt. Zwischen ihren Blühmaxima liegt eine für den untersuchten Pflanzengesellschafts-Komplex charakteristische „phänologische Lücke“, ein Zeitpunkt, an dem trotz Vorkommen zahlreicher blühender Pflanzenarten nur eine geringe Blumdichte vorliegt. ROBERTSON (1895) stellt für seine leider unzureichend charakterisierten Untersuchungsgebiete in Illinois (USA) ein ähnliches Phänomen fest: „An interesting fact in regard to the curves for the dominant groups of flowers is that they decline towards June. In the curves for the general flora and the choriopetalae and its groups it will also be observed that there is a depression in June. The same occurs in Scrophulariaceae, while the Leguminosae show an actual gap, as far I have observed.“

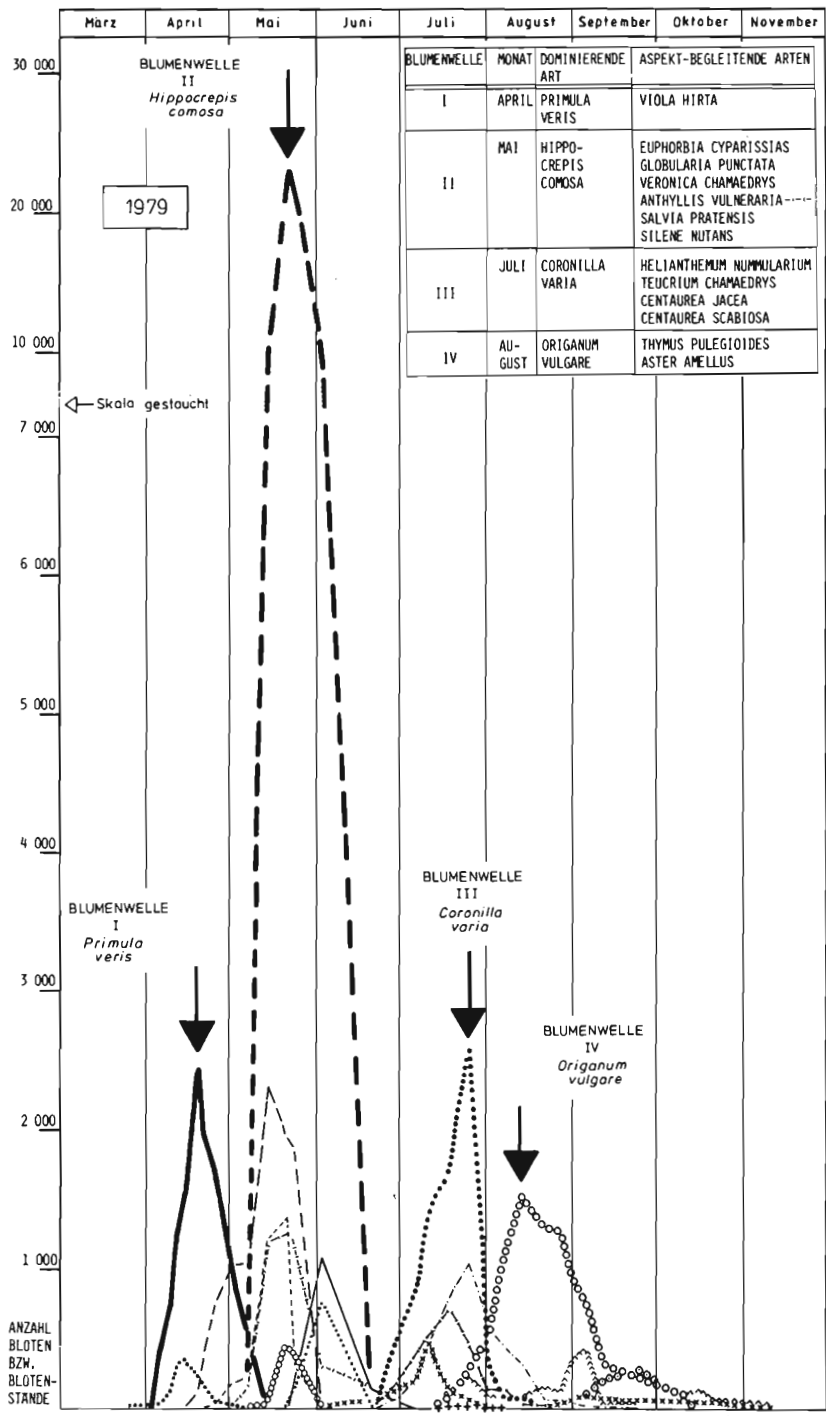


Fig. 16. Phänologie der dominanten Pflanzenarten des Jahres 1979 und die von ihnen bestimmten vier Blumenwellen.

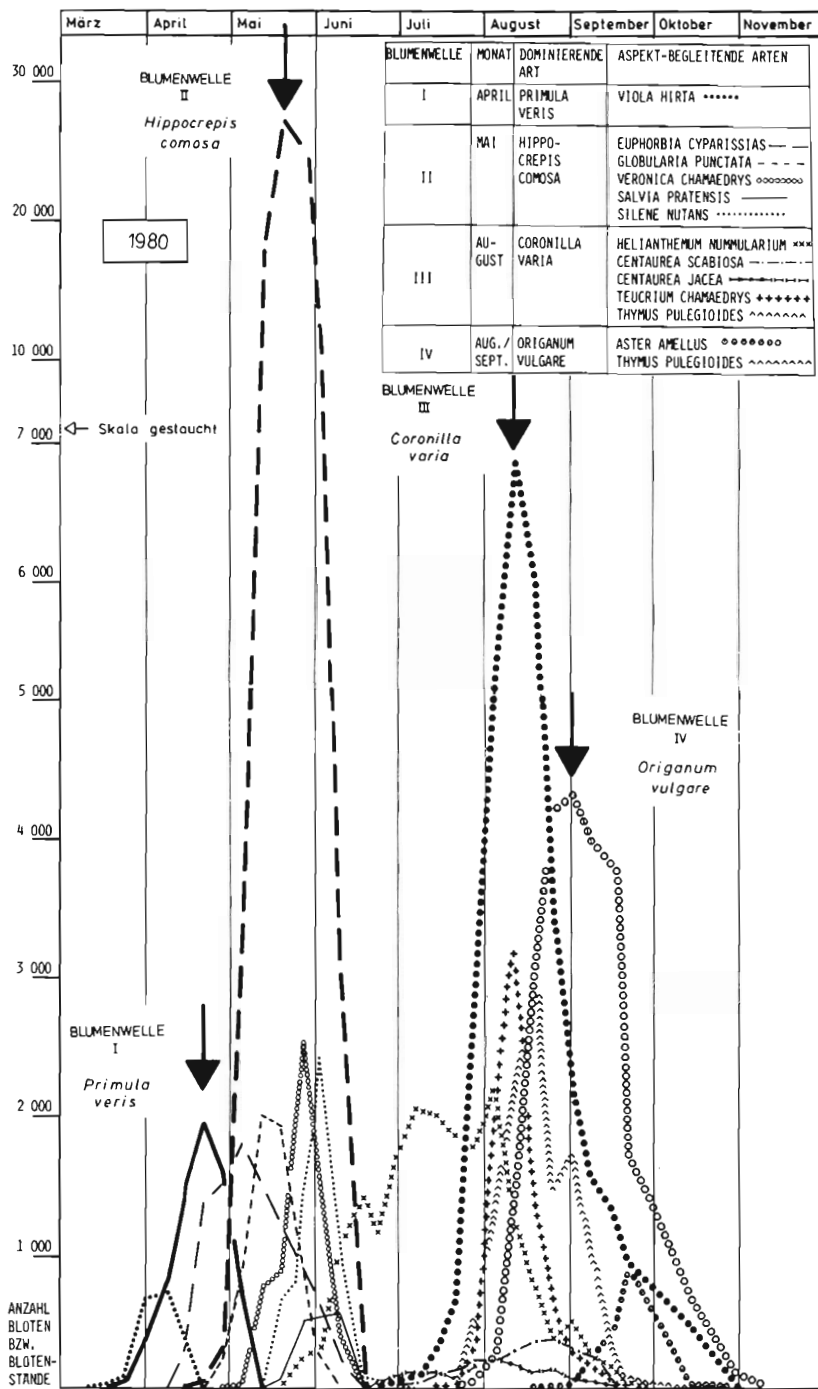


Fig. 17. Phänologie der dominanten Pflanzenarten des Jahres 1980 und die von ihnen bestimmten vier Blumenwellen.

Rasen-Pflanzenarten bilden die ersten beiden Blumenwellen, Saum-Pflanzenarten die letzten beiden. Die erste Blumenwelle wird von einer boreomeridional verbreiteten Art bestimmt: *Primula veris*. Inwieweit ihr Blütenbesucher-Spektrum von dem der anderen Arten abweicht, wird im blütenökologischen Teil der Arbeit noch gezeigt werden. Eine vorwiegend submeridional verbreitete Art beherrscht die zweite Blumenwelle: *Hippocrepis comosa*. Für sie ist eine enge Bindung an den Blütenbesuch bestimmter apoider Hymenopteren-Arten zu vermuten. Die dritte Blumenwelle wird von *Coronilla varia*, die vierte von *Origanum vulgare* bestimmt, beides Arten, die primär im kontinental getönten Bereich des *Quercus pubescens/petraea*-Gürtels ihren Verbreitungsschwerpunkt haben. Sowohl die dritte als auch die vierte Blumenwelle wird phänologisch durch die boreomeridionale Gruppe gekennzeichnet. Es ist zu erwarten, daß *Coronilla varia* und *Origanum vulgare* ein für den boreomeridionalen Bereich typisches Blütenbesucher-Spektrum aufweisen. Die „submeridionale“ Blumenwelle ist auf den Mai und Anfang Juni beschränkt, die beiden „boreomeridionalen“ Blumenwellen einerseits auf den April mit einem hohen Anteil eurosibirischer Elemente, andererseits auf Ende Juli, August und September mit einem hohen Anteil (sub-)kontinentaler Elemente.

4.3.3 Die jahreszeitliche Verteilung der Fabaceae, Compositen, Labiaten und Umbelliferen

In beiden Jahren dominierten im Gebiet nach Artenzahlen die Fabaceae Ende Juni/Anfang Juli, die Labiaten Mitte Juli bis Anfang August, die Umbelliferen von August bis Mitte September und die Compositen Mitte September bis Anfang Oktober (Fig. 18).

Die meisten Pflanzenarten, die von Insekten besucht werden, blühen in den Monaten Juli, August und September (Fig. 9). Je mehr Pflanzenarten zur gleichen Zeit in einem Gebiet blühen, desto größer ist der Selektionsdruck, sich durch morphologische Unterschiede nur noch einem bestimmten Blütenbesucher-

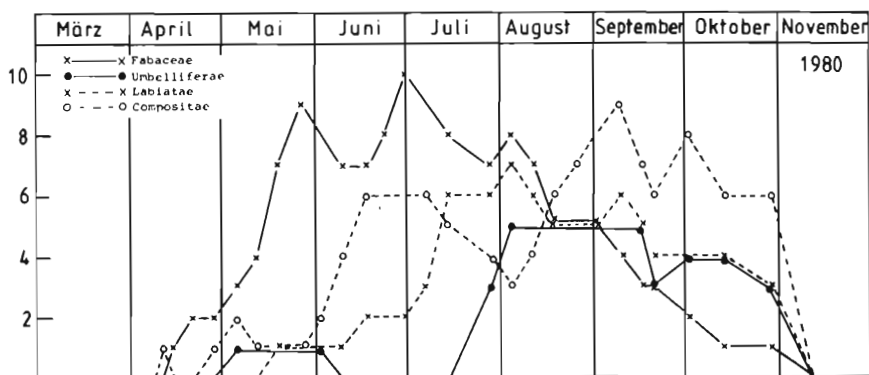


Fig. 18. Die jahreszeitliche Verteilung der vier artenreichsten Familien des Untersuchungsgebietes für 1980.

Kreis anzupassen und diesem, durch Ausschluß aller anderen Blütenbesucher, das Vorrecht auf Pollen- und Nektarnahrung einzuräumen, um die eigene Bestäubung zu sichern. Eine solche Strategie finden wir besonders bei den Fabaceen, von denen viele gleich zu Beginn höchster Dichte blühender Pflanzenarten Anfang Juli simultan blühen und untereinander eine Konkurrenz-Situation durch zahlreiche Sonderanpassungen verhindern. Sowohl die Fabaceen als auch die Mitte Juli im Gebiet simultan blühenden Labiaten kommen zu einer Zeit im Jahr vor, in der auch die größte Insektdichte zu erwarten ist. Eine andere Situation bietet sich für die Umbelliferen und Compositen, die hinsichtlich möglicher Insektenbesuche zeitlich ungünstiger im Jahr blühen. Ihr Bestäubungserfolg kann nur durch die Strategie gewährleistet werden, möglichst viele verschiedene Insektenarten zuzulassen.

Eine fast identische zeitliche Staffelung von dreien dieser vier Familien hat ROBERTSON (1924) in Illinois (USA) festgestellt: die Fabaceen im Juli, danach die Labiaten und im September die Compositen. Nur die Umbelliferen waren dort ausschließlich auf den Monat Mai beschränkt. Im Untersuchungsgebiet blüht im Mai nur *Anthriscus sylvestris*. Welche Gründe könnten für diesen Unterschied bei den Umbelliferen zu den Ergebnissen von ROBERTSON (1924) genannt werden? Der arealgeographische Schwerpunkt der meisten Umbelliferen-Arten des Untersuchungsgebietes liegt im kontinentalen Bereich (*Bupleurum falcatum*, *Peucedanum cervaria*); z.T. handelt es sich auch um Arten, die zusätzlich submediterranean verbreitet sind (*Daucus carota*, *Pastinaca sativa*, *Pimpinella saxifraga*). Rein eurasiatisch-subozeanisch verbreitet ist z.B. *Anthriscus sylvestris*. Sowohl das kontinentale als auch das submediterranean Verbreitungsgebiet besitzen hinsichtlich des jahreszeitlichen Klimaganges für Pflanzen und Tiere zwei klimatisch günstige Zeitpunkte (Frühjahr/Frühsummer und Herbst) und zwei „lebensfeindliche“ (Sommer, Winter), die eine Überdauerung, bei Tierarten häufig auch eine Migration, erzwingen können (MOONEY, PARSONS & KUMONEROW 1973), wie auch die Klimadiagramme von WALTER & LIETH (1960) dokumentieren.¹² Für beide Arealtypen (kontinental und (sub-)mediterranean) ist in dem primären Verbreitungsgebiet der dort lebenden Pflanzenarten die Zeitspanne für wesentliche Entwicklungsprozesse (vegetatives Wachstum, Blütenbildung, Früchten etc.) – abgesehen von Sonderanpassungen – nur im Frühjahr/Frühsummer und Herbst möglich. Gehen wir davon aus, daß das phänologische Verhalten einer Art – entstanden durch evolutive Prozesse – genotypisch festgelegt ist, dann ist es auch sehr wahrscheinlich, daß eine Art auch am Rande ihres Verbreitungszentrums phänologisch ähnlich reagiert.

4.3.4 Das phänologische Verhalten der Rasen- und Saum-Pflanzenarten unter besonderer Berücksichtigung pflanzensoziologischer und arealgeographischer Aspekte

Folgende Ergebnisse aus dem Untersuchungsgebiet bekräftigen die bisherigen Überlegungen:

¹² Diese Aussage gilt auch für den submediterranean Raum; so zeigen die Klimadiagramme z.B. der Stationen Nîmes, Monaco und Genua eine deutlich ausgeprägte Sommeraridität im Monat Juli (s. WALTER & LIETH 1960).

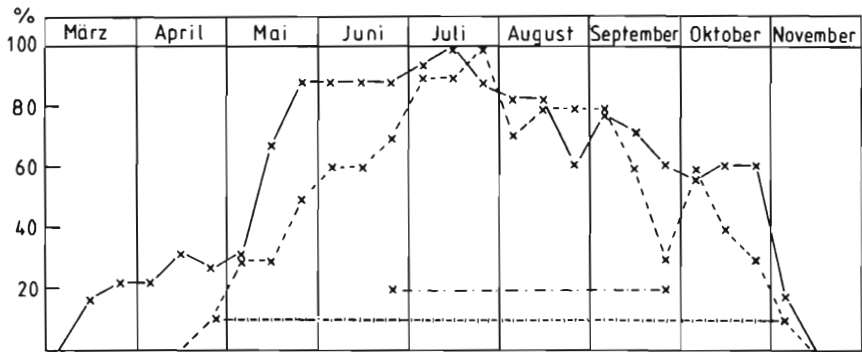


Fig. 19. Phänologisches Verhalten der Festuco-Brometea-Arten (—), Molinio-Arrhenatheretea-Arten (---), Artemisietea/Onopordetalia-Arten (- · - · -) und Sedo-Scleranthetea-Arten (- - - -); Durchschnitt der Jahre 1979/1980. Angegeben ist für die Festuco-Brometea- und Molinio-Arrhenatheretea-Arten der Prozentanteil der maximal von ihnen erreichten Artenzahl.

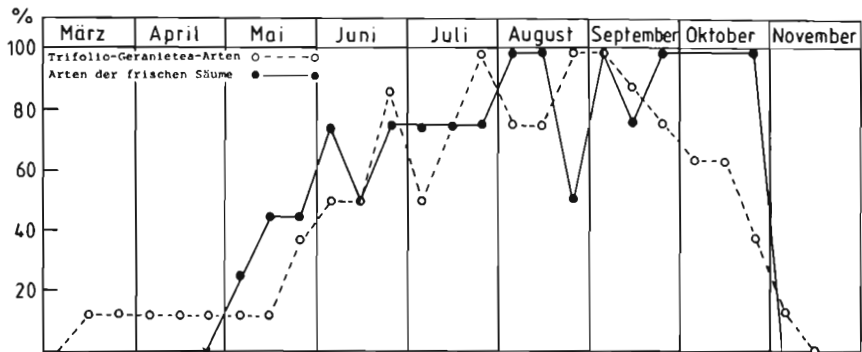


Fig. 20. Phänologisches Verhalten der Trifolio-Geranietea-Arten und Arten der frischen Säume; Durchschnitt der Jahre 1979/1980. Angegeben ist für beide Gruppen der Prozentanteil der maximal von ihnen erreichten Artenzahl.

Die Festuco-Brometea-Arten blühen vorwiegend Ende Mai bis Mitte August, die Molinio-Arrhenatheretea-Arten erst Anfang Juli bis Anfang September (Fig. 19)¹³. Die Trifolio-Geranietea-Arten erreichen ihr Blühmaximum Ende Juli bis Anfang September, die Arten der frischen Säume Anfang August bis Ende Oktober (Fig. 20). Die submediterranen Pflanzenarten blühen vorwiegend Ende Mai/Anfang Juni, die eurasiatisch-subozeanischen von Anfang Juli bis Mitte September (Fig. 21).

Sowohl die blühenden Arten der untersuchten Gesellschaften auf sehr trockenen Standorten als auch die auf frischeren zeigen eine deutliche jahreszeitliche

¹³ Ein identisches Ergebnis lieferten inzwischen auch phänologische Untersuchungen in einem Rasen-Vegetationskomplex im Naturschutzgebiet „Taubergießen“ (Südwestdeutschland); WOLF 1983.

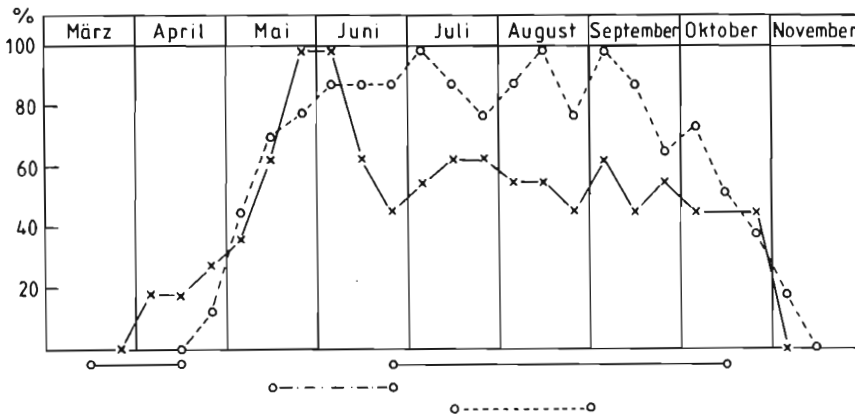


Fig. 21. Das phänologische Verhalten der nach verschiedenen Arealtypen aufgeschlüsselten Arten; Durchschnitt der Jahre 1979/1980: eurasiatisch-subozeanische Arten (N = 13; ○ - - - ○), submediterrane Arten (N = 15; x — x), gemäßigt kontinentale Arten (N = 5; ○ — ○), eurasiatische Arten (N = 2; ○ - - - ○) und eine subatlantische Art (○ - - - ○). Angegeben ist für die eurasiatisch-subozeanischen und submediterranen Arten der Prozentanteil der maximal von ihnen erreichten Artenzahl.

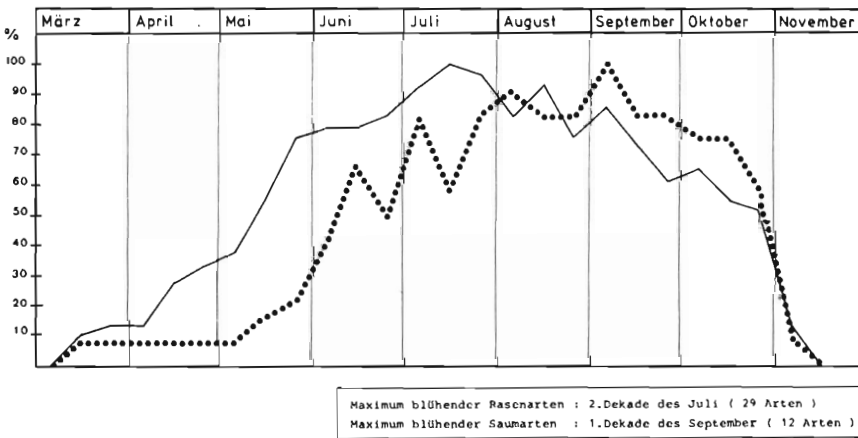


Fig. 22. Phänologisches Verhalten der Rasen-Pflanzenarten (—) und Saum-Pflanzenarten (···); Durchschnitt der Jahre 1979/1980. Die von einer Gruppe maximal erreichte Artenzahl in einer Dekade wurde 100 % gesetzt.

Staffelung. Die Arten der Rasen-Gesellschaften blühen jeweils zuerst im Jahr, später folgt die Saum-Gesellschaft (Fig. 22). Beide lassen eine deutliche „phänologische Einnischung“ erkennen. Daß die Arten der Molinio-Arrhenatheretea und die der Trifolio-Geranietea im Juli einen gemeinsamen Gipfel erreichen (Fig. 19 und 20), erstaunt nicht, da Gesellschaften beider Klassen in der Regel nicht einem gemeinsamen Vegetations-

komplex angehören. Die Folgegesellschaft des *Arrhenatheretum* wird ja von Arten der frischen Säume gebildet, die entsprechend später im Jahr blühen.

Die Arten der *Festuco-Brometea* blühen früher im Jahr als die der untersuchten *Molinio-Arrhenatheretea* Brache-Gesellschaft.¹⁴ Erstere gehören mehr dem submediterranen Florenelement an, letztere dem eurasiatisch-subozeanischen. Die submediterranen Arten dürften auf die erste Jahreshälfte phänologisch festgelegt sein, da in ihrem Hauptverbreitungsgebiet die Trockenperiode im Sommer ihre Entwicklung stark einschränkt und zu dieser Zeit auch kaum Insekten, die als Bestäuber in Frage kommen, fliegen. Anders ist es bei den eurasiatisch-subozeanisch verbreiteten Arten der *Molinio-Arrhenatheretea*, deren phänologisches Optimum in der Mitte des Jahres (Juli) liegt. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß unter den Halbtrockenrasen-Pflanzen nur wenige zu finden sind, die ein zweites Mal im Jahr zur Blüte kommen; hingegen tritt eine zweite Blüte bei vielen Arten der *Molinio-Arrhenatheretea* auf. Diese Arten haben eine sehr lange Vegetationsperiode zur Verfügung, eine Trockenzeit gibt es in ihrem Hauptverbreitungsgebiet nicht. Von den *Festuco-Brometea*-Arten blühen nur diejenigen Arten ein zweites Mal im Herbst, die besonders trockene Standorte kennzeichnen (z.B. *Globularia punctata*, *Linum tenuifolium*), allerdings in geringerer Blumendichte.

Die Saum-Pflanzenarten kommen fast ausschließlich in der zweiten Jahreshälfte vor, wobei die kontinentalen vor den eurasiatisch-subozeanischen Arten blühen. Ein Grund ist darin zu sehen, daß im kontinentalen Bereich die Vegetationsperiode kürzer und der Winter strenger ist. Dies verlangt einen frühzeitigen Abschluß der Blühphase. Eine zweite Blüte von Saum-Pflanzenarten war nur bei *Vicia sepium* festzustellen.

4.3.5 Die jahreszeitliche Verteilung der nach verschiedenen Blumentypen aufgeschlüsselten Pflanzenarten

Arten mit radiären Einzelblumen, dorsiventralen Einzelblumen und Infloreszenzblumen unterscheiden sich in ihrem phänologischen Verhalten sehr deutlich voneinander (Fig. 23). Alle drei Typen waren fast über die gesamte Vegetationsperiode hin im Gebiet vorhanden. Arten mit dorsiventralen Einzelblumen erreichten bereits Ende Mai einen ersten Blühgipfel mit der zweiten Blumenwelle. Ihr absolutes Blühmaximum (größte Artenzahl) fiel in den Juli, von da an nahm ihr Anteil am Blumentypen-Spektrum bis in den November hinein ab. Arten mit radiären Einzelblumen dominierten im Gebiet von Mitte Juli bis Anfang September. Ein besonders charakteristisches phänologisches Verhalten zeigten Arten mit Infloreszenzblumen. Während der Anteil der Arten mit radiären und dorsiventralen Blumen zum Jahresende stark abnahm, erreichte die Zahl der Arten, die Infloreszenzen ausbilden, erst Anfang Oktober ihr absolutes Maximum. Eine Aufteilung

¹⁴ Arten, die den Frühjahrsaspekt typischer, gemähter Arrhenathereten bestimmen (z.B. *Taraxacum officinale*) fehlten im Untersuchungsgebiet oder traten nur in geringer Menge auf (*Anthriscus sylvestris*). Der Umbelliferen-Aspekt der *Arrhenatheretum*-Brache wurde vorwiegend von *Heracleum sphondylium* bestimmt, einer Art, die bezeichnenderweise auch in Säumen zu finden ist und die möglicherweise in brachgefallenen Flächen *Anthriscus* zu verdrängen vermag.

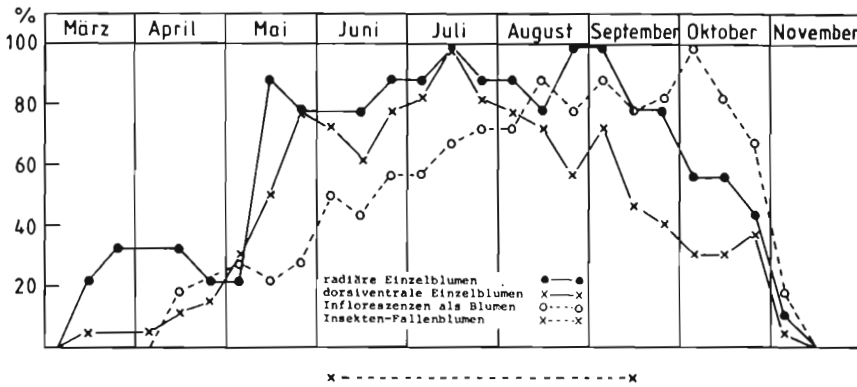


Fig. 23. Das phänologische Verhalten der nach verschiedenen Blumentypen aufgeschlüsselten Pflanzenarten. Angegeben ist pro Gruppe der Prozentanteil der maximal von ihnen erreichten Artenzahl; Durchschnitt der Jahre 1979/1980.

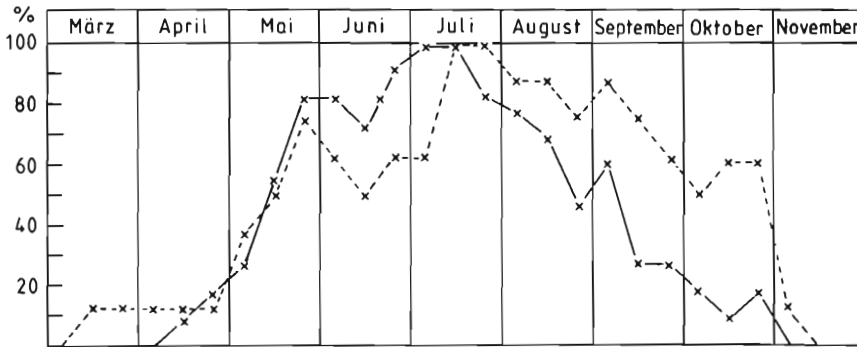


Fig. 24. Das phänologische Verhalten der Lippenblumen- (---) und Schmetterlingsblumen-Arten (—); Durchschnitt der Jahre 1979/1980. Angegeben ist pro Gruppe der Prozentanteil der maximal von ihnen erreichten Artenzahl.

der dorsiventralen Einzelblumen in Lippenblumen und Schmetterlingsblumen ergibt hinsichtlich des phänologischen Verhaltens ihrer Arten ebenfalls zwei leicht gegeneinander versetzte Kurven (Fig. 24). Bemerkenswert ist für beide die gemeinsame Abnahme im Juni. Die Schmetterlingsblumen waren in der ersten Jahreshälfte (Mai, Juni, Juli), die Lippenblumen in der zweiten Jahreshälfte (Juli, August, September) häufiger.

Die höchste Zahl simultan blühender Arten wird im Gebiet im Juli erreicht. Zu diesem Zeitpunkt ist die Konkurrenz der Pflanzenarten untereinander um die Bestäuberfauna besonders groß. Aus diesem Zusammenhang wird verständlich, daß diejenigen Pflanzenarten besonders selektionsbevorzugt sind, die über besondere morphologische Anpassungen verfügen (dorsiventrale Einzelblumen) und sich dadurch einen bestimmten Blütenbesucher-Kreis erschließen. Hierdurch er-

reichen sie eine höhere Bestäubungs-Sicherheit als Pflanzenarten mit einem sehr breiten Blütenbesucher-Spektrum. Dieses Ergebnis steht nicht im Gegensatz zu der Beobachtung, daß die Phänologie-Kurven der Pflanzenarten mit radiären und der mit dorsiventralen Einzelblumen einander sehr ähnlich sind. Für eine bestimmte Anzahl von Arten mit radiären Einzelblumen existiert auch zu dieser Zeit ein ausreichend großer Blütenbesucher-Kreis, der hinsichtlich des Nahrungserwerbs wenig spezialisiert ist und Pflanzenarten mit dorsiventralen Blumen überhaupt nicht nutzen kann. Wie bereits betont, zeigen auch viele der Arten mit radiären Blüten zahlreiche Sonderanpassungen an bestimmte Blütenbesucher (z.B. Stieltellerblumen an langrüsselige Insektenarten). Unterschiede zur Phänologie-Kurve der Arten mit dorsiventralen Blüten bestehen in einer Dominanz einerseits im zeitigen Frühjahr (März, April), andererseits in den Monaten August und September, in denen sie ihr zweites Artenmaximum erreichen. Dieser zweite Gipfel wird auch durch einige Saum-Pflanzenarten mit radiären Einzelblumen hervorgehoben, die einen größeren Blütenbesucher-Kreis zulassen (*Anthericum ramosum*, *Geranium sanguineum*, *Campanula persicifolia*).

Eine späte Blüte können sich nur Pflanzenarten „erlauben“, die – sofern sie einer Insektenbestäubung bedürfen – an ein breites Blütenbesucher-Spektrum angepaßt sind und auch bei möglichst wenigen Blütenbesuchern einen hohen Bestäubungserfolg verzeichnen können. Eine solche Forderung erfüllen in besonderem Umfang Pflanzenarten mit Infloreszenzen als Blumen.

Die Phänologie-Kurven der Schmetterlings- und Lippenblumen sind zeitlich etwas versetzt. Sie entsprechen in ihrem Verlauf völlig denen der Fabaceen und Labiaten, den Vertretern dieser Blumentypen. Der Pollen wird bei den Lippenblumen auf der Insektenkörper-Oberseite (nototrib), bei den Schmetterlingsblumen jedoch an der Unterseite (sternotrib) angeheftet. Da der Pollen, der sich an der Körperoberseite befindet, weniger leicht von dem Insekt abgestreift werden kann, kommen Pflanzenarten mit Lippenblumen in der Regel mit geringeren Pollenmengen aus als solche mit Schmetterlingsblumen. Auch diese „Rationalisierung“ dürfte in stammesgeschichtlichem Bezug stehen: die Labiaten sind eine phylogenetisch wesentlich jüngere Familie als die Fabaceen (TAKHTAJAN 1973).

4.3.6 Vergleich der Blumdichte der einzelnen Pflanzenarten in den Jahren 1979 und 1980

Sowohl die Blumdichte als auch der Zeitpunkt des Blühmaximums der einzelnen Arten variierten innerhalb dieser beiden Jahre zum Teil sehr beträchtlich. Der Umfang der Zu- bzw. Abnahme der Blumdichte der einzelnen Arten ist der Tabelle 4 zu entnehmen.

36 Arten (52 %) verzeichneten 1980 eine Zunahme, 33 Arten (47 %) eine Abnahme, und eine Art (1 %) zeigte keine Veränderung hinsichtlich ihrer Blumdichte. Dies spricht letztlich auch gegen das Argument, eine Zunahme der Blumdichte einzelner Arten sei lediglich eine Reaktion auf günstige Witterungsbedingungen. Auch lassen die genauen Klimamessungen (s. KRATOCHWIL 1983a) keinen Zusammenhang zwischen den Witterungsverhältnissen und der Blühintensität desselben Jahres erkennen.

Während bei über der Hälfte der Arten, bei denen es zu einer Erhöhung ihrer Blumdichte im zweiten Jahr kam, mindestens eine Verdoppelung ihrer Blüten- bzw. Blütenstandszahl eintrat und im Extrem bei drei Arten (*Thymus pulegioides*, *Aster linosyris* und *Teucrium chamaedrys*) sogar das 11-, 13- und fast 16-

fache ihrer vorjährigen Blütenmaxima erreicht wurde, ist für Arten, die eine Abnahme in der Blumendichte im Vergleich zum Vorjahr zu verzeichnen hatten, dieser Betrag wesentlich geringer. Eine Verringerung um die Hälfte ihrer Blüten- bzw. Blütenstandsanzahl wurde nur in wenigen Fällen erreicht (*Solidago virgaurea*, *Knautia arvensis* und einige andere).

Im folgenden soll versucht werden, unter Einbeziehung anderer blütenökologischer Ergebnisse, die im Untersuchungsgebiet gewonnen wurden, diese Befunde zu interpretieren.

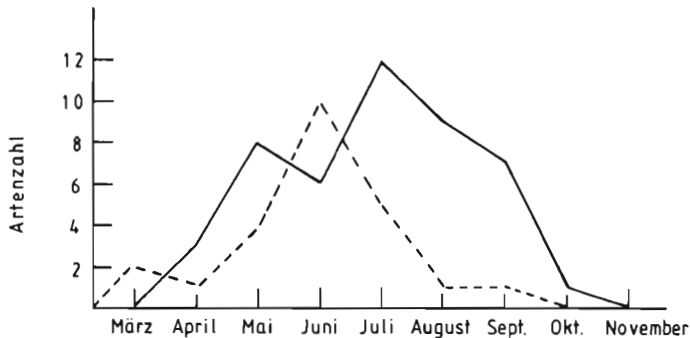


Fig. 25. Jahreszeitliche Verteilung derjenigen Pflanzenarten, die in den einzelnen Monaten ihr Blühmaximum ausbilden und entweder große (—) oder geringe (---) Blumendichte-Schwankungen im Vergleich der beiden Jahre zeigten.

Bei der Mehrzahl der Pflanzenarten mit den geringsten Blumendichte-Schwankungen handelt es sich um solche, die im Juni ihr Blühmaximum ausbilden, bei denen mit den größten Unterschieden um Arten mit einem Blühmaximum im Juli (Fig. 25). Der Anteil der sich mehr oder weniger konstant verhaltenden Arten (Arten mit einer Zu- bzw. Abnahme der Blumendichte unter 50 %) ist in den Monaten August bis September besonders gering.

Pflanzenarten, die geringe Blumendichte-Schwankungen im Vergleich mehrerer Jahre zeigen, kennzeichnen stabile, gut „gepufferte“ Blüten-Bestäuber-Systeme. Die meisten entomophilen Pflanzenarten bildeten im Juni ihr Blühmaximum aus. Hierbei handelt es sich fast ausschließlich um Pflanzenarten der submeridionalen Gruppe. Diese besitzen auch eine Fülle von Sonderanpassungen hinsichtlich der Bestäubung und lassen daher auf ein sehr differenziertes Blütenbesucher-Spektrum schließen. Ab Juli nimmt der Anteil jener Arten zu, die sich hinsichtlich der Blumendichte im Vergleich der Jahre sehr unterschiedlich verhalten. Sie gehören vorwiegend der boreomeridionalen Gruppe an, die wir als „labil“, weil weniger differenziert in der Blüten-Bestäuber-Beziehung, entsprechend aber auch als „flexibler“ als die submeridionale Gruppe einstufen. Aus diesem Zusammenhang lassen sich auch die folgenden Ergebnisse (s. ausführlich KRATOCHWIL 1983a) verstehen:

- Besonders viele Pflanzenarten mit größeren Blumendichte-Schwankungen sind dem eurasiatisch-subozeanischen Florenelement zuzuordnen, zahlreiche Arten mit geringerer Dynamik dem submediterranen.

– Viele Arten mit konstanter Blumdichte gehören zur Klasse *Festuco-Brometea*. Die größten Unterschiede hatten Arten der *Molinio-Arrhenatheretea*.

Die verschiedenen Blumdichte-Schwankungen führten in den beiden Jahren zu wesentlichen Veränderungen im Blumentypen-Spektrum. Hierbei betrifft die starke Zunahme von radiären Einzelblumen nur solche Arten, deren Blüten auch wenig spezialisierten Insekten zugänglich sind (*Helianthemum nummularium*, *Anthericum ramosum*, *Hypericum perforatum*). Arten mit radiären Einzelblumen, die bestimmte Blütenorgane vor den Insekten stärker verbergen (z.B. *Campanulaceae*, *Caryophyllaceae*), verhalten sich dagegen in ihrer Blumenzahl recht konstant.

4.3.7 Vergleich der Zeitpunkte der Blühmaxima der einzelnen Pflanzenarten in den Jahren 1979 und 1980

Auch der Zeitpunkt des Blühmaximums variierte bei einigen Arten innerhalb dieser zwei Jahre beträchtlich: Im Jahresverlauf zeigen diejenigen Arten, die im April, Mai und Juni ihre maximale Blumdichte haben, eine geringere Abweichung der Zeitpunkte ihrer Blühmaxima im Vergleich der Jahre als die der Monate Juli, August und September (Fig. 26).

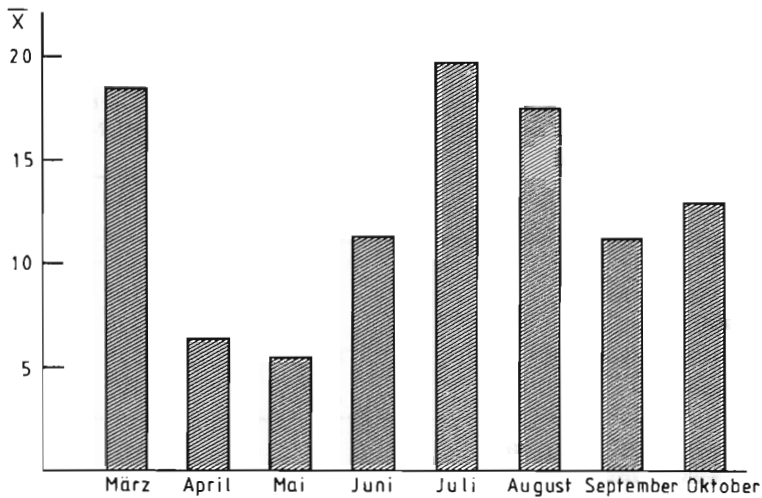
Eine Pflanzenart, die immer zum selben Zeitpunkt im Jahr und mit geringen Abweichungen im Vergleich mehrerer Jahre ihr Blühmaximum ausbildet, kann ein Höchstmaß an zeitlicher Korrelation mit einem spezifischen Blütenbesucher-Kreis erreichen. Bestimmte Insektengruppen haben ebenfalls eine auf bestimmte Zeitspannen im Jahr festgelegte Flugzeit mit oft geringerer Variation zwischen den Jahren. Diese enge zeitliche Überlappung schafft günstige Voraussetzungen für eine starke Blüten-Bestäuber-Bindung, da die Gefahr einer zeitlichen Divergenz sehr gering ist.

Ein Vergleich der durchschnittlichen Abstände der Blühmaxima der vier artenreichsten Pflanzenfamilien, verschiedener pflanzensoziologischer Einheiten, Areal- und Blumentypen ergab mit einer Ausnahme keine signifikanten Unterschiede (Tab. 7).

4.3.8 Blühdauer

In der Tabelle 8 ist die Blühdauer für die Jahre 1979, 1980 und der daraus errechnete Mittelwert für die einzelnen Arten angegeben.¹⁵ Hierbei werden zwei Werte unterschieden. Der *g*-Wert bezieht sich auf die gesamte Blühdauer der jeweiligen Art im Gebiet, der *h*-Wert auf die Zeitspanne, in der mindestens die Hälfte der maximal erreichten Blumdichte vorlag. Für Fragen der Co-Evolution Blume/Insekt ist es entscheidend, neben der Gesamt-Blühdauer einer Pflanzenart auch Zeitpunkte einer bestimmten Blumenmengen-Konzentration festzustellen. Als eine solche Zeitspanne höherer Blumdichte wurde als Bezugsgröße der *h*-Wert eingeführt.

¹⁵ 19 Arten blühten im Gebiet zweimal. Für sie wurden die erste Blühzeit (a) und die zweite Blühzeit (b) getrennt angegeben.



	n	\bar{x}	$s_{\bar{x}}$	
März	2	18,5	6,5	.
April	4	6,3	4,7	A
Mai	12	5,1	2,3	A
Juni	21	11,2	13,6	A
Juli	16	19,5	13,6	B
August	6	17,2	7,9	B
September	8	11,1	9,3	B
Oktober	1	13	.	.

Fig. 26. Der durchschnittliche Abstand der Blühmaxima (\bar{x}) in Tagen derjenigen Pflanzenarten, die in dem betreffenden Monat ihr Blühmaximum haben; Vergleich der Jahre 1979/1980 (n = Anzahl der Pflanzenarten; \bar{x} = Mittelwert; $s_{\bar{x}}$ = Standardabweichung).

Die Mittelwerte innerhalb der Gruppen A und B unterscheiden sich nicht signifikant voneinander, die zwischen beiden Gruppen jedoch deutlich ($p < 0,05$; U-Test von WILCOXON, MANN & WHITNEY).

Da die Blühdauer einer in einem Gebiet vorkommenden Art in gewissem Umfang auch von ihrer Häufigkeit abhängen könnte, sei ein Vergleich der durchschnittlichen Blühdauer der subrezedenten und rezedenten Arten des Gebietes mit dem Durchschnittswert der eudominanten, dominanten und subdominanten

Tabelle 7. Der durchschnittliche Abstand der Blühmaxima (\bar{x} ; 1979/1980) in Tagen der nach Familie, pflanzensoziologischer Zugehörigkeit, Arealtyp und Blumentyp unterschiedenen Pflanzenarten (n = Anzahl der Pflanzenarten; \bar{x} = Mittelwert; $s_{\bar{x}}$ = Standardabweichung).

Die Mittelwerte innerhalb der einzelnen Gruppen unterscheiden sich mit einer Ausnahme (*) nicht signifikant voneinander ($p < 0,05$; U-Test von WILCOXON, MANN & WHITNEY).

	n	\bar{x}	$s_{\bar{x}}$
FAMILIE			
Compositae	13	11,7	9,8
Fabaceae	15	12,6	15,5
Umbelliferae	7	13,1	9,0
Labiatae	7	21,7	13,5
PFLANZENSOZIOLOGISCHE ZUGEHÖRIGKEIT			
Rasenarten	46	13,1	13,1
Festuco-Brometea	32	11,3	10,7
Molinio-Arrhenatheretea	10	15,9	17,6
Saumarten	21	11,9	9,6
Trifolio-Geranietea	16	10,3	8,0
AREALTYP			
submediterran	15	8,7 *	7,3
eurasiatisch-subozeanisch	11	10,0	11,3
gemäßigt-kontinental	5	17,4 *	17,1
BLUMENTYP			
radiäre Einzelblumen	15	9,5	8,3
dorsiventrale Einzelblumen	27	14,6	15,6
Lippenblumen	13	16,8	15,3
Schmetterlingsblumen	14	12,6	15,5
Infloreszenzen als Blumen	26	11,6	8,8

gezogen (Tab. 9). Sowohl für die g- als auch für die h-Werte bestehen keine signifikanten Unterschiede in den Mittelwerten zwischen den subrezedenten/rezedenten und subdominanten/dominanten/eudominanten Arten.

Die absolut längste Blühdauer (g-Wert) in den beiden Jahren hatten *Helianthemum nummularium* (193 Tage), *Dianthus carthusianorum* (182 Tage) und *Centaurea scabiosa* (172,5 Tage). Betrachtet man den h-Wert, so verzeichneten *Picris hieracioides* (60,5 Tage) und *Bupleurum falcatum* (53 Tage) die längste Blühdauer. Eine sowohl vom g- als auch vom h-Wert her geringe Blühdauer war

Tabelle 8. Die Blühdauer der im Gebiet vorkommenden Pflanzenarten in den Jahren 1979, 1980 und ihre Mittelwerte. g-Wert = gesamte Blühdauer pro Art; h-Wert = Zeitspanne, in der über die Hälfte der maximalen Blumendichte vorlag. Bei den zweimal im Jahr blühenden Arten ist sowohl die 1. Blühdauer (a), als auch die 2. Blühdauer angegeben (b); (1. Wert = h-Wert; 2. Wert = g-Wert).

Art	Blühdauer 1979				Blühdauer 1980				Unterschied z. Vorjahr		Mittelwert 1979/1980			
	h-Wert	g-Wert	a	b	h-Wert	g-Wert	a	b	h-Wert	g-Wert	h-Wert	g-Wert	a	b
<i>Achillea millefolium</i>	29	139			47	112			+18	-27	38	125,5		
<i>Anacamptis pyramidalis</i>	25	49			28	63			+3	+14	26,5	56		
<i>Anthericum ramosum</i>	18	47			12	63			-8	+16	15	55		
<i>Anthriscus sylvestris</i>	20	44			15	42			-5	-2	17,5	43		
<i>Anthyllis vulneraria</i>	19	88			28	129	28,104	0,25	+9	+41	23,5	108,5	28,104	0,25
<i>Arabis hirsuta</i>	9	26			17	35			+8	+9	13	30,5		
<i>Aster amellus</i>	26	70			15	56			+11	-14	20,5	63		
<i>Aster linosyris</i>	23	73			10	91			-13	+18	16,5	82		
<i>Bupleurum falcatum</i>	64	121			42	119			-22	-2	53	120		
<i>Campanula glomerata</i>	12	69	12,60	0,9	27	124	27,61	0,63	+15	+55	19,5	96,5	19,5605	0,36
<i>Campanula persicifolia</i>	8	150			20	90			+12	-60	14	120		
<i>Campanula rotundifolia</i>	12	127	12,53	0,74	8	82			-4	-45	10	104,5	12,53	0,74
<i>Carex humilis</i>	17,5	39			16,5	36			-1	-3	17	37,5		
<i>Centaurea jacea</i>	21	119	21,97	0,22	54	155			+33	+36	37,5	137	21,97	0,22
<i>Centaurea scabiosa</i>	20	184			47	161			+27	-23	33,5	172,5		
<i>Chrysanthemum corymbosum</i>	18	75			22	63			+4	-12	20	69		
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	25	39			13	39			+12	-	19	39		
<i>Coronilla varia</i>	19	145			24	146			+5	+1	21,5	145,5		
<i>Daucus carota</i>	32	124			38	112			+6	-12	35	118		
<i>Dianthus carthusianorum</i>	21	182			20	182	0,49	8,40	+1	-	20,5	182		
<i>Echium vulgare</i>	14	46	14,26	0,20	8	89			+6	+43	11	67,5	14,375	8,30
<i>Euphorbia cyparissias</i>	19	49			39	76			+20	-27	29	62,5		
<i>Galium verum</i>	18	47			12	42			-6	-5	15	44,5		
<i>Genista tinctoria</i>	12	65			44	126			+32	+61	28	95,5		
<i>Geranium sanguineum</i>	28	72			38	149			+10	+77	33	88,5		
<i>Globularia punctata</i>	12	69	12,42	0,27	22	62			+10	-7	17	65,5	12,42	0,25
<i>Helianthemum nummularium</i>	18	184			63	202			+45	+18	40,5	193		
<i>Heracleum sphondylium</i>	12	44			23	50			+11	+6	17,5	47		
<i>Hieracium pilosella</i>	10	97	10,37	0,60	9	138	9,98	0,40	+1	+41	9,5	117,5	9,5675	0,50
<i>Hieracium umbellatum</i>	18	45			30	66			+12	-7	24	54,5		
<i>Himantoglossum hircinum</i>	13	44			25	37			+12	-1	19	40,5		
<i>Hippocrepis comosa</i>	19	80	19,65	0,15	22	79	22,64	0,14	+3	-1	20,5	79,5	20,5645	0,145
<i>Hypericum perforatum</i>	14	118			40	105			+26	-13	27	111,5		
<i>Inula conyza</i>	10	77			22	84			+12	+7	24	80,5		
<i>Knautia arvensis</i>	16	107	16,83	0,24	39	154			+23	+47	27,5	130,5	16,83	0,24
<i>Lathyrus pratensis</i>	7	35			14	35			+7	-	10,5	35		
<i>Linum tenuifolium</i>	12	80	12,33	0,47	13	84			+1	+4	12,5	82	12,33	0,47
<i>Lotus corniculatus</i>	21	121			52	162			+31	+41	36,5	141,5		
<i>Medicago lupulina</i>	33	53			30	77			-3	+24	31,5	65		
<i>Medicago x varia</i>	19	47			18	49			-1	+2	18,5	48		
<i>Onobrychis vicifolia</i>	27	63			19	91			-8	+26	23	78		
<i>Ononis spinosa</i>	15	33			22	49			+7	+16	18,5	41		
<i>Orchis simia</i>	13	22			17	42			+4	+20	15	32		
<i>Origanum vulgare</i>	32	116			35	126			+3	+10	33,5	121		
<i>Pastinaca sativa</i>	25	82			6	12			-19	-70	15,5	47		
<i>Peucedanum cervaria</i>	43	124			28	100			-15	-24	35,5	112		
<i>Picris hieracioides</i>	60	91			61	98			+1	+7	60,5	94,5		
<i>Pimpinella saxifraga</i>	26	60			10	105			-16	+45	18	82,5		
<i>Potentilla tabernaemontani</i>	20	48			11	70			-9	+22	15,5	59		
<i>Primula veris</i>	18,5	50			23	74	0,21	7,15	+4,5	+24	20,7	62	0,21	7,15
<i>Prunella grandiflora</i>	8	32			7	36			-1	+4	7,5	34		
<i>Pulsatilla vulgaris</i>	19	39			23	33			+4	-6	21	36		
<i>Ranunculus bulbosus/nem.</i>	7	65			18	70			+11	+5	12,5	67,5		
<i>Salvia pratensis</i>	16	58			22	91			+6	+33	19	74,5		
<i>Scabiosa columbaria</i>	16	110	16,82	0,28	44	138	44,91	0,47	+28	+28	30	124	30,865	0,375
<i>Silene nutans</i>	14	37			14	56			-	+19	14	46,5		
<i>Stachys officinalis</i>	12	81	12,26	0,55	39	133			+27	+52	25,5	107	12,26	0,55
<i>Stachys recta</i>	21	107	21,72	0,35	22	142			+1	+35	21,5	124,5	21,72	0,35
<i>Solidago virgaurea</i>	22	41			20	40			-2	-1	21	40,5		
<i>Taraxacum laevigatum</i>	6	18			11	22	36	8,16	+5	+4	8,5	20	36	8,16
<i>Teucrium chamaedrys</i>	21	42			14	127			-7	+85	17,5	84,5		
<i>Thymus pulegioides</i>	10	135			32	91			+22	-44	21	113		
<i>Trifolium alpestre</i>	18	44			16	35			-2	-9	17	39,5		
<i>Trifolium montanum</i>	25	58			30	77	0,14	20,56	+5	+19	27,5	67,5		
<i>Trifolium pratense</i>	13	21			20	70			+7	+49	16,5	45,5	0,14	20,56
<i>Valeriana wallrothii</i>	12	28			28	40			+16	+12	20	34		
<i>Veronica chamaedrys</i>	10	26			16	51			+6	+25	13	38,5		
<i>Vicia angustifolia</i>	7	21			7	21			-	-	7	21		
<i>Vicia sepium</i>	12	28			13	64	13,28	0,36	+1	+36	12,5	46	13,28	0,36
<i>Viola hirta</i>	10,5	57			18	53			+7,5	+4	14,3	55		
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	15	60			51	116			+36	+56	33	88		
\bar{x}	18,8	73,1			24,8	84,5					22,0	78,7		
σ_m	10,2	41,4			13,6	43,7					9,9	39,6		

Tabelle 9. Vergleich der durchschnittlichen Blühdauer (\bar{x}) in Tagen der subrezedenten und rezedenten mit der der subdominanten, dominanten und eudominanten Arten (Erläuterung g- und h-Wert s. Text und Tab. 8; n = Anzahl der Pflanzenarten; \bar{x} = Mittelwert $s_{\bar{x}}$ = Standardabweichung; ϕ = Durchschnittswert 1979/1980).

Die Mittelwerte zwischen den subrezedenten/rezedenten und subdominanten/dominanten/eudominanten Arten unterscheiden sich nicht signifikant voneinander ($p < 0,05$; U-Test von WILCOXON, MANN & WHITNEY).

		subrezedente und rezedente Arten			subdominante, dominante und eudominante Arten		
		n	\bar{x}	$s_{\bar{x}}$	n	\bar{x}	$s_{\bar{x}}$
1979	g - Wert	57	69,5	37,3	13	92,7	51,0
	h - Wert	57	19,1	11,0	13	18,3	5,1
1980	g - Wert	59	82,6	42,7	13	92,2	43,7
	h - Wert	59	24,4	13,6	13	25,9	13,2
ϕ	g - Wert	57	73,1	37,5	15	95,3	44,4
	h - Wert	57	21,3	10,6	15	23,0	7,5

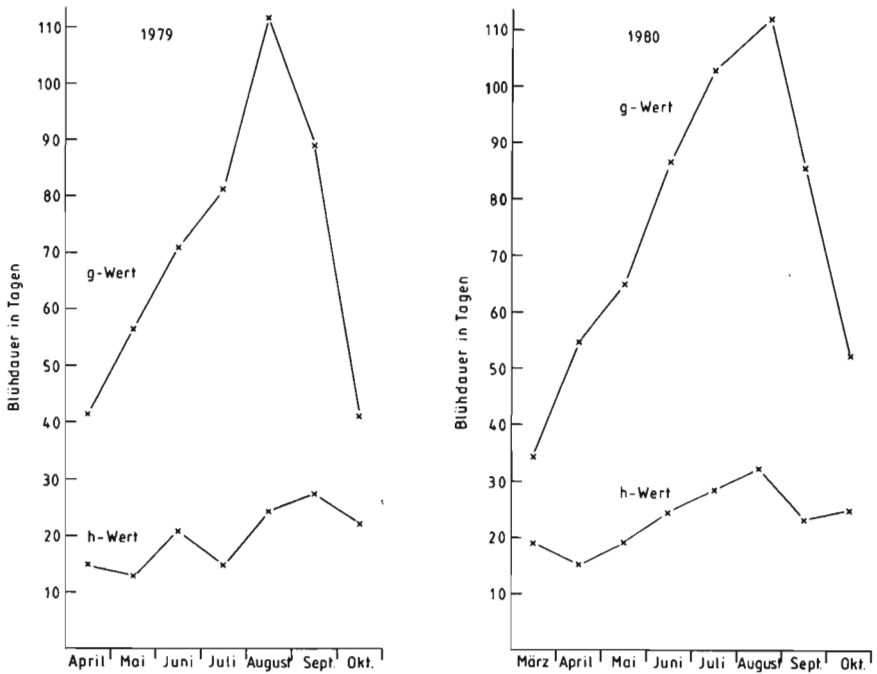


Fig. 27. Die durchschnittliche Blühdauer der Arten, bezogen auf den Monat des Blühmaximums in den Jahren 1979 und 1980; weitere Erläuterungen (g- und h-Wert) im Text.

bei den beiden subdominanten Arten *Silene nutans* (46,5 Tage/14 Tage) und *Veronica chamaedrys* (38,5 Tage/13 Tage) festzustellen.

Bis in den August nimmt der Anteil der Arten mit einer längeren Blühdauer zu, bis in den Oktober wieder stark ab (Fig. 27). Während die in der ersten Jahreshälfte blühenden Pflanzenarten sich hinsichtlich ihrer Blühzeit noch sehr deutlich zeitlich voneinander abgrenzen, nimmt der Anteil der Arten, die sich in ihrer Blühzeit überlappen, im Laufe des Jahres deutlich zu (Fig. 13 und 14).

Die Blühdauer einer Pflanzenart steht in direkter Korrelation zu ihrer Bestäubungs-Wahrscheinlichkeit. Ein unmittelbarer Einfluß der Temperatur wird von mehreren Autoren abgelehnt (z.B. SCHEMSKE et al. 1978). Da es in der ersten Jahreshälfte eine große Anzahl verschiedener blütenbesuchender Insektenarten im Gebiet gibt, ist für Pflanzenarten, die zu dieser Zeit im Jahr blühen, in geringerem Maße eine Konkurrenzsituation um die Bestäuberfauna vorhanden als bei Pflanzenarten, die in der zweiten Jahreshälfte blühen (z.B. MOSQUIN 1971). Aus diesem Grund kann die Blühzeit der in der ersten Jahreshälfte blühenden Pflanzenarten auch entsprechend kurz gehalten werden. Mit Zunahme der Zahl blühender Pflanzenarten (Fig. 9) nimmt auch der Konkurrenzdruck um die Bestäuber zu. Die einzige Möglichkeit, diesen zu verringern, und die Bestäubungs-Wahrscheinlichkeit wieder zu erhöhen, liegt entweder in der Spezialisierung auf einen bestimmten Bestäuber-Kreis oder in der Verlängerung der Blühdauer. Da in der zweiten Jahreshälfte die hinsichtlich einer Bestäubung sicheren Insektenarten weniger häufig vorkommen, bietet sich für die Pflanzenarten nur eine Verlängerung der Blühdauer an, um eine genügend große Anzahl von Bestäubern zu bekommen. Mit Abnahme der Pflanzenarten-Zahl und – dadurch bedingt – mit Abnahme des Konkurrenzdruckes, nimmt von August bis Oktober die Blühdauer der in diesen Monaten ihr Blühmaximum erreichenden Pflanzenarten ebenfalls wieder ab. Die Länge der Blühdauer spiegelt somit die Konkurrenzverhältnisse und den damit zusammenhängenden Bestäubungserfolg wider.

Der g-Wert und der h-Wert verhalten sich bei den einzelnen Arten im Vergleich der Jahre sehr verschieden. Eine Zunahme der Blüten- bzw. Blütenstands-zahl kann einerseits nur zu einer Erhöhung der gesamten Blühdauer (g-Wert) führen (Fig. 28, Fall a), andererseits aber auch nur zu einer Erhöhung des h-Wertes (Fall b). Im Fall c führt eine Zunahme der Blumenzahl sowohl zu einer Erhöhung des g-Wertes als auch des h-Wertes und eine Abnahme der Blumenzahl zu einem entsprechend umgekehrten Ergebnis. Bei dem Sonderfall d verhalten sich g- und h-Wert bei einer Erhöhung bzw. Erniedrigung der Blumendichte gegenläufig.

Die Tabelle 10 stellt die Ergebnisse im Überblick dar. 50 Pflanzenarten (71 %) unterschieden sich im Vergleich der beiden Jahre z.T. beträchtlich in der Dauer ihrer Blühzeit. Hierbei haben 37 Arten (74 %) ihre Gesamtblühdauer erhöht, jedoch nur 5 Arten (10 %) diese verringert (Tab. 10). Es liegt nun nahe, die Zunahme der Blühdauer (h- und g-Wert) mit einer Zunahme der Blumenzahl in Beziehung zu setzen.

Aus den in Tabelle 11 dargestellten Ergebnissen wird deutlich, daß keinesfalls die Zunahme der Blumenzahl immer gleichzeitig auch zu einer Verlängerung der Blühdauer führen muß bzw. umgekehrt. Eine Zunahme der Blumenzahl führte bei 20 Arten zu einer Erhöhung entweder des g- oder des h-Wertes, nur bei drei Arten zu einer Verringerung. Bei einer Abnahme der Blumenzahl kam es bei

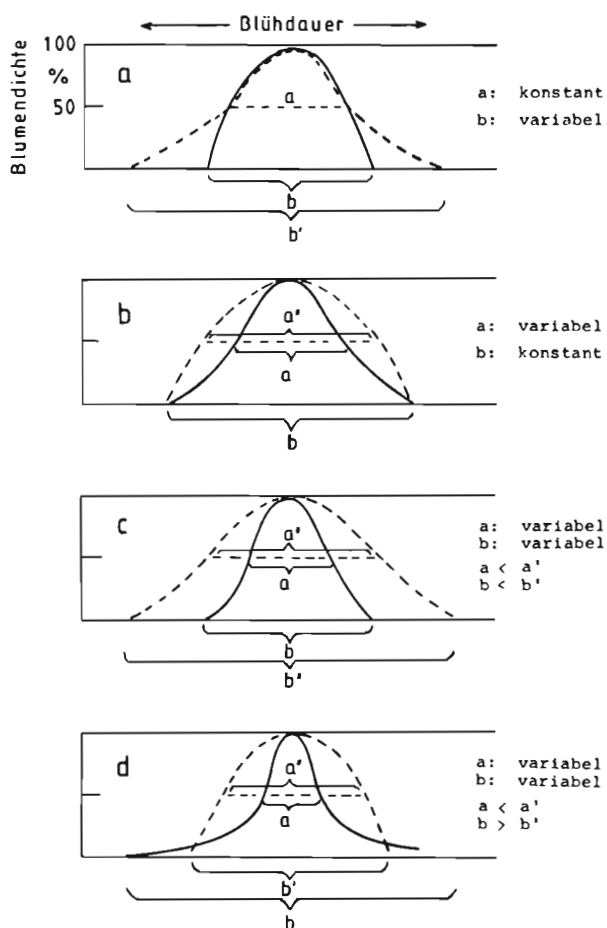


Fig. 28. Die vier verschiedenen Falltypen, die die Variation von g-Wert (b, b') und h-Wert (a, a') der im Gebiet vorkommenden Arten im Vergleich der Jahre 1979/1980 erfassen; — a, b; - - - a', b'.

Tabelle 10. Das Verhalten der im Gebiet vorkommenden Pflanzenarten hinsichtlich ihrer Blühdauer im Vergleich der Jahre 1979 und 1980.

Arten mit ungefähr konstanter Blühdauer	N=20	28,6 %
Arten mit veränderter Blühdauer	N=50	71,4 %
davon - Erhöhung g- und h-Wert	N=37	74,0 %
- Verringerung g- und h-Wert	N= 5	10,0 %
- Erhöhung des g-Wertes und gleichzeitige Verringerung des h-Wertes und umgekehrt	N= 8	16,0 %

Tabelle 11. Anzahl derjenigen Pflanzenarten, die mit einer Zu- bzw. Abnahme der Blumenzahl im Vergleich der beiden Jahre reagierten und ihre Zuordnung zu den in Fig. 28 unterschiedenen Falltypen.

	Falltyp a: h-Wert konstant		Falltyp b: g-Wert konstant		Falltyp c: kein Wert konstant	
	Erhöhung g-Wert	Verringerung g-Wert	Erhöhung h-Wert	Verringerung h-Wert	Erhöhung h- und g-Wert	Verringerung h- und g-Wert
Zunahme Blumenzahl	9	0	8	2	3	1
Abnahme Blumenzahl	6	1	1	0	10	1
	15	1	9	2	13	2

	Falltyp d: gegenläufiges Verhalten	
	Erhöhung g-Wert Verringerung h-Wert	Erhöhung h-Wert Verringerung g-Wert
Zunahme Blumenzahl	3	1
Abnahme Blumenzahl	1	3
	4	4

Tabelle 12. Die durchschnittliche Zu- bzw. Abnahme der Blumenzahlen (\bar{x}) der im Gebiet vorkommenden Pflanzenarten in %, untergliedert nach den in Fig. 28 unterschiedenen Falltypen (n = Anzahl der Pflanzenarten; \bar{x} = Mittelwert; $s_{\bar{x}}$ = Standardabweichung).

Die Mittelwerte innerhalb der einzelnen Gruppen unterscheiden sich mit einer Ausnahme (*) nicht signifikant voneinander ($p < 0,05$; U-Test von WILCOXON, MANN & WHITNEY).

	Blumenzahl-Zunahme			Blumenzahl-Abnahme		
	n	\bar{x}	$s_{\bar{x}}$	n	\bar{x}	$s_{\bar{x}}$
Arten mit gleicher Blühdauer in beiden Jahren	9	107,5	50,5	10	52,2	26,8
Arten mit unterschiedlicher Blühdauer	26	244,7	308,4	23	48,3	23,5
FALLTYP a Erhöhung g-Wert, h-Wert konstant	8	266,0 *	148,2	.	.	.
FALLTYP b Erhöhung h-Wert, g-Wert konstant	8	62,6 *	48,6	.	.	.
FALLTYP a Erhöhung g-Wert, h-Wert konstant	.	.	.	6	32,9	15,8
FALLTYP c Erhöhung h- und g-Wert	.	.	.	10	53,9	25,8

8 Arten zu einer Erhöhung entweder des g- oder des h-Wertes und nur in drei Fällen zu einer Verringerung. Besonders auffällig ist der Fall c, bei dem – trotz Abnahme der Blumenzahl – bei vielen Arten eine merkbare Erhöhung des g- und h-Wertes zu beobachten war.

Um nun auch quantitative Aspekte (Umfang der Blumenzahl-Zunahme bzw. Abnahme) in diese bisherigen Aussagen miteinzubeziehen, wurde – nach Falltyp gesondert – die jeweils durchschnittliche prozentuale Blumenzahl-Zunahme bzw. -Abnahme im einzelnen berechnet. Die Ergebnisse sind in Tabelle 12 dargestellt.

Arten mit annähernd gleicher Blühdauer in beiden Jahren zeigten genauso große Blumenzahl-Schwankungen wie solche mit unterschiedlicher Blühdauer. Signifikante Unterschiede gibt es bei einem Vergleich der Mittelwerte beider Gruppen nicht. Eine Zu- bzw. Abnahme der Blumenzahl im Vergleich der Jahre muß also nicht immer zu einer Erhöhung bzw. Verringerung der Blühdauer führen.

Bei den Arten, die im Vergleich der beiden Jahre Unterschiede in der Blühdauer aufwiesen, tendierten diejenigen Arten mit großer Blumenzahl-Zunahme zu einer Erhöhung des g-Wertes unter Konstanthaltung des h-Wertes, diejenigen mit geringer Blumenzahl-Zunahme zu einer Erhöhung des h-Wertes unter Konstanthaltung des g-Wertes.

Es scheint für eine Pflanzenart unter dem Gesichtspunkt der Bestäubungswahrscheinlichkeit bei einer geringen Zunahme der Blumendichte sinnvoller zu sein, in der bereits bestehenden Blühzeit die Blumendichte zu erhöhen und damit den Bestäubern ein erhöhtes Blumenangebot zu liefern, als die Gesamtblühdauer zu vergrößern. Ist jedoch die Blumendichte-Zunahme so groß, daß die Bestäubungswahrscheinlichkeit aufgrund der limitierten Blütenbesucher-Zahlen sowie so nicht mehr steigt, ist es für die betreffende Pflanzenart günstiger, die Blumenmengen auf eine größere Zeitspanne zu verteilen und die Gesamtblühdauer der Art zu erhöhen.

Bei einer Abnahme der Blumenmengen tritt nun nicht, wie vielleicht zu erwarten gewesen wäre, immer eine Verringerung der Gesamtblühdauer oder des

Tabelle 13. Die durchschnittliche Blühdauer (\bar{x}) in Tagen der nach Arealtypen und Blumentypen unterschiedenen Pflanzenarten (n = Anzahl der Pflanzenarten; \bar{x} = Mittelwert; $s_{\bar{x}}$ = Standardabweichung).

Die Mittelwerte innerhalb der einzelnen Gruppen unterscheiden sich mit einer Ausnahme (*) nicht signifikant voneinander ($p < 0,05$; U-Test von WILCOXON, MANN & WHITNEY).

	n	g - Wert		h - Wert	
		\bar{x}	$s_{\bar{x}}$	\bar{x}	$s_{\bar{x}}$
AREALTYP					
gemäßigt kontinental	5	44,4 *	12,2	15,8	5,2
eurasiatisch-subozeanisch	11	76,4	36,3	19,6	8,5
submediterrän	15	86,8	44,4	21,2	6,9
BLUMENTYP					
dorsiventrale Einzelblumen	27	73,5	34,2	20,3	7,0
Lippenblumen	13	73,0	32,7	18,8	6,7
Schmetterlingsblumen	14	74,0	35,4	21,8	6,9
Infloreszenzen als Blumen	26	81,7	38,9	25,5	12,1
radiäre Einzelblumen	15	89,0	46,6	19,3	8,2

h-Wertes ein: Bei vielen Arten mit einer Blumenzahl-Abnahme erhöhen sich der g-Wert oder der g- und h-Wert. Diese Reaktion erscheint biologisch sehr sinnvoll. Dadurch, daß die Bestäubungs-Wahrscheinlichkeit durch Verringerung der Blumdichte kleiner wird, kompensiert eine Vielzahl von Pflanzenarten diesen Verlust durch eine Erhöhung der Gesamtblühdauer und bei einer besonders starken Abnahme sogar durch Erhöhung des h-Wertes!

Ein Vergleich der durchschnittlichen Blühdauer der Jahre 1979 und 1980 der verschiedenen Areal- und Blumentypen ergab mit einer Ausnahme keine signifikanten Unterschiede (Tab. 13).

5. Zoologische Ergebnisse und Diskussion

5.1 Apidofauna

5.1.1 Artenspektrum, Häufigkeit, Unterschiede zwischen den Jahren

In drei Jahren wurden im Untersuchungsgebiet 130 Bienenarten, die 6 Familien und 22 Gattungen angehören, nachgewiesen (Tab. 14)¹⁶. Dies entspricht 24 % der für Deutschland, 31 % der für Baden und 42 % der für den Kaiserstuhl bekannten Arten (STOECKHERT 1954, GAUSS 1967). Für den kurzen Untersuchungszeitraum, die geringe Größe der Untersuchungsfläche (0,4 ha) und in Hinblick darauf, daß es sich hier nur um einen Formationstyp (Rasengesellschaften) handelt, ist dies eine sehr hohe Artenzahl. Daraus folgt, daß auch in kleinen Gebieten, wenn günstige klimatische Voraussetzungen und gute Nist- und Nahrungsmöglichkeiten vorhanden sind, immer auch mit einem sehr großen Artenreichtum an Bienen zu rechnen ist; dies wird auch von LINSLEY (1958) betont.

Aufschluß über den Vollständigkeitsgrad der Bienenarten-Erfassung im Untersuchungsgebiet gibt uns ein Vergleich der im Gebiet ermittelten Mengen-Arten-Kurve mit der errechneten Erwartungskurve nach PRESTON (1949)¹⁷.

¹⁶ Neben dem selektiven Fang von blütenbesuchenden Insekten in den Jahren 1979 und 1980 an den Blüten selbst wurden 1981 im Untersuchungsgebiet Farbschal-Fänge (nach BALOGH 1958) gemacht (KLEIN 1981).

¹⁷ Die „Erwartungskurve“ folgt der Gleichung:

$$y = y_0 \cdot e^{-(aR)^2}$$

y = Anzahl der Arten, die in der R-ten Oktave zu finden sind

y₀ = Anzahl der Arten in der Modaloktave 1 (Häufigkeitsklasse 1)

R = Reihe der Oktaven

a = Ausgleichskonstante (hier a = 0,19).

Tabelle 14. Liste der im Naturschutzgebiet „Scheibenbuck“ in den Jahren 1979–1981 nachgewiesenen Bienenarten (Hymenoptera, Aculeata, Apoidea); Beobachtungs- bzw. Fangzahlen und Dominanzwerte. B = an Blüte beobachtet oder gefangen; F = im Untersuchungsgebiet, jedoch nicht an einer Blüte beobachtet oder gefangen; Fa = in Farbschale gefangen; S, Σ = Summe; D = Dominanzwert (Anzahl der Beobachtungen bzw. Fänge einer Art dividiert durch die aller Arten).

Tabelle 14

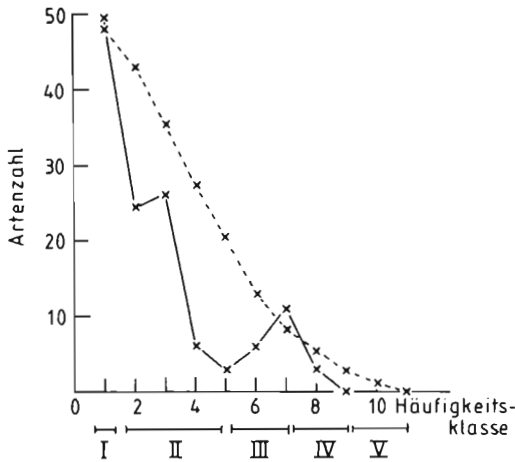
	1979		1980		1981		1979 - 1981		Σ	
	dč	Σ	dč	Σ	dč	Σ	dč	Σ	dč	Σ
COLLETTIDAE										
Colletinae										
Colletes s.str.										
Colletes LAFREILLE, 1802										
Colletes s.str.										
davisianus SMITH, 1846										
Hylaeus FABRICIUS, 1793										
Hylaeus FABRICIUS, 1804										
gibbus SAUNDERS, 1850	2	4	2	4	1	1	3	2	5	0,22
confusus NYLANDER, 1852	1	2	1	2			1	2	0,88	
Dentigera DOBOV, 1939										
brevicornis NYLANDER, 1852	1	1	1	1	3	3	3	3	1	1
Hylaeus FABRICIUS, 1793										
communis NYLANDER, 1852					2	2	2	2	2	0,26
nigritus FABRICIUS, 1798					5	5	5	5	5	0,17
Σ	3	6	1	3	4	7	1	5	6	12
ANDRENIDAE										
Panurginae										
Panurgus PANZER, 1806										
calcaratus (SCOPOLI, 1763)	1	1	1	1			2	1	3	2
Andreninae										
Andrena FABRICIUS, 1775										
Andrena s.str.										
armata (GMELIN, 1790)										
fucata SMITH, 1847	1	1	1	1			4	4	5	0,22
helvola (LINNÉ, 1758)							1	1	1	0,04
praecox (SCOPOLI, 1763)							1	1	1	0,04
Varians (ROSSI, 1792)							1	1	1	0,04
Blaeolina DOURS, 1873										
haemorrhoa (FABRICIUS, 1781)							1	1	3	4
Charitandrena HEDICKE, 1933										
hattorfina (FABRICIUS, 1775)	1	1	1	1			1	1	1	0,04
Chlorandrena PEREZ, 1890										
Chryandrena HEDICKE, 1832										
Chryandrena HEDICKE, 1933										
Cnemidandrena HEDICKE, 1933										
fulvago (CHRIST, 1791)										
Cnemidandrena HEDICKE, 1827	1	1	1	1			3	3	4	0,17
deniculata (KIRBY, 1802)										
distinguenda SCHENCK, 1871										
sena HEDICKE, 1933										
Euandrena HEDICKE, 1933										
color FABRICIUS, 1775	9	18	2	11	13	13	2	11	13	4
fulvata E. STOECKERT, 1930	1	1	1	1			1	1	1	1
Hoplandrena PEREZ, 1890										
Hoplandrena PEREZ, 1890										
osae PANZER, 1801										
Lepiandrena HEDICKE, 1933	1	1	1	1			1	1	1	0,04
Melanandrena THOMSON, 1870										
Melanandrena PEREZ, 1890										
Micrandrena HÜLLER, 1890										
Micrandrena ASHMEAD, 1899										
falkenbergi PERKINS, 1914										
Floricola PERKINS, 1915	3	3	1	4	4	4	3	3	3	0,13
Floricola WERNER, 1852										
minutula (KIRBY, 1802)										
minutula PERKINS, 1914	2	2	1	2	3	3	2	1	3	1
nana (KIRBY, 1802)	2	2	1	3	3	3	1	1	3	1
nana (KIRBY, 1802)										
nana NYLANDER, 1848										
Proxima (KIRBY, 1802)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0,04
Proxima (KIRBY, 1802)										
Σ	33	66	11	22	25	50	14	28	33	66

	1979		1980		1981		1979 - 1981		1981		1979 - 1981		1981				
	F	S	F	S	F	S	F	S	F	S	F	S	Fa	S	Fa	S	
	dd'gg	dd'gg	dd'gg	dd'gg	dd'gg	dd'gg	dd'gg	dd'gg	dd'gg	dd'gg	dd'gg	dd'gg	dd'gg	dd'gg	dd'gg	dd'gg	dd'gg
saundersella PERKINS, 1914																	
stromeleli STOECKERT, 1928																	
subopaca NYLANDER, 1848																	
Platanthera																	
tibialis (KIRBY, 1802)																	
Poecilandrena																	
potentillae PANZER, 1809																	
virens VIRECY, 1916																	
Ptilandrena																	
robertsoni ROBERTSON, 1902																	
angustifera (KIRBY, 1802)																	
Simandrena																	
perezii (CHRIST, 1791)																	
combinata (KIRBY, 1802)																	
gorcei (KIRBY, 1802)																	
lepida SCHENCK, 1859																	
Topogonys																	
schrenckii SCHENCK, 1853																	
medica HEDICHKE, 1933																	
Taeniatia																	
alexana HEDICHKE, 1899																	
alexana (KIRBY, 1802)																	
Zonandrena																	
flavipes PANZER, 1799																	
gravida IMHOFF, 1832																	
HALICTIDAE																	
Dufoureae																	
dufourae LEPELETIER, 1841																	
vulgata SCHENCK, 1851																	
halictula NYLANDER, 1852																	
Rhopites																	
spinola SPINOLA, 1808																	
Halictinae																	
trispinosus PÉREZ, 1902/ 1903																	
Sphacodes																	
latreille LATREILLE, 1805																	
crassus THOMSON, 1870																	
divisus (KIRBY, 1802)																	
fasciatus V. Hagens, 1882																	
ferrugineatus V. Hagens, 1882																	
hyalinatus V. Hagens, 1882																	
marginatus V. Hagens, 1882																	
mollicornis (KIRBY, 1802)																	
Halictus sensu ROBERTSON, 1918																	
latreille LATREILLE, 1804																	
quadricinctus (FABRICIUS, 1776)																	
sexicinctus (FABRICIUS, 1793)																	
simplex BLÜTHGEN, 1923																	
Seladonia																	
robertsoni ROBERTSON, 1918																	
subauratus (ROSSI, 1792)																	
tumulatorum (LINNÉ, 1758)																	
Lasioglossum																	
curtisii CURTIS, 1833																	
albocinctum (LUCAS, 1849)																	
costulatum (KRIECHBAUMER, 1873)																	
laevigatum (KIRBY, 1802)																	
laevitreme (SCHENCK, 1853)																	
leucostomum (SCHRANK, 1781)																	
major (NYLANDER, 1852)																	
pallens (BRULLÉ, 1832)																	
sennotatum (KIRBY, 1802)																	
subfasciatum (IMHOFF, 1832)																	

	1979			1980			1981			1979-1981			D
	F	S	Σ	F	S	Σ	F	S	Σ	F	S	Σ	
Coelioxys LATREILLE, 1809	1	1	2	1	1	2	1	1	2	1	1	2	0,04
conioidea (ILLIGER, 1806)	1	1	2	1	1	2	1	1	2	1	1	2	0,08
mambularis NYLANDER, 1848	1	1	2	1	1	2	1	1	2	1	1	2	0,08
quadridentata (LINNÉ, 1761)	1	1	2	1	1	2	1	1	2	1	1	2	0,08
Σ	4	4	8	4	4	8	4	4	8	4	4	8	
Megachile LATREILLE, 1802	1	1	2	1	1	2	1	1	2	1	1	2	0,04
Delomegachile VIERECK	1	1	2	1	1	2	1	1	2	1	1	2	0,04
circumcincta (KIRBY, 1802)	1	1	2	1	1	2	1	1	2	1	1	2	0,04
Eutricharzea THOMSON	1	1	2	1	1	2	1	1	2	1	1	2	0,04
Pilidens ALFKEN, 1923	1	1	2	1	1	2	1	1	2	1	1	2	0,04
Megachile LATREILLE, 1802	1	1	2	1	1	2	1	1	2	1	1	2	0,13
centuncularis (LINNÉ, 1758)	2	2	4	2	2	4	2	2	4	2	2	4	0,13
versicolor SMITH, 1844	2	2	4	2	2	4	2	2	4	2	2	4	0,13
Σ	10	10	20	10	10	20	10	10	20	10	10	20	
APIDAE													
Anthophorinae													
Nomada SCOPOLI, 1770	2	2	4	2	2	4	2	2	4	2	2	4	0,22
Nomada fabriciana, (LINNÉ, 1767)	1	1	2	1	1	2	1	1	2	1	1	2	0,08
Nomada flavoguttata (KIRBY, 1802)	1	1	2	1	1	2	1	1	2	1	1	2	0,08
Σ	4	4	8	4	4	8	4	4	8	4	4	8	
Eucera SCOPOLI, 1770	3	3	6	3	3	6	3	3	6	3	3	6	0,30
tuberculata (FABRICIUS, 1793)	3	3	6	3	3	6	3	3	6	3	3	6	0,30
Σ	6	6	12	6	6	12	6	6	12	6	6	12	
Apinae													
Bombus LATREILLE, 1802	60	60	120	60	60	120	60	60	120	60	60	120	3,75
Bombus lucorum (LINNÉ, 1761)	92	92	184	92	92	184	92	92	184	92	92	184	5,25
Bombus terrestris (LINNÉ, 1758)	4	4	8	4	4	8	4	4	8	4	4	8	0,17
Kallobombus DALLA TORRE, 1880	49	49	98	49	49	98	49	49	98	49	49	98	2,25
Thoracobombus DALLA TORRE, 1880	93	93	186	93	93	186	93	93	186	93	93	186	6,04
humilis ILLIGER, 1806	40	40	80	40	40	80	40	40	80	40	40	80	1,98
pascuorum (SCOPOLI, 1763)	6	6	12	6	6	12	6	6	12	6	6	12	0,66
silvarum (LINNÉ, 1761)	41	41	82	41	41	82	41	41	82	41	41	82	3,97
Megabombus DALLA TORRE, 1880	34	34	68	34	34	68	34	34	68	34	34	68	2,08
hortorum LINNÉ, 1761	42	42	84	42	42	84	42	42	84	42	42	84	3,22
Melanobombus DALLA TORRE, 1880	1	1	2	1	1	2	1	1	2	1	1	2	0,08
lapidarius (LINNÉ, 1758)	2	2	4	2	2	4	2	2	4	2	2	4	0,08
Pyrobombus DALLA TORRE, 1880	38	38	76	38	38	76	38	38	76	38	38	76	2,72
Pyrobombus DALLA TORRE, 1880	42	42	84	42	42	84	42	42	84	42	42	84	3,22
pratorum LINNÉ, 1761	27	27	54	27	27	54	27	27	54	27	27	54	2,00
Σ	421	421	842	421	421	842	421	421	842	421	421	842	6,70
Psithyrus LEPELETIER, 1832	1	1	2	1	1	2	1	1	2	1	1	2	0,08
Allopsithyrus POPOV, 1931	1	1	2	1	1	2	1	1	2	1	1	2	0,08
barbutellus (KIRBY, 1802)	1	1	2	1	1	2	1	1	2	1	1	2	0,08
Ashtonipsithyrus FRISON, 1927	2	2	4	2	2	4	2	2	4	2	2	4	0,17
bohemicus (SEIDL, 1837)	1	1	2	1	1	2	1	1	2	1	1	2	0,08
vestalis (GEOFFROY in FOUCAUD, 1758)	1	1	2	1	1	2	1	1	2	1	1	2	0,08
Fernaldaepsithyrus FRISON, 1927	1	1	2	1	1	2	1	1	2	1	1	2	0,08
quadricolor (LEPELETIER, 1832)	2	2	4	2	2	4	2	2	4	2	2	4	0,17
ssp. meridionalis (RICHARDS, 1928)	2	2	4	2	2	4	2	2	4	2	2	4	0,17
sylvestris (LEPELETIER, 1812)	3	3	6	3	3	6	3	3	6	3	3	6	0,17
Metapsithyrus	9	9	18	9	9	18	9	9	18	9	9	18	0,17
campestris (PANZER, 1801)	9	9	18	9	9	18	9	9	18	9	9	18	0,17
Σ	146	146	292	146	146	292	146	146	292	146	146	292	12,52
Gesamt Σ	146	146	292	146	146	292	146	146	292	146	146	292	12,52

Der Formel, die PRESTON (l.c.) für diese Erwartungskurve aufgestellt hat, liegt folgender theoretischer Ansatz zugrunde: In einer artenreichen Biozönose stehen die Anzahl der vorkommenden Arten und deren Individuenzahlen in einer logarithmischen Beziehung zueinander: Arten mit geringen Individuenzahlen (rezedente Arten) sind wesentlich häufiger vorhanden als solche, die in sehr hohen Individuenzahlen vorkommen (dominante Arten). Auch für unser Gebiet ist ein solcher Zusammenhang nachweisbar.

Aus der PRESTON-Verteilung meines Materials (Fig. 29) folgt, daß seltene Arten im Gebiet deutlich überrepräsentiert sind; Figur 30 zeigt: 46 % aller Arten sind subrezedent, 38 % rezedent, wohingegen subdominante nur mit 12 % und dominante nur mit 3 % vorkommen. Bei den dominanten Bienenarten haben



Häufigkeitsklasse	Individuenzahl	Dominanzgruppe	Individuenzahl pro Art und Dominanzgruppe
1	1-2	I subrezedent	1-2
2	2-4	II rezedent	3-23
3	4-8	III subdominante	24-114
4	8-16	IV dominante	115-341
5	16-32	V eudominante	341
6	32-64		
7	64-128		
8	128-256		
9	256-512		
10	512-1024		
11	1024-2048		

Fig. 29. Verteilung der Artenhäufigkeiten der apoiden Hymenopteren nach PRESTON (1949); x—x: nach Untersuchung gewonnene Kurve; x— —x: Erwartungskurve nach PRESTON.

Auf der Abszisse wird die absolute Anzahl der Individuen pro Art (gestaffelt in Häufigkeitsklassen), auf der Ordinate die Anzahl der Arten pro Häufigkeitsklasse abgetragen. Bei diesen Häufigkeitsklassen handelt es sich um eine Reihe von „Oktaven“, wobei eine „Oktave“ einem Intervall gleichzusetzen ist, in dem sich die Anzahl der Individuen pro Art verdoppelt. Arten, deren Individuenzahl zwei Häufigkeitsklassen zuzuordnen ist (z.B. 2, 4, 8, 16, 32, 64 usw.), werden je Häufigkeitsklasse nur zur Hälfte gewertet. Erläuterungen zur Erwartungskurve s. Text.

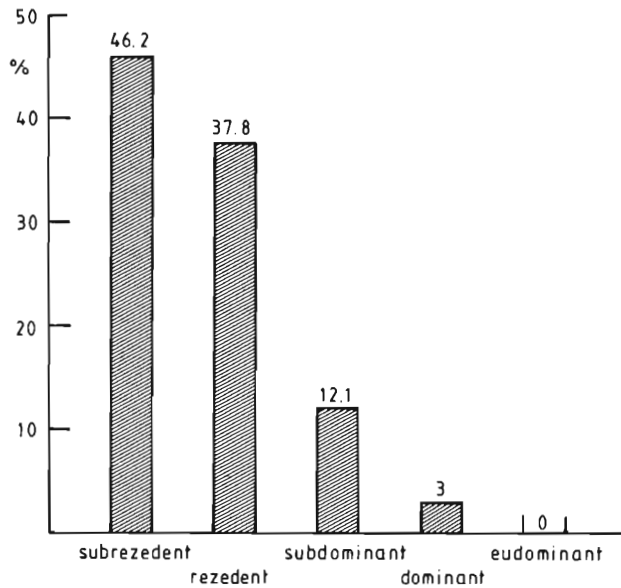


Fig. 30. Die Prozentanteile der Aktivitäts-Dominanzen der im Gebiet festgestellten Bienenarten.

alle, bei den subdominanten etwa die Hälfte eine soziale Lebensweise, wohingegen die subrezedenten und rezedenten Arten solitär leben.

Nach Artenzahl dominieren die Andreniden mit 30,3 % und die Halictiden mit 31,8 %, nach Individuenzahl die Halictiden mit 51,2 % und die Apiden mit 28,8 %. Die Gattung *Andrena* besitzt hierbei mit 39 Arten, die Großgattung *Halictus/Lasioglossum* mit 31 Arten die höchsten Artenanteile. Beiden Gattungen gehört fast die Hälfte aller im Gebiet vorkommenden Arten an.

Sowohl die Andreniden als auch die Halictiden sind weltweit verbreitet (LINSLEY 1958). Mit über 3000 Arten bei den Andreniden und über 2500 Arten bei den Halictiden gehören beide zu den artenreichsten Familien der apoiden Hymenopteren überhaupt. Für die Gattung *Andrena* sind in Mitteleuropa etwa 150 Arten bekannt (SCHMIEDEKNECHT 1930), für die Großgattung *Halictus/Lasioglossum* 118 Arten (EBMER 1976). Somit wurden je ungefähr ein Viertel aller in Mitteleuropa vorkommenden *Andrena*- und *Halictus/Lasioglossum*-Arten erfaßt. Der große Artenreichtum gerade dieser beiden Gattungen, der sich auch in den hohen Artenzahlen des von seiner Flächengröße her recht kleinen Untersuchungsgebietes niederschlägt, läßt vermuten, daß es sich hier um zwei sehr hoch evolvierte Taxa handeln muß, deren Evolutionserfolg – gemessen an ihrer hohen Artenzahl – nur in einem vielfältigen ökologischen Verhalten ihrer Vertreter begründet liegen kann.

Die vier individuenreichsten Gattungen sind *Halictus/Lasioglossum* (1106 Individuen), *Bombus* (621 Ind.), *Osmia* (210 Ind.) und *Andrena* (183 Ind.). Diese vier Gattungen stellen 93 % der Gesamt-Individuenzahl des Untersuchungs-

gebietes. Die Gattung *Bombus* besitzt zu 63,6 %, *Osmia* zu 37,5 %, *Halictus/Lasioglossum* zu 28,1 % und *Andrena* lediglich zu 2,6 % dominante bzw. subdominante Arten.

Obwohl der Gattung *Andrena* die meisten Arten angehören, liegt sie hinsichtlich ihrer Individuenzahlen recht niedrig. Sie erreicht im Gebiet nur 8,3 % der Gesamt-Individuenzahl. Im Durchschnitt kamen im Gebiet während des Untersuchungszeitraumes auf eine *Andrena*-Art nur fünf Individuen. Eine höhere Individuenzahl hat nur die bivoltine (d.h. zwei Generationen im Jahr bildende) *Andrena bicolor*. Die individuenreichste Gattung im Gebiet ist *Halictus/Lasioglossum*. Der Individuenreichtum beruht hier einerseits auf der hohen Artenzahl, andererseits und im wesentlichen auf der hohen Anzahl semisozialer und sozialer Arten (EBMER 1969). Auf eine Art kommen im Gebiet während des Untersuchungszeitraumes durchschnittlich 28 Individuen. Die höchsten Individuenzahlen treten bei den sozialen Arten der Gattung *Bombus* mit durchschnittlich 56 Individuen pro Art im Gebiet auf. Eine höhere Individuenzahl hat trotz solitärer Lebensweise die Gattung *Osmia* (26 Individuen pro Art im Durchschnitt). Ein Grund für diesen Individuenreichtum einer sonst nach SCHMIEDEKNECHT (1930) in der Regel artenreichen aber individuenarmen Gattung könnten die im Gebiet sehr günstigen Nistmöglichkeiten sein.

Die drei besonders individuenreichen Arten *Osmia aurulenta*, *O. rufobirta* und *O. spinulosa* nisten in leeren Schneckenhäusern (s. auch BELLMANN 1981), die auf der Untersuchungsfläche besonders häufig sind (z.B. für *O. aurulenta*: *Helix pomatia* L. und *Cepaea* sp.; für *O. rufobirta*: *Helicella* sp.).

Bei den subrezedenten und rezedenten Arten der verschiedenen apoiden Hymenopteren-Gattungen handelt es sich in allen Fällen um solche, die weder eine soziale Lebensweise noch bi- bzw. polyzyklische Entwicklungszyklen aufweisen.

1979 und 1980 wurden je 80 apoide Hymenopteren-Arten, 1981 82 Arten im Gebiet festgestellt. Im Vergleich zweier Jahre traten zu 60 %, im Vergleich dreier Jahre zu 44 % dieselben Arten auf. Jährliche Unterschiede in den Artenzahlen der einzelnen Gattungen sind nur bei *Andrena*, *Megachile* und in geringem Ausmaß auch bei der Großgattung *Halictus/Lasioglossum* zu erkennen.

Die trotz hoher Artenzahl recht geringen Schwankungen bei der Großgattung *Halictus/Lasioglossum* in den verschiedenen Jahren (1979: 24 Arten, 1980: 19 Arten, 1981: 23 Arten) lassen sich auf das Vorkommen von wenigen, im Gebiet seltenen Arten zurückführen.

Hinsichtlich der Individuenzahlen traten im Vergleich der beiden Jahre bei manchen Arten zum Teil beträchtliche Schwankungen auf; dies gilt besonders für die vier abundanzstärksten Gattungen des Untersuchungsgebietes (Tab. 15). Eine Zunahme im Vergleich von 1979 mit 1980 verzeichnete die Gattung *Andrena* mit 80,9 % und die Großgattung *Halictus/Lasioglossum* mit 66,7 %, einen Rückgang die Gattung *Bombus* mit 59,1 % und *Osmia* mit 29,7 %. Bei der Gattung *Andrena* liegt die 1980 aufgetretene Erhöhung der Individuenzahl in der gleichzeitigen Zunahme der Artenzahl begründet, bei den drei übrigen Gattungen, die in beiden Jahren weitgehend konstante Artenzahlen aufwiesen, in den Abundanzschwankungen einzelner ihrer Vertreter (Tab. 15). Bei der Großgattung

Tabelle 15. Abundanzschwankungen apoider Hymenopteren-Arten im Vergleich der Jahre 1979 und 1980.

Art	Individuen- zahl 1979	Individuen- zahl 1980	Zunahme:+ Abnahme:-	Zunahme Abnahme je in %
<i>Andrena bicolor</i>	27	13	-	52 %
<i>falsifica</i>	4	13	+	225 %
<i>Lasioglossum lineare</i>	10	42	+	320 %
<i>albipes</i>	8	30	+	275 %
<i>laticeps</i>	8	29	+	262 %
<i>fulvicorne</i>	11	30	+	173 %
<i>morio</i>	38	84	+	121 %
<i>Osmia spinulosa</i>	57	23	-	60 %
<i>rufohirta</i>	20	15	-	25 %
<i>aurulenta</i>	32	27	-	16 %
<i>Bombus humilis</i>	49	2	-	96 %
<i>sylvarum</i>	40	3	-	93 %
<i>terrestris</i>	92	14	-	85 %
<i>lucorum</i>	60	22	-	63 %
<i>pascuorum</i>	93	42	-	55 %

Halictus/Lasioglossum und der Gattung *Bombus* handelt es sich hierbei nur um Arten mit einer sozialen Lebensweise, bei denen hohe Abundanzschwankungen vorkommen.

Für solche Aktivitätsschwankungen gibt es mehrere Gründe. Einige mögliche Ursachen sollen im folgenden diskutiert werden:

Fast alle *Halictus/Lasioglossum*-Arten des Gebietes haben hier oder in unmittelbarer Nähe des Untersuchungsgebietes ihr Nest. Dies wird in der Regel immer nur dort angelegt, wo ein genügend großes Pollen- und Nektarangebot in der Nähe vorhanden ist (LINSLEY 1958). Mit Ausnahme der Hummeln und der auf diese angewiesenen sozial-parasitierenden *Psithyrus*-Arten besitzt die Mehrzahl der aculeaten Hymenopteren-Arten eine geringe Dispersions- und Migrationsneigung und somit auch eine geringe Kolonisationsintensität (HAESELER 1974, 1976, 1978a). Für die individuenreicheren sozialen *Halictus/Lasioglossum*-Arten ist zwar, da eine größere Anzahl „Kolonisatoren“ zur Verfügung steht, eine größere Ausbreitungsfähigkeit anzunehmen, als dies bei solitären Arten zu vermuten ist, dennoch kann eine schnelle und weiträumige Besiedlung durch soziale Arten dieser Gattung kaum angenommen werden. Im Vergleich zu der Gattung *Bombus* ist sie sicher sehr gering. Eine Zuwanderung aus der Umgebung ist somit recht unwahrscheinlich. Auch hinsichtlich der Nistplatzwahl verhalten sich viele aculeate Hymenopteren-Arten sehr konservativ und verbleiben an ungestörten Habitaten über Jahre und Jahrzehnte (HAESELER 1978b). Der Aktionsradius der oft kleinen Bienenarten ist nur gering, der Energieaufwand, größere

Entfernungen zurückzulegen, recht groß. Aufgrund der Brutfürsorge sind aculeate Hymenopteren auch während dieser Phase der Entwicklung ausgesprochen ortstreu. Aus diesen Gründen kann ein Zuflug einzelner *Halictus/Lasioglossum*-Arten aus einem weiteren Umkreis zum Nektar- und Pollensammeln weitgehend ausgeschlossen werden.

Für die folgende Interpretation ist wesentlich, daß bei der Bestandsaufnahme nur Blütenbesuchs-Aktivitäten der einzelnen Arten erfaßt wurden und die Individuenzahlen nur das Aktivitätsspektrum dieser Arten angeben. So könnten infolge von Konkurrenz um die limitierten Nektar- und Pollenquellen konkurrenzschwächere Arten eine geringere Blütenbesuchs-Aktivität zeigen als andere, obwohl sie im Gebiet in höherer Individuendichte auftreten.

Arten mit einer sozialen Lebensweise benötigen zur Brutpflege große Pollenmengen. Auch haben diese Arten eine besonders lange Flugzeit. Da sich das Blumen-Angebot im Laufe des Jahres stetig ändert, sind soziale Arten nur als „Generalisten“, die sich an möglichst vielen verschiedenen Nahrungspflanzen ernähren können, überlebensfähig. Gerade solche „Generalisten“ laufen jedoch Gefahr, durch konkurrenzüberlegene Arten an ihren Nahrungsquellen verdrängt zu werden. Da das Pollen- und Nektarangebot limitiert ist, wirken sich konkurrenzüberlegene Arten besonders stark auf die Blütenbesuchs-Abundanzen konkurrenzunterlegener Arten aus. Als Nahrungs-Konkurrenten für die sozialen *Halictus*- und *Lasioglossum*-Arten sind vor allem Hummeln zu nennen, die ebenfalls ein großes Pflanzenarten-Spektrum besuchen können, wesentlich größer und robuster sind und auch besonders große Nektar- und Pollenmengen ernten. Hummeln besitzen nun im Gegensatz zu den bisher genannten apoiden Hymenopteren einen viel größeren Aktionsradius. Entfernungen von einigen hundert Metern werden von ihnen noch gut zurückgelegt, sofern in unmittelbarer Umgebung des Nestes keine Pollennahrung mehr auffindbar ist (HEINRICH 1976a).

Die Untersuchungen von STRIE (1980), die die Pollenhöschchen verschiedener Hummelarten – innerhalb der Untersuchungsfläche gefangen – auf das Pollenspektrum hin überprüfte, ergaben, daß im Monat Juli die verschiedenen Hummelarten fast nur an Pflanzenarten gesammelt hatten, die ihren Verbreitungsschwerpunkt in Mesobrometen haben. Da die Untersuchungsfläche (0,4 ha!) mit Sicherheit nicht das einzige Sammelgebiet darstellen konnte, liegt die Vermutung nahe, daß Mesobrometen im Zentral-Kaiserstuhl für viele der im Gebiet sammelnden Hummelarten im Juli die bevorzugte Pflanzengesellschaft zum Pollenerwerb sind. Bis in den Juni und ab August konnten nur noch wenige Hummelarten im Gebiet beim Pollensammeln beobachtet werden. Dieses Ergebnis legt nahe, daß in den übrigen Monaten wohl andere Pflanzengesellschaften als Sammelautoptop¹⁸ bevorzugt aufgesucht werden, da auch in dieser Zeit schon und noch Brutfürsorge betrieben wird. Die Untersuchungen von WOLF (1983) in einem Rasen-Vegetationskomplex (Xerobrometum, Mesobrometum, Arrhenatheretum, Molinietum) im Naturschutzgebiet „Taubergießen“ (Oberrheinebene) liefern hierzu weitere Hinweise.

¹⁸ Autotop: Ausschnitt eines Habitats, der bestimmte Ressourcen bietet, die für die Individualentwicklung einer Art essentiell sind (z.B. Nistautotop, Nahrungsaototop).

Für die pollensammelnden Hummeln sind aufgrund der jahreszeitlichen Staffelung der Pollentracht oft mehrere Pflanzengesellschaften notwendig, die in ihrer phänologischen Abfolge die Pollennahrung während der gesamten Brutpflegezeit sichern. Als eine solche Gruppe von Pflanzengesellschaften mit langer Pollentracht kann der hier untersuchte Gesellschafts-Komplex betrachtet werden. Da sich auch die einzelnen Hummelarten hinsichtlich der Auswahl ihrer Nahrungsquellen beträchtlich unterscheiden können (TERAS 1976, STRIE 1980), ist ebenfalls zu erwarten, daß sich bei den verschiedenen Hummelarten diese Pflanzengesellschafts-Komplexe unterscheiden. Untersuchungen hierzu sind in Vorbereitung. Einige Ergebnisse liegen bereits vor (WOLF 1983).

Der große Aktionsradius der Hummeln und das jährlich unterschiedliche Nahrungsangebot lassen in bestimmten Gebieten eine von Jahr zu Jahr differierende lokale „Sammelintensität“ vermuten. 1980 wurde die Untersuchungsfläche von Hummeln weniger besucht als 1979. Das Ausfallen der konkurrenzüberlegenen Hummeln könnte 1980 die erhöhte Blütenbesuchs-Aktivität der Großgattung *Halictus/Lasioglossum* erklären. Ob sich auch der Rückgang der Gattung *Osmia* günstig auf die Großgattung *Halictus/Lasioglossum* ausgewirkt hat, muß offen bleiben, zumal nur eine ihrer Arten (*Osmia rufobirta*) ein größeres Nahrungsspektrum aufweist.

5.1.2 Angaben zur Biologie und Ökologie

In der Tabelle 16 sind die folgenden Angaben der im Untersuchungsgebiet vorkommenden Arten in einem Überblick zusammengestellt:¹⁹

- Individuenzahl
- Flugzeit im Gebiet
- Flugdauer im Gebiet
- tiergeographische Angabe
- ökologischer Verbreitungstyp
- Generationenzahl
- Nistweise
- Lebensweise.

5.1.2.1 Tiergeographische Angaben (Faunenelemente)

Eine Zuordnung zu Faunenelementen erwies sich in mehrfacher Hinsicht als schwierig; zum einen gibt es innerhalb der Zoogeographie mehrere Systeme, die z.T. sehr stark voneinander abweichen (s. z.B. DE LATTIN 1967 und zoogeographische Angaben in Lokalfaunen), zum anderen mußte eine Deckung mit den pflanzengeographischen Zuordnungen gesucht werden, um im blütenökologischen

¹⁹ Dieser Übersicht liegt u.a. folgende Literatur zugrunde: BALLE 1926, 1927a, b, DATHE 1980, FRIESE 1895 ff., GAUSS 1967, HAESLER 1972, 1974, 1976, 1978a, b, KLUG 1965, LEININGER 1924, PREUSS 1980, RAPP 1938, RÜHL 1978, SCHMIDT 1966, SCHMIEDEKNECHT 1930, SCHWAMMBERGER 1969, STOECKERT 1933, 1954, STROHM 1924, 1925, 1933, WARNCKE 1981, WESTRICH 1980, WOLF 1956, ZIRNGIEBL 1957.

Legende zu Tabelle 16:

N = Anzahl der Individuen pro Art

Flugzeit (FZ) = Angabe des frühesten und spätesten Auftretens der Art im Gebiet; gesondert nach Geschlecht.

Flugdauer (FD) = Dauer der Flugzeit im Gebiet; bei bivoltinen Arten ist die Flugzeit beider Generationen getrennt angegeben.

Tiergeographische Angabe (TA)

- | | |
|-------|--|
| 1 | holarktisch |
| 2 | eurosibirisch |
| 2.3 | eurosibirisch - mitteleuropäisch |
| 2.3.4 | eurosibirisch - mitteleuropäisch - submediterrän |
| 2.4 | eurosibirisch - submediterrän |
| 2.5 | eurosibirisch - pannonisch |
| 2.7 | eurosibirisch - boreoalpin |
| 3 | mitteleuropäisch |
| 3.4 | mitteleuropäisch - submediterrän |
| 3.4.5 | mitteleuropäisch - submediterrän - pannonisch |
| 4 | submediterrän |
| 4.5 | submediterrän - pannonisch |
| 4.5.6 | submediterrän - pannonisch - mediterrän |
| 4.6 | submediterrän - mediterrän |
| 5 | pannonisch |
| 5.6 | pannonisch - mediterrän |
| 6 | mediterrän |
| 7 | boreoalpin |
| 8 | subatlantisch |

Ökologischer Verbreitungstyp (CV)

- | | | | |
|-----|---------------------------|-----|-------------------|
| 1 | eremophil | 3.1 | euryök - hylophil |
| 1.1 | euryök - eremophil | 3.2 | stenök - hylophil |
| 1.2 | stenök - eremophil | K | = Kulturfolger |
| 2 | hypereuryök - intermediär | U | = Ubiquist |
| 3 | hylophil | | |

Habitatzugehörigkeit (HZ)

- 1 Fettwiese
 - 2 Ruderalvegetation, Wege, Felder, Böschungen
 - 3 Epilobietalia - Gesellschaft
 - 4 Heidemoor
 - 5 Weinberg (i.d.R. aufgelassen)
 - 6 Magerrasen i.w.S.
 - 7 Xerobrometum
 - 8 Mesobrometum
 - 9 Steppenheide
 - 10 Steppenheide - Wald
 - 11 Luzulo-Quercetum
 - 12 Asperulo-Fagetum
 - 13 Wald i.w.S.
- W = in Waldnähe
Ch = "Charakterart"

Generationenzahl (GZ)

- 1 = eine Generation (monovoltin)
2 = zwei Generationen (bivoltin)
p = partiell weitere Generation

Nistweise (NK)

Bei mehreren möglichen Nistweisen ist die bevorzugte unterstrichen.

- | | | |
|-----|--|-------------------------|
| En | = endogäisch | |
| Hy | = hypergäisch | |
| B | = Boden | |
| C | = in Fugen und Spalten von Mauern | <u>Lebensweise</u> (LW) |
| Ho | = im Holz | |
| V | = in der unteren Krautschicht | s = sozial |
| W | = in/an Steilwänden | |
| S | = in Schneckenhäusern | |
| () | = Nistweise des Wirtes bei parasitischen Arten | |

Tabelle 16. Angaben zur Faunistik, Biologie und Ökologie der apoiden Hymenopteren-Arten des Untersuchungsgebietes.

Art	N	♂♂ FZ	♀♀	FD	TA	ÖV	HZ	GZ	NW	LW
<i>Colletes daviesanus</i>	1	.	5,8.	.	2	2K	1	1	Hy En <u>W</u> C	.
<i>Prosopis gibbus</i>	5	19,6-22,7.	19,6.	33	2,7	3,1	1,2,3,6	1	Hy H	.
<i>confusus</i>	2	19,7.	29,7.	10	2	3,1	1	1p	Hy H	.
<i>Dentigera brevicornis</i>	5	21,8-21,9.	21,8-21,9.	32	2	2	1,2,4,6	1p	Hy <u>H</u> c	.
<i>Hylaeus communis</i>	3	22,6.	19.- 39.	79	2	2	2	1,2,13	Hy <u>H</u> C	.
<i>nigritus</i>	1	29,6.	.	.	2	3,1	1	1	Hy H	.
<i>Panurgus calcaratus</i>	4	3,8.	9,8-13,8.	11	2,3	K	2,4,6,8	1	En B	.
<i>Andrena armata</i>	5	.	9,4- 35.	25	3	3,1K	1W,4,11	1	En B	.
<i>fucata</i>	1	.	22,4.	.	2,3	3,2K	6W,10,13	1	En B	.
<i>helvola</i>	1	.	22,4.	.	2,3	3,1	6W,10,13	1	En B	.
<i>praecox</i>	1	.	19,5.	.	2,7	.	6W,11	1	En B	.
<i>varians</i>	1	.	11,5.	.	2,3	3,1K	1W,8	1	En B	.
<i>haemorrhoea</i>	4	.	28,4-11,5.	11	2,3	2KU	1,2,6	1	En B	.
<i>hatterfiana</i>	1	26,6.	.	.	2	2	5,6	1	En B	.
<i>humilis</i>	5	.	13,5-11,6.	30	2	3,1	6W,8,9	1	En B	.
<i>fulvago</i>	2	21,5.	4,6.	16	2,3	3,1	6,8	1	En B	.
<i>denticulata</i>	1	.	14,8.	.	2	.	1	1	En B	.
<i>distinguenda</i>	1	5,5.	.	.	4	.	.	1	En B	.
<i>bicolor</i>	45	19,3- 24. 19,6-21,7.	19,3-11,5. 30,6-28,7.	53 29	2	3,1	W	2	En B	.
<i>fulvata</i>	2	.	8,4-23,4.	15	8	3,1	.	1	En B	.
<i>rosae</i>	1	14,8.	.	.	3,4	3,1	6,8,10	2	En B	.
<i>curvungula</i>	13	22,5- 9,6.	23,5-30,6.	40	3	3,1	6W	1	En B	.
<i>nitida</i>	17	19,3-26,4.	23,4-19,5.	61	2	2	1,6	1	En B	.
<i>alfkenella</i>	3	.	8,4-27,4.	20	3,4	.	6	2	En B	.
<i>falsifica</i>	18	.	24,4-16,5. 18,8.	22	2,3,4	.	6,8	2	En B	.
<i>floricola</i>	2	22,6.	22,6.	.	2	.	6	2	En B	.
<i>minutula</i>	7	8,4-11,4.	12,3-19,5. 21,6-30,6.	58 10	2,3	3,1	1W,5,6W	2	En B	.
<i>minutuloides</i>	5	22,7.	7,5. 3,8-24,8.	23	2,3	3,1	5,6,8	2	En B	.
<i>nana</i>	1	.	24,3.	.	4	1,1	6,8	2	En B	.
<i>nanula</i>	2	.	24,5- 6,6.	12	7	.	1W	2	En B	.
<i>proxima</i>	6	29,4- 8,5.	5,5.	9	2	1,1	6W,9,10	1	En B	.
<i>saundersella</i>	1	22,7.	.	.	2,3	.	6	1	En B	.
<i>strohrella</i>	5	8,4-11,4.	11,5.	34	3	3,1	.	2	En B	.
<i>subopaca</i>	6	19,3- 9,4.	3,5-19,5.	62	2,3	3,1	2,6,8	1	En B	.
<i>tibialis</i>	3	23,4.	23,4-25,4.	3	2	.	6	1	En B	.
<i>potentillae</i>	1	.	24,5.	.	3,4	.	8	1	En B	.
<i>viridescens</i>	2	.	4,5- 6,5.	3	3,4	3,1	8W	1	En B	.
<i>angustior</i>	3	9,6-19,7.	.	42	8	3,1	6W	1	En B	.
<i>combinata</i>	4	.	24,4-14,8.	113	4,5	1,1	8	1	En B	.
<i>dorsata</i>	1	19,6.	.	.	2	1,1	5,6	2	En B	.
<i>lepida</i>	2	.	24,4	.	3	.	.	1	En B	.

Tabelle 16 Fortsetzung

Art	N	♂♂ FZ	♀♀	FD	TA	ÖV	HZ	GZ	NW	LW
<i>Andrena propinqua</i>	1	.	27.7.	.	3.4	.	6.8	2	En B	.
<i>lathyri</i>	1	.	18.5.	.	3	3.1	1	1	En B	.
<i>wilkella</i>	1	.	21.6.	.	1	.	1W6W	1	En B	.
<i>flavipes</i>	5	23.4-24.4	21.7.	3	2	1.1	2.56W	2	En B	.
<i>gravida</i>	2	11.5.	8.4.	3.4	3.4	2	2.6.8	1	En B	.
<i>Dufourea vulgaris</i>	1	31.8.	.	.	3	.	6.8	1	En B	.
<i>halictula</i>	1	1.8.	.	.	3	.	2.3	1	En B	.
<i>Rhophites trispinosus</i>	2	.	29.7- 4.7.	6	3.4.5	.	2.8	.	En B	.
<i>Sphecodes crassus</i>	11	22.6-28.9	29.4-22.7.	15.2	2	3.1	6.8.1.0	.	(En)	.
<i>divisus</i>	3	.	1.4.4- 3.8.	1.1.1	2	3.1	6.8	.	(En)	.
<i>fasciatus</i>	5	3.9.	2.2.7-29.8.	4.2	2	.	6	.	(En)	.
<i>ferruginatus</i>	11	29.8-1.2.9.	1.9.7-29.8.	5.4	2	2	6.8	.	(En)	.
<i>hyalinatus</i>	19	2.9.8-2.6.9.	7.5- 7.9.	1.4.2	2	1.1	6	.	(En)	.
<i>marginatus</i>	2	.	2.8.4- 4.5.	6	(En)	.
<i>moniliformis</i>	2	2.4.8- 7.9.	.	1.4	2	2	1.6.9	.	(En)	.
<i>Halictus quadricinctus</i>	1	1.8.	.	.	2.4	.	6	1	En B	.
<i>sexcinctus</i>	2	.	1.1.5-1.8.5.	7	2	1.1	2.6.8	1	En B	.
<i>simplex</i>	86	2.9.8-2.8.9.	2.4.4-8.1.0.	1.6.7	4	1.1	5.6.8	.	En B	s
<i>subauratus</i>	1	2.1.9.	.	.	4.5	.	7	2	En B	.
<i>tumulorum</i>	100	4.7-2.6.9.	.	8.4	2	1.1	5.6	2	En B	s
<i>Lasioglossum albo-</i> <i>cinctum</i>	2	.	3.0.6-2.9.8.	6.0	4.6	.	.	.	En B	.
<i>costulatum</i>	1	3.1.8.	.	.	2.5	1.1	8	.	En B	.
<i>laevigatum</i>	3	.	4.6- 7.7.	3.4	2	.	6W	.	En B	.
<i>lativentre</i>	2	2.7.7.	1.1.7.	1.6	2	1.1	6W	.	En B	.
<i>leucozonium</i>	2	1.8.	2.1.6.	4.1	2(f)	2	1.2.6.8	2	En B	.
<i>major</i>	5	.	1.2.6-1.3.9.	9.3	3.4	1.1	8	.	En B	.
<i>pallens</i>	3	.	2.4.4-2.2.6.	6.9	4.6	1.1	.	.	En B	.
<i>sexnotatum</i>	1	.	6.8.	.	2	.	6	.	En B	.
<i>subfasciatum</i>	8	1.8-2.8.8.	1.9.3-2.7.4.	3.2	4.5	.	8	.	En B	.
<i>zonulum</i>	1	.	1.8.	.	2(f)	1.1	2.5.6W	1	En B	.
<i>leucopus</i>	1	.	1.3.7.	.	2.7	3.1	2.6.8	1p	En B	.
<i>albipes</i>	86	1.3.8-1.1.9.	2.4.4-1.1.9.	1.5.0	2	2	6.9.8	1	En B	.
<i>calceatum</i>	90	2.4.7-2.1.9.	2.2.3-2.4.8.	1.8.3	2	2	1.5.6	1	En B	s
<i>fulvicorne</i>	84	1.2.9-1.4.9.	2.7.3-1.1.9.	1.7.2	2	1.1	1.5.6.7.8.9	1	En B	s
<i>laticeps</i>	202	2.2.6-2.8.9.	1.9.3-2.8.9.	1.9.3	2	1.1	5.6.8	2	En B C	s
<i>lineare</i>	112	3.8- 7.9.	1.9.3- 7.9.	1.7.2	2	.	2.7.8	.	En B	s
<i>pauillum</i>	41	1.2.6- 3.8.	2.9.4-1.1.8.	1.0.4	2	1.1	5.8	2	En B	s
<i>interruptum</i>	8	3.8-2.9.4.	1.9.5- 6.8.	1.0.2	5.6	.	.	.	En B	s
<i>minutissimum</i>	6	.	1.1.4-2.5.7.	1.0.5	2.4	.	6	.	En B	s
<i>semilucens</i>	7	1.3.8-1.2.9.	1.2.6.	9.2	3	.	6W	.	En B	.
<i>morio</i>	236	2.2.6-2.9.9.	1.9.3-8.1.0.	2.0.3	3.4	1.1	2.6.8	1p	En B	s
<i>nitidiusculum</i>	1	2.7.7.	.	.	2	.	6	.	En B	.
<i>parvulum</i>	1	2.1.9.	.	.	2	.	6	.	En B	.

Tabelle 16 Fortsetzung

Art	N	♂♂ FZ	♀♀	FD	TA	ÖV	HZ	GZ	NW	LW
<i>Lasioglossum blüthgeni</i>	1	298	En B	.
<i>villosulum</i>	5	138	225	.	2	1.1	268	.	En B	s
<i>Dasypoda argentata</i>	1	.	275	.	45	.	.	.	En B	.
<i>hirtipes</i>	5	216- 47	147	24	2	.	26	.	En B N	.
<i>Anthidium punctatum</i>	1	.	15	.	2	1.1	15.78	.	Hy En CH	.
<i>Stelis phaeoptera</i>	4	4.7-18.7	227-25.7	21	2	.	.	.	(Hy)	.
<i>Heriades crenulatus</i>	1	.	137	.	6	.	.	.	Hy H	.
<i>Chelostoma campanularum</i>	6	116- 48	.	54	2	3.1	158	1	Hy H	.
<i>nigricorne</i>	4	296-24.7	.	25	2	3.1	1.6	1	Hy H	.
<i>Osmia mitis</i>	2	14.7	4.7	10	3	.	.	.	Hy	.
<i>papaveris</i>	1	126	.	.	45	.	8	.	En	.
<i>aurulenta</i>	62	84- 56	294-26.7	109	2	1.1	810.12	1	Hy S	.
<i>bicolor</i>	4	294	45- 95	10	23	1.1	589.12	1	Hy S	.
<i>rufohirta</i>	39	144-21.5	65- 39	142	34	1.1	5.8	1	Hy S	.
<i>spinulosa</i>	90	16-12.9	315-28.9	120	34.5	1.1	5.89	.	Hy S	.
<i>cornuta</i>	1	35	.	.	24	2K	.	1	Hy En C	.
<i>rufa</i>	8	254-25.5	.	30	2	2UK	13	1	Hy H C	.
<i>Coelioxys conoidea</i>	1	306	.	.	34	1.1	8	.	(Hy)	.
<i>mandibularis</i>	2	.	129-14.9	.	2	1.1	189	1	(Hy)	.
<i>quadridentata</i>	2	116-19.6	.	8	23	3.1	16W	1	(Hy) (En)	.
<i>Megachile circumcincta</i>	1	.	206	.	23	.	16W	.	Hy En HR	.
<i>pilidens</i>	1	.	16.7	.	4	1.1	8	1	En (Hy)	.
<i>centuncularis</i>	3	196-17.8	38	59	1	3.1	1W5.8	1	Hy H	.
<i>versicolor</i>	3	.	4.7-13.9	71	2	1.1	156W10	1	Hy	.
<i>Nomada fabriciana</i>	5	9.4	11.4	.	2	3.1	9.10	2	(En)	.
<i>flavoguttata</i>	2	19.3- 9.4	.	21	2	3.1	9.10	2	(En)	.
<i>Eucera tuberculata</i>	7	27.4-19.6	.	53	45.6	1.1	15.68	1	En B	.
<i>Bombus lucorum</i>	85	46- 3.9	121	2	2	1.6	.	.	En B	s
<i>terrestris</i>	119	24- 5.9	156	2	2	1	.	.	En B	s
<i>soroensis</i>	4	16.7-31.8	46	2	3.2	1	.	.	En	s
<i>humilis</i>	51	9.6- 3.9	86	2	1.1U	1	.	.	En	s
<i>pascuorum</i>	137	9.4-26.9	170	2	3.1U	1	.	.	Hy V	s
<i>sylvarum</i>	45	11.4-21.9	163	2	1.1U	1	.	.	En B	s
<i>hortorum</i>	15	19.5-21.9	125	2	3.1K	1W	.	.	En W	s
<i>lapidarius</i>	90	9.4-12.9	156	2	2	1	.	.	En B	s
<i>hypnorum</i>	2	21.6	.	2	3.1K	1W	.	.	Hy H	s
<i>pratorum</i>	72	9.4-15.8	128	2	3.1UK	1	.	.	Hy V	s
<i>Psithyrus barbutellus</i>	8	7.7- 3.8	11.4	114	2	3.1	1	.	(En)	.
<i>bohemicus</i>	2	11.7-21.9	.	79	2	3.1	1.6	.	(En)	.
<i>vestalis</i>	4	11.7-21.9	.	72	2	U	1	.	(En)	.
<i>quadricolor meridionalis</i>	1	31.8	.	.	3	.	1W	.	(En)	.
<i>sylvestris</i>	4	11.4-26.6	24-11.4	85	23	3.1	1W	.	(Hy)	.
<i>campestris</i>	4	6.8-11.9	31.8	36	2	.	1W	.	(Hy)	.

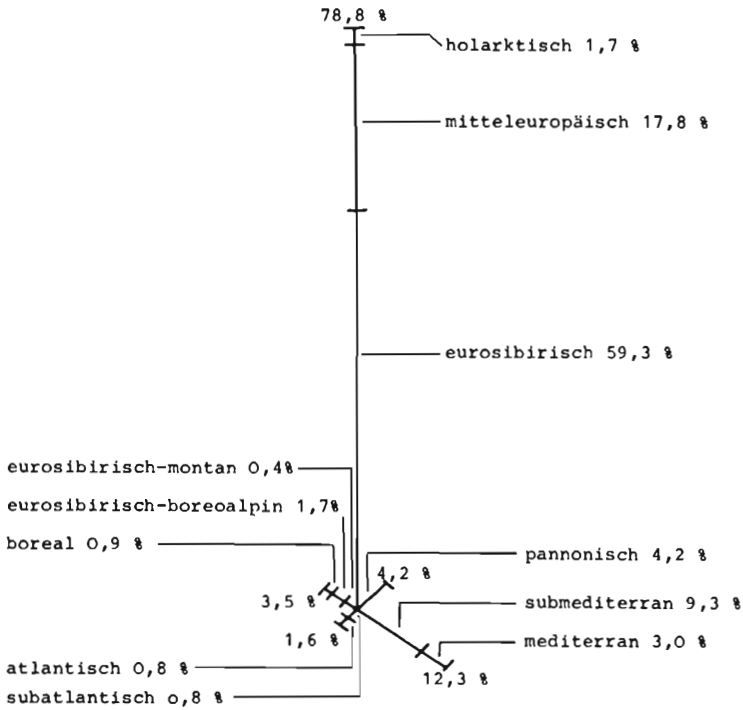


Fig. 31. Prozentuale Verteilung der Bienenarten des Untersuchungsgebietes im Hinblick auf ihre Zugehörigkeit zu bestimmten Faunenelementen.

Die Prozentanteile der Arealtypen sind nach Himmelsrichtungen orientiert; eurosibirisch-boreoalpine, eurosibirisch-montane und boreale Elemente haben eine „nördliche“, pannonische eine „östliche“, (sub-)mediterrane eine „südliche“ und (sub-)atlantische eine „westliche“ Ausrichtung. Im Zentrum befindet sich der Prozentanteil der eurosibirisch-mitteleuropäisch und holarktisch verbreiteten Arten.

Teil Vergleiche ziehen zu können. So sollte die durchgeführte Zuordnung als Vorschlag betrachtet werden, zumal die Verbreitung vieler Arten auch noch ungenügend bekannt ist. Auch ist zu betonen, daß die Angaben nur im geographischen Sinne gebraucht werden und sich keinesfalls auf die Herkunft der einzelnen Arten (die „Ausbreitungszentren“ von DE LATTIN 1957) beziehen.

Im Gebiet dominieren eindeutig Arten mit eurosibirischem und mitteleuropäischem Verbreitungsschwerpunkt (Fig. 31). Auch innerhalb der einzelnen arten- und individuenreicheren Gattungen gehören die meisten Arten diesem Verbreitungstyp an. Die Gattungen *Bombus* und *Psithyrus* repräsentieren in besonderem Maße das eurosibirische und mitteleuropäische Faunenelement, da fast alle ihrer Arten hier einzuordnen sind. Einen recht hohen Anteil haben auch Arten des submediterränen und mediterranen Verbreitungstyps (12,3 %). Bei 4,5 % handelt es sich um Arten mit pannonischer, bei 3,5 % um solche mit eurosibirisch-boreoalpiner, eurosibirisch-montaner und borealer Verbreitung (Fig. 31). Das

(sub-)atlantische Faunenelement ist mit nur sehr wenigen Arten vertreten (z.B. *Andrena angustior*).

Die Arealtypen-Spektren der Gattungen *Andrena*, *Osmia*, *Halictus/Lasioglossum* und *Bombus* lassen deutliche Unterschiede erkennen. Den größten Anteil submediterranean, mediterraner und pannonischer Elemente haben die Großgattung *Halictus/Lasioglossum* (32,7 %) und die Gattung *Osmia* (31,2 %). Atlantische oder subatlantische Elemente fehlen ihnen ganz. Die Gattung *Andrena* besitzt noch 17,6 % mediterrane, submediterrane oder pannonische Arten, die Gattung *Bombus* keine einzige.

Bei den meisten apoiden Hymenopteren-Arten des Untersuchungsgebietes handelt es sich um solche mit einem recht großen Areal. Hierbei überwiegen eindeutig die Arten der paläarktischen Region, unter diesen wiederum jene, welche die gemäßigten Bereiche Europas und Asiens besiedeln. Sie bilden den „Grundstock“ der Kaiserstühler Bienenfauna, wie STROHM (1933) es auch genannt hat. Außerdem kommen jedoch auch Arten mit anderem Verbreitungsschwerpunkt vor: Eine untergeordnete Rolle hat hierbei im Gebiet das subatlantische/atlantische und das borealpine/boreale Faunenelement; eine große Bedeutung hingegen kommt den submediterranen/mediterranen und pannonischen Arten zu.

Dieses Arealtypen-Spektrum spiegelt die spät- und postglaziale Faunengeschichte in Kombination mit der klimatischen Sonderstellung des Kaiserstuhls wider. Bereits zur Späteiszeit und frühen Nacheiszeit dürften mit den Steppenpflanzen pannonische Bienenarten aus dem südosteuropäischen Raum eingedrungen sein. Möglicherweise gab es auch schon zu diesem Zeitpunkt submediterrane Bienenarten in Mitteleuropa; darauf könnten pollenanalytische Nachweise von *Scabiosa (columbaria?)* in spätglazialen Ablagerungen deuten (LANG 1970). Diese Pflanzenart dient auch submediterranen Bienen als Nahrungsquelle.

Als Beginn der Haupteinwanderungszeit wird die Kiefern-Haselzeit im Mesolithikum angegeben (AERTS 1949). Die großen Flußtäler Rhône/Rhein und Donau haben in dieser Zeit wohl als Hauptwanderstraßen gedient (STOECKHERT 1933). Als die beiden klassischen Einwanderungswege für Mitteleuropa gelten im Südwesten die Burgundische Pforte und im Südosten die Ungarische Tiefebene. Nachdem in Mitteleuropa um 800 v. Chr. ein „Klimasturz“ stattgefunden hatte, konnten sich in der einsetzenden Buchenzeit wärmeliebende Eichen-reiche Wälder und die Vegetation waldfreier Trockenstandorte, die ehemals weiter verbreitet waren, nur noch auf Sonderstandorten halten. Diese Klimaentwicklung hat das Areal xerothermer Bienenarten – wie das vieler anderer thermophiler Organismen auch – stark eingeschränkt und sie zurückgedrängt. WARNECKE (1927) hat den Versuch gemacht, solche Relikte mit disjunkter Verbreitung unter den Lepidopteren des Oberrheingebietes zu nennen. Auch STOECKHERT (1933) weist auf den Reliktcharakter pontischer und mediterraner Bienenarten hin. Bei der Mehrzahl der südlichen und südöstlichen Bienenarten jedoch läßt sich eine Entscheidung darüber, ob sie tatsächlich Relikte der postglazialen Wärmezeit darstellen, nach LEININGER (1951) nicht treffen.

Für die submediterranen und pannonischen Bienenarten ist als Hypothese anzunehmen, daß sie sich in ihrer Phänologie entsprechend den Verhältnissen ihres Herkunfts- und Hauptverbreitungsgebietes verhalten. Sofern engere Bindungen an besondere Nektar- und Pollenquellen bestehen, ist ferner eine Bevorzugung

von Pflanzenarten des gleichen Arealtyps oder entsprechender Arten mit ähnlicher Phänologie zu erwarten. Es wird im blütenökologischen Teil zu prüfen sein, ob diese Hypothesen bewiesen werden können.

Eine arealgeographische Grobcharakterisierung der vier arten- und individuenreichsten Bienengattungen des Gebietes läßt folgende Unterschiede deutlich werden: Die Gattung *Bombus* repräsentiert mit allen ihren Arten am deutlichsten das mitteleuropäisch-eurosibirische Faunenelement. Manche Arten dringen weit nach Norden vor und finden sich sogar im arktischen Bereich (LØKEN 1973, HEINRICH 1976c, RANTA 1981, 1982). Viele Arten der Großgattung *Halictus/Lasioglossum* und der Gattung *Osmia* besiedeln zwar auch die eurosibirische Region, sie finden sich jedoch vor allem in sommerwarmen Gebieten und sind besonders artenreich im submediterranen und pannonischen Raum. Die Gattung *Andrena* nimmt eine Mittelstellung ein.

5.1.2.2 Ökologischer Verbreitungstyp

Zoogeographische Angaben lassen nur bedingt eine Aussage über die ökologische Valenz einer Art zu. Darüberhinaus ist auch leider die geographische Verbreitung der meisten aculeaten Hymenopteren-Arten nur sehr unzureichend bekannt. Ein Modell für eine ökologische Typisierung nach fünf ökologischen Verbreitungstypen, die der Bindung einzelner Arten an Habitattypen entsprechen, haben PITTIONI & SCHMIDT (1942) für die Bienen des niederösterreichischen Flachlandes vorgelegt. MÓCZÁR (1948), BENEDEK (1969) und REINIG (1970) führten diesen Typisierungsversuch fort; SCHMIDT (1979, 1980, 1981) übertrug die Typen auf einen Teil der Grabwespen Baden-Württembergs (z.B. Philanthinae, Nyssoninae und Crabronini) und WESTRICH (1980) auf die Aculeaten des Tübinger Gebietes. Die Unterteilung, die dieser ökologischen Typisierung zugrundeliegt, ist der Tabelle 17 zu entnehmen (in Anlehnung an SCHMIDT 1979).

Eine Zuordnung der im Gebiet nachgewiesenen apoiden Hymenopteren ergab die in Figur 32 dargestellte Verteilung.

Der euryök-eremophile Verbreitungstyp:

Über ein Drittel aller im Gebiet nachgewiesenen Arten (33,7 %) gehört diesem Verbreitungstyp an. Charakteristisch sind die eremophilen Arten besonders für xerotherme Südhänge (Voll- und Halbtrockenrasen) und Steppenheiden. Es ist verständlich, daß gerade dieses Element im Untersuchungsgebiet stark vertreten ist.

Der hypereuryök-intermediäre Verbreitungstyp:

Ein Fünftel der Arten ist diesem Verbreitungstyp zuzuordnen (20,5 %). Aufgrund der weiten ökologischen Valenz dieser Arten handelt es sich meist auch gleichzeitig um Kulturfolger (z.T. auch synanthrope Arten) oder Ubiquisten, so z.B. bei den im Gebiet vorkommenden Arten: *Colletes daviesanus*, *Andrena haemorrhoa*, *Osmia cornuta*, *Osmia rufa* und *Bombus terrestris*.

Tabelle 17. Eine ökologische Typisierung in 5 ökologische Verbreitungstypen.

Stenök-eremophile Arten:	Ausgesprochen xerothermophile Arten; fast stets psammophil, beschränkt auf die Sanddünengebiete der nordbadischen Rheinebene.
Euryök-eremophile Arten: a	Ebenfalls xerothermophile Arten mit jedoch nicht ganz so extrem hohem Wärmebedürfnis wie die stenök-eremophilen Arten. Sie dringen auch in warme, lichte Waldformationen (z.B. Eichen-Kiefernwälder) vor, überschreiten jedoch selten im Bergland Höhen über etwa 450 m.
Hypereuryök-intermediäre Arten: b	Arten mit weiter ökologischer Valenz, d.h. weit verbreitete und meist auch häufige Arten. Sie besitzen eine geringe Empfindlichkeit gegenüber Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen; deshalb bewohnen sie sowohl trockene als auch feuchte Biotope.
Euryök-hylophile Arten: c	Arten mit einer Bevorzugung eines mäßig kühlen, ziemlich feuchten Klimas (Talwiesen, lichte Stellen in und am Rande von Bergwäldern).
Stenök-hylophile Arten: d	Ihr Vorkommen ist beschränkt auf feuchte Gebiete, oft auch auf kalt-feuchte Gebiete in höheren Lagen; in der Ebene u.a. auch in Niedermoorgebieten anzutreffen.

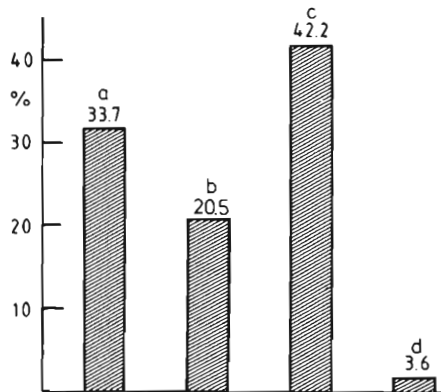


Fig. 32. Die prozentuale Verteilung der apoiden Hymenopteren-Arten auf die ökologischen Verbreitungstypen (a–d, s. Tab. 17).

Der euryök-hylophile Verbreitungstyp:

Zu diesem Typ gehört fast die Hälfte aller Arten (42,2 %). Die zahlreichen Wald-ränder, Säume, Buschgruppen, ferner die das Untersuchungsgebiet umschließen-den Waldbereiche und die in Tallage auftretenden Arrhenathereten bieten zahl-reichen hylophilen Arten günstige Bedingungen.

Der stenök-hylophile Verbreitungstyp:

Zu diesem Verbreitungstyp zählen die wenigsten Arten, so wahrscheinlich *Bom-bus soroensis* und *Andrena fucata*. Für beide ist diese Zuordnung jedoch um-

stritten. *Bombus soroensis* wird von PITTIONI & SCHMIDT (1942), MÓCZÁR (1953) und DYLEWSKA (1957) als stenök-hylophile Art bezeichnet, REINIG (1970) ordnet sie hingegen einem hypereuryök-hylophilen Verbreitungstyp zu. Auch das Vorkommen im Untersuchungsgebiet spricht wohl eher für eine weitere ökologische Amplitude im Sinne von REINIG (1970). *Andrena fucata* ist wahrscheinlich auch eher als eine euryök-hylophile Art zu bezeichnen.

Typisch stenök-hylophile Arten sind im Untersuchungsgebiet sicher nicht anzutreffen.

Den größten Anteil an euryök-eremophilen Arten haben die Gattungen *Halictus/Lasioglossum* (71,4 %) und *Osmia* (66,7 %), den geringsten die Gattungen *Andrena* (19,2 %) und *Bombus* (18,2 %). Entsprechend ist der Anteil euryök-hylophiler Arten bei den Gattungen *Andrena* und *Bombus* wesentlich höher (61,5 % und 36,3 %) als bei der Großgattung *Halictus/Lasioglossum* (7,2 %). Die Gattung *Osmia* besitzt keinen Vertreter des euryök-hylophilen Verbreitungstyps im Gebiet. Stenök-hylophile Arten treten nur bei den Gattungen *Andrena* und *Bombus* aus. Hypereuryök-intermediäre Arten sind bei allen vier Gattungen anteilmäßig gleich vorhanden.

Ein Vergleich zwischen tiergeographischer Angabe und ökologischem Verbreitungstyp einzelner Arten liefert folgendes Ergebnis: Arten des submediterranen bzw. submediterran-pannonischen Arealtyps gehören alle dem euryök-eremophilen Verbreitungstyp an. Arten des eurosibirischen Faunenelementes sind zu je einem Drittel dem euryök-eremophilen, hypereuryök-intermediären und euryök-hylophilen Typ zuzuordnen. Bei den Arten mit einer mehr mitteleuropäischen Verbreitung überwiegt der Anteil euryök-hylophiler Elemente, Arten des eurosibirisch-boreoalpinen Areals entsprechen nur dem euryök- und stenök-hylophilen Verbreitungstyp.

Die prozentuale Verteilung der apoiden Hymenopteren auf die ökologischen Verbreitungstypen entspricht genau den Ergebnissen, die auch WESTRICH (1980) für die aculeaten Hymenopteren des Tübinger Gebietes, insbesondere des Spitzbergs, fand. Der hohe Anteil euryök-eremophiler Elemente ist aus dem Landschaftscharakter beider Gebiete leicht verständlich: charakteristische Vegetationskomplexe warm-trockener Standorte mit Halbtrockenrasen, xerothermen Gebüsch- und Saum-Gesellschaften und kleinen, lichten Trockenwäldchen. Auch der gleiche prozentuale Anteil an hypereuryök-intermediären Arten läßt auf ähnliche Standortstypen schließen. Diese Artengruppe ist vor allem dort vertreten, wo der wirtschaftende und siedelnde Mensch einen starken, aber noch nicht monotonisierenden Einfluß auf die Landschaftsstruktur ausübte und synanthropen Arten (PETERS 1960, POVOLNY 1962, TISCHLER 1973) und Kulturfolgern (POVOLNY 1963), oft auch Ubiquisten, reiche Lebensbedingungen bot. Es handelt sich um Arten, die durch den Menschen gefördert wurden (hemerophile Arten), die inzwischen jedoch durch Habitatschwund, Biozideinsatz u.ä. auch zurückgehen und nunmehr pseudohemerophob (ZOLLER 1954) sind.

Auch der euryök-hylophile Verbreitungstyp ist im Kaiserstuhl und im Tübinger Gebiet annähernd gleich stark vertreten. WESTRICH (1980) erklärt dies für das zuletztgenannte Gebiet mit der Nähe zu Schwarzwald und Alb. Die das Untersuchungsgebiet am „Scheibenbuck“ umgrenzenden Waldbereiche und die in

den frischeren Tallagen ausgebildeten Arrhenathereten bieten für viele dieser euryök-hylophilen Arten zweifellos günstige Lebensbedingungen. Es kommt ferner hinzu, daß es neben der standörtlichen Einnischung einer Art eines bestimmten ökologischen Verbreitungstyps auch eine jahreszeitliche gibt, die die standörtliche verstärken (etwa bei Sommertieren an warm-trockenen Habitaten) oder auch abschwächen kann. Wenn zu Beginn des Jahres noch „frischere“ Klimabedingungen vorherrschen, kann eine euryök-hylophile Frühlingsart auch in einem Halbtrockenrasen überleben.

Für die Diskussion und die Beweisführung in dieser Arbeit wird von der „relativ starken Konstanz der ökologischen Valenz einer Art“ ausgegangen; auf diese Voraussetzung gründen auch viele Autoren historisch-zoogeographischer Arbeiten ihre Überlegungen (s. z.B. DE LATTIN 1967). Diese Annahme geht davon aus, daß sich z.B. eine eremophile Art mit zahlreichen Sonderanpassungen an ihren xerothermen Lebensraum nicht in einem kurzen Zeitraum ihrer Stammesgeschichte zu einer hylophilen Art entwickeln kann. Auch das in der Paläontologie verwandte und auf andere naturwissenschaftliche Disziplinen übertragbare *Aktualitätsprinzip* legt die relative ökologische Konstanz der Arten zugrunde. Hierbei können etwa Funde fossiler Pflanzen und Tiere, die in ihrer Morphologie und Anatomie rezenten Arten entsprechen, als „Thermometer der Vergangenheit“ dienen (s. WILMANN 1978).

Innerhalb des Verbreitungsgebietes einer Art muß ebenfalls ein einheitliches ökologisches Verhalten ihrer Populationen vorausgesetzt werden (s. dazu auch REINIG 1970). Tatsächlich gibt es jedoch zahlreiche Beispiele, die dieser Forderung scheinbar widersprechen, was z.B. WESTRICH (1980) dazu veranlaßte, die „ökologische Konstanz einer Art“ anzuzweifeln. Ein Grund liegt einerseits in der Tatsache, daß sich unter den Konkurrenzbedingungen in einer Biozönose bei einer Art „ökologische“ und „physiologische“ Konstitution, „autökologisches“ und „synökologisches“ Optimum nicht decken (WILMANN 1978), andererseits in dem Umstand, daß viele Arten geographische Unterarten bilden, die sich ökologisch verschieden verhalten (Ökotypen). Für diesen Fall, bei dem die einzelnen Arten in der Regel auch ein sehr großes Verbreitungsgebiet besitzen, erscheint es sinnvoller, eine ökologische Interpretation nur auf der taxonomischen Ebene der Unterart durchzuführen.

Da in der Regel die ökologische Valenz einer Art in kausalem Zusammenhang mit ihrer arealgeographischen Verbreitung steht, ist die vorwiegend submediterrane und pannonische Zugehörigkeit der euryök-eremophilen Arten und die eurosibirische und boreoalpine Verbreitung der euryök-hylophilen Arten einsichtig. Der dennoch hohe Anteil an euryök-eremophilen Elementen im eurosibirischen Faunenelement wird leicht aus der Tatsache verständlich, daß auch die boreomeridionale Gürtelzone genügend primäre Trockenstandorte aufweist. Auch die Verbreitung zahlreicher xerothermophiler *Festuco-Brometea*-Arten in mehreren Vegetationsgürteln findet hierin eine Erklärung. Der hohe Anteil der hypereuryök-intermediären Arten am eurosibirischen Faunenelement liegt darin begründet, daß es sich hier meist um Arten mit einer sehr großen ökologischen Amplitude handelt, die sowohl trockene als auch feuchte Habitate an-

nehmen. Diese genannten Zusammenhänge lassen auch leicht die unterschiedliche Zusammensetzung des ökologischen Verbreitungstypen-Spektrums der Gattungen *Andrena*, *Halictus/Lasioglossum*, *Osmia* und *Bombus* verstehen. Die Gattungen mit dem größten Anteil submediterrän und pannonisch verbreiteter Arten und entsprechend geringerem Anteil eurosibirischer Elemente weisen gleichzeitig auch die meisten euryök-eremophilen Arten auf (*Halictus/Lasioglossum* und *Osmia*), die mit dem größten Anteil eurosibirisch und subatlantisch verbreiteter Arten (*Andrena* und *Bombus*) die meisten euryök-hylophilen Arten.

5.1.2.3 Habitatzugehörigkeit

Die im Naturschutzgebiet „Scheibenbuck“ festgestellten Bienenarten ließen sich nach der Literatur zehn verschiedenen Standortstypen zuordnen (Tab. 18; s. ausführlich KRATOCHWIL 1983a). Drei Habitattypen kommt hierbei eine besondere Bedeutung zu: bei 36,1 % handelt es sich um typische Arten der Magerrasen, bei 24,6 % um Halbtrockenrasen-Arten und bei 20,6 % um Arten von Fettwiesen. Etwa zwei Drittel aller Bienenarten des Untersuchungsgebietes haben also schwach oder nur sehr schwach gedüngte Grasfluren der *Festuco-Brometea* als typischen Lebensraum. Nur 20 % sind Arten der Wirtschaftswiesen, ausschließliche Waldarten fehlen hingegen. Viele der Bienenarten kommen jedoch nach der Literatur nur vor, wenn Wald in der Nähe ist. Waldränder und Wälder haben eine besondere Bedeutung als Nistautotope.

Stellt man dem Habitat einzelner Bienenarten den jeweiligen ökologischen Verbreitungstyp gegenüber, so zeigt sich, daß in Halbtrockenrasen eindeutig die euryök-eremophilen Arten und in Fettwiesen die euryök-hylophilen Arten dominieren. In Magerrasen i.w.S. sind die euryök-eremophilen und euryök-hylophilen in einem etwa gleichen Verhältnis vorhanden.

Den meisten bisher vorliegenden Bestandsaufnahmen von Bienenfaunen einzelner Gebiete mangelt es an einer klaren Biotopbeschreibung. Zum Teil sind die Gebiete so großflächig und hinsichtlich ihrer Biotopstruktur so heterogen, daß kaum Aussagen über die Monotopbindung einzelner Arten möglich sind. Die

- Magerrasen i.w.S.	36,1 %
davon in Waldnähe	8,3 %
- Mesobrometum	24,6 %
- Fettwiese	20,6 %
davon in Waldnähe	7,4 %
- Ruderalfläche	4,3 %
- aufgelassener Weinberg	3,8 %
- Steppenheide-Wald	3,2 %
- Steppenheide	2,1 %
- Asperulo-Fagetum	2,1 %
- Xerobrometum	1,8 %
- Luzulo-Quercetum	1,4 %

Tabelle 18. Zugehörigkeit der im „Scheibenbuck“ festgestellten apoiden Hymenopteren-Arten zu verschiedenen Standortstypen in anderen Gebieten (nach Literatúrauswertung).

exakte Beschreibung eines Gebietes sollte durch eine pflanzensoziologische Bestandsaufnahme erfolgen. Sie bietet die genauesten Aussagen über die floristische Zusammensetzung, über die Struktur der Phytozönose u.a., gibt damit auch über die Zusammensetzung und Verteilung der Nahrungsressourcen für phytophage Tierarten Auskunft und kann als Bezugseinheit für Vergleiche dienen. Aussagen über die Entstehung und die Weiterentwicklung der Pflanzengesellschaften sind auf der Basis pflanzensoziologischer Untersuchungen oft sehr gut möglich.

Es ist verständlich, daß einige Autoren (z.B. MÜHLENBERG 1982, WEITZEL 1982) eine pflanzensoziologische Bestandsaufnahme bei ökologischen Untersuchungen generell nur gering einschätzen. Hier muß sicherlich differenziert werden: Je weiter man sich von der Produzentstufe und der Konsumentenstufe I in einem Ökosystem entfernt, desto komplizierter werden die Zusammenhänge Zoo-/Phytozönose, so daß die Abhängigkeiten bei blütenökologischen Untersuchungen sicherlich klarer sind als z.B. bei der Analyse carnivor lebender Käfer. Dies liegt jedoch an unserem Unvermögen, kompliziertere Ökosysteme vollständig aufzuschlüsseln. Auch bei Untersuchungen, wo die Abhängigkeiten Phyto-/Zoozönose nur undeutlich sind, sollte jedoch die pflanzensoziologische Bestandsaufnahme zur exakten Beschreibung verwendet werden; diese nur ermöglicht Vergleiche mit anderen Gebieten.

Trotz der vagen Biotopzuordnungen wurde versucht, die Literaturangaben (z.B. WOLF 1956) auszuwerten. Die Ergebnisse seien im folgenden diskutiert.

In der Regel fehlen Wildbienen in der intensiv bewirtschafteten Landschaft. Nur wenige Arten kommen in stark gedüngten und daher Kräuter-armen Wirtschaftswiesen vor. Bevorzugt werden extensiv bewirtschaftete Rasengesellschaften, so z.B. die schwach oder nicht gedüngten *Festuco-Brometea*-Gesellschaften aber auch magere Ausbildungen von Gesellschaften des Wirtschaftsgrünlandes. Der häufig in der Literatur zur Charakterisierung verwendete Ausdruck „Magerrasen“ umfaßt eine sehr breite Amplitude, da sowohl trockene als auch frische und feuchte Gesellschaften in diese Kategorie fallen. Dennoch sei auch diese Zuordnung mit in die Auswertung aufgenommen, da besonders gut zum Ausdruck kommt, daß eine vielfältige Bienenfauna nur extensiven menschlichen Einfluß verträgt. Der Schwerpunkt des Vorkommens vieler Bienenarten in solchen Rasengesellschaften ist leicht erklärbar:

- a) Die Krautschicht ist lückig und enthält vegetationsfreie Stellen, die als Nistautotope Bedeutung haben.
- b) Das Blumenangebot ist groß, und es gibt keinen sehr starken Einschnitt durch Mahd, da nur unregelmäßig oder kleinflächig und zeitlich versetzt gemäht wird.

Dennoch scheint häufig der Nistautotop der limitierende Faktor für das Vorkommen zahlreicher Bienenarten zu sein. Der Hinweis für viele Bienenvorkommen: „nur in Waldnähe“ läßt vermuten, daß die Nistbedingungen für endogäische Bienenarten (s. Kap. 5.1.2.4) in Rasen und Wiesen oft ungenügend sind und ein nahe gelegener Waldrand mit vegetationsfreien Stellen die gewünschten Nistplätze in größerer Zahl bietet. Eine Bindung an einen Wald(rand)-Standort ist bei den hypergäisch im Holz nistenden Bienenarten (z.B. die der Gattung *Hylaeus*) leicht verständlich. Wald und Waldränder mit Säumen und Gebüschgesellschaften stellen Nist-, zum Teil auch Nahrungsautotope dar, Rasenstandorte dienen hingegen oft nur als Nahrungsautotop. Die Ansprüche, die die verschiedenen Arten an das Nistsubstrat stellen, sind sowohl bei den hypergäisch als auch besonders bei den endogäisch nistenden Bienenarten sehr verschieden (s. z.B. HAESELER 1972).

Die Frage der Habitatbindung der im Gebiet vorkommenden Arten ist kaum zu klären, zumal viele Angaben in der Literatur nur mit Vorbehalt übernommen werden können, von der Frage der richtigen Determination der Arten schwieriger Gattungen bei den apoiden Hymenopteren ganz abgesehen. Als eurytop (= Vorkommen in mehreren Habitattypen) können mit Sicherheit viele *Bombus*-Arten und viele soziale *Halictus*- und *Lasioglossum*-Arten bezeichnet werden, da sie auch hinsichtlich ihres Nahrungsspektrums besonders flexibel sind. Der für viele Bienenarten angegebene Habitattyp deckt sich in den meisten Fällen mit dem ökologischen Verbreitungstyp nach PITTIONI & SCHMIDT (1943). Darüberhinaus beweist der Vergleich: Habitattyp/ökologischer Verbreitungstyp die ungenügende Aussagekraft der Charakterisierung „Magerrasen“, in dem euryökremophile und hylophil-euryöke Arten in etwa gleichem Verhältnis vorkommen.

5.1.2.4 Nistweise

Nach der Lage der Nester im oder über dem Boden werden zwei Nisttypen unterschieden:

- a) der endogäische Nisttyp
- b) der hypergäische Nisttyp.

Während sich bei der endogäischen Nistweise die Nester im Boden befinden, gibt es bei der hypergäischen Nistweise eine Vielzahl verschiedener Nistmöglichkeiten (nach FRIESE 1926, STOECKHERT 1933, NIELSEN 1933, HAESELER 1972):

- a) Nester in Fugen und Spalten von Hauswänden und Mauern (z.B. Weinbergsmauern)
- b) Nester in totem Holz (Baumstubben, Pfähle, Äste), in dünnen Pflanzstengeln, in Fraßgängen holzbewohnender Insekten oder zuweilen auch in selbstgebauten Gängen. Soziale Arten wie *Bombus hypnorum* nutzen oft auch Hohlräume in Vogelnistkästen oder unter Dächern, oder sie nisten in hohlen Baumstümpfen.
- c) Nester in der unteren Krautschicht am Erdboden (z.B. *Bombus pascuorum*) oder an Zweigen von Sträuchern
- d) Nester an oder in Steilwänden
- e) Nester in Schneckenhäusern.

Eine Aufschlüsselung der Arten nach unterschiedlichen Nisttypen (die parasitierenden Arten wurden nicht berücksichtigt) brachte folgendes Ergebnis: Fast 80 % der im Gebiet vorkommenden Bienenarten besitzen eine endogäische Lebensweise. Die meisten dieser Arten haben höchstwahrscheinlich auch im Gebiet selbst ihren Nistplatz. Eine einheitlich endogäische Nistweise zeigen alle *Andrena*- und *Halictus/Lasioglossum*-Arten. Nur 20 % aller im Untersuchungsgebiet vorkommenden Bienenarten nisten hypergäisch. Bei ihnen überwiegen nach Artenzahl die Holznister; hierzu gehören z.B. die Vertreter der Gattungen *Hylaeus* und *Chelostoma*. Innerhalb der hypergäisch nistenden Arten haben nach Individuenzahlen den größten Anteil die in Schneckenhäusern nistenden Vertreter der Gattung *Osmia* (*O. aurulenta*, *O. rufobirta* und *O. spinulosa*) und die in der unteren Krautschicht am Erdboden nistenden Hummelarten *Bombus pratorum* und *B. pascuorum*.

Der hohe Anteil von endogäischen Arten steht in Zusammenhang mit den günstigen Nistbedingungen, die vor allem das lückige *Mesobrometum* im oberen Teil der Fläche bietet. Eine weitere Sukzession wird in den trockenen Bereichen des *Mesobrometums* (*Mesobrometum globularietosum*) kaum zu einer Verdichtung der Vegetationsdecke führen, wohl aber im *Mesobrometum primuletosum* und im *Arrhenatheretum*. Eine fortschreitende Sukzession schränkt in diesem Bereich die Nistmöglichkeiten für endogäische Arten ein, sie erhöhen sich aber durch die Zunahme von Stauden und Sträuchern für hypergäische Arten.

Arealgeographische Zugehörigkeit und Nistweise stehen bei den einzelnen Bienenarten in einem kausalen Zusammenhang. Weltweit gesehen finden im Boden nistende Arten besonders in (semi-)ariden Gebieten – ein ausreichendes Nahrungspflanzen-Angebot vorausgesetzt – zuzugende Bedingungen. Hier erreichen auch die solitären Arten ihre höchsten Artenzahlen (MALYSHEV 1936, MICHENER 1978 zit. nach HEITHAUS 1979). Sowohl die Tropen als auch die nördlichen Breiten bieten für Bodennister keine günstigen Bedingungen: in den Tropen sind es die zu große Feuchtigkeit und die geringe Festigkeit der Böden, im borealen und arktischen Bereich dürften Dauerfrostböden als Nisthabitate ebenfalls ausscheiden. Vor allem hypergäische Vertreter sozialer Bienenarten und hier besonders die vom Nistautotop her flexiblere Gattung *Bombus* einschließlich ihres „Kuckucks“ *Psithyrus* sind besonders in den nördlichen Breiten häufig (60°–65°); (FRIESE 1895 ff., SLADEN 1912). Auch die hypergäisch nistenden Colletiden (*Hylaeus*) und Megachiliden (*Osmia*, *Heriades*) können im Norden vorkommen, weniger jedoch die endogäisch nistenden Arten der Gattung *Andrena*. Dennoch sind die sozialen Vertreter nicht nur auf die kalt-gemäßigten Breiten beschränkt, auch in den Tropen gibt es zahlreiche soziale Arten (*Trigona*, *Melipona*).

5.1.3 Phänologie

5.1.3.1 Allgemeines

Apoide Hymenopteren kommen in höheren Artenzahlen in den Monaten April bis September vor. Ein Aktivitätsmaximum erreichen sie im Juni, Juli und August (Fig. 33).

Da nahezu alle apoiden Hymenopteren-Arten ausgesprochen heliophil, thermophil oder xerophil sind, ist die Phänologie und Aktivität dieser Insektengruppe in besonderem Umfang vom Jahresgang der Temperatur und von der Sonnenscheindauer abhängig (HAESELER 1972). So ist es auch verständlich, daß die meisten Arten ihr Maximum in den wärmsten Monaten Juni, Juli und August haben. Mit witterungsbedingten Aktivitätsschwankungen im Vergleich der Jahre muß gerechnet werden. Insbesondere im Frühjahr läßt sich ein Zusammenhang zwischen vorherrschenden Witterungsverhältnissen und vorhandener Artenzahl gut aufzeigen. Dies soll im folgenden am Beispiel des Monats April der Jahre 1979 und 1980 näher dargelegt werden: Die ungünstigen Witterungsbedingungen im April 1979 führten zu einer geringeren Arten-Aktivität (14 Arten) als in den darauffolgenden Jahren (21 und 23 Arten); Tab. 19.

Eine plötzlich im Frühjahr einsetzende Temperaturzunahme in Verbindung mit geringen Niederschlägen und einem Anstieg der Sonnenscheindauer äußerte sich bei denjenigen Arten, die als Imagines überwintern, in einer spontanen Schlupfreaktion und damit in einer deutlichen Aktivitätszunahme. Obwohl im April 1979 ein Temperaturanstieg von der 1. zur 2. und 3. Dekade erfolgte, ist offensichtlich die Zunahme an Niederschlägen (9,4 mm in der 1. Dekade, 32,0

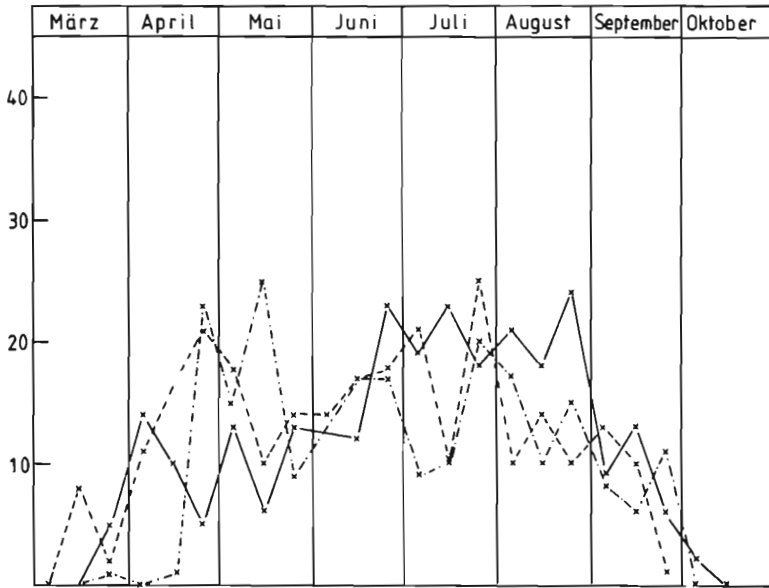


Fig. 33. Anzahl der apoidea Hymenopteren-Arten pro Dekade im Jahresverlauf: 1979 —, 1980 ---, 1981 - · - · -.

mm und 21,5 mm in der 2. und 3. Dekade) und der deutliche Rückgang der Sonnenscheindauer (56,3 Stunden in der 1. Dekade, 31,3 Stunden in der 3. Dekade) für die Abnahme der Artenzahl verantwortlich. Anders lagen die Verhältnisse im April 1980: Günstige Witterungsbedingungen (Zunahme der Temperatur von der 1. zur 2. Dekade um 3 °C im Durchschnitt, deutliche Abnahme der Niederschläge und Zunahme der Sonnenscheindauer) führten zu einem merklichen Anstieg in der Artenzahl, die, obwohl sich die Bedingungen mit Ausnahme der Temperatur in der 3. Dekade wieder verschlechterten, dennoch eine weitere Erhöhung der Artenzahl bewirkten.

5.1.3.2 Die Flugzeiten der apoidea Hymenopteren (Gattungsniveau)

Die verschiedenen apoidea Hymenopteren-Gattungen zeigen hinsichtlich ihrer Aktivitätszeiten eine deutliche jahreszeitliche Staffelung (Fig. 34). Dies gilt in besonderem Umfang für die von ihren Abundanzen her im Gebiet dominierenden Gattungen *Andrena* (Aktivitätsmaximum Ende April), *Halictus/Lasioglossum* (Aktivitätsmaximum Ende Juni bis Anfang August) und *Osmia* (Aktivitätsmaximum Mitte Mai).

Die zeitliche Staffelung der Aktivitätszeiten der im Gebiet vorkommenden Bienen-Gattungen kann nur als ein Produkt selektiver Prozesse verstanden werden. Hierbei kommt dem Wettbewerb um das begrenzte Nahrungsangebot eine Schlüsselrolle zu.

Tabelle 19. Witterungsverhältnisse im Monat April für die Jahre 1979, 1980 und 1981 (s. auch Kap. 2.3) und die in diesem Monat pro Jahr festgestellte Bienen-Artenzahl (Fig. 33).

Jahr	Temperatur	Niederschlag	maximale Bienenarten-Zahl
1979	8,5°C (gering)	62,9 mm (hoch)	14 Arten
1980	8,5°C (gering)	44,3 mm (etwa Durchschnitt)	21 Arten
1981	10,5°C (hoch)	18,4 mm (gering)	23 Arten
∅	9,1°C	41,9 mm	19 Arten

		1. Dekade	2. Dekade	3. Dekade
1979	<u>Temperatur</u> Tagesdurchschnitt/ Dekade	6,8° C	9,5° C	8,5°C
	<u>Niederschlag</u> Gesamtmenge/ Dekade	9,4 mm	32,0 mm	21,5 mm
	<u>Sonnenscheindauer</u> Gesamtmenge/ Dekade	56,3 Std.	49,6 Std.	31,3 Std.
	<u>Artenzahl</u>	14	10	5
		1. Dekade	2. Dekade	3. Dekade
1980	<u>Temperatur</u> Tagesdurchschnitt/ Dekade	6,2°C	9,3°C	8°C
	<u>Niederschlag</u> Gesamtmenge/ Dekade	15,1 mm	2,7 mm	26,5 mm
	<u>Sonnenscheindauer</u> Gesamtmenge/ Dekade	45,2 Std.	79,2 Std.	46,4 Std.
	<u>Artenzahl</u>	11	17	21

Auch die Gattung *Bombus* muß in diesem Zusammenhang mitberücksichtigt werden, obwohl ihre Vertreter ein sehr weites Sammelareal haben können und somit nicht als „biotopständig“ zu betrachten sind. Sie besuchen zwar in unterschiedlichem Ausmaß und auch zu recht verschiedenen Zeiten im Jahr das Untersuchungsgebiet, haben jedoch eine große Bedeutung für die Bestäubung zahlreicher Pflanzenarten und dadurch auch einen gewissen se-

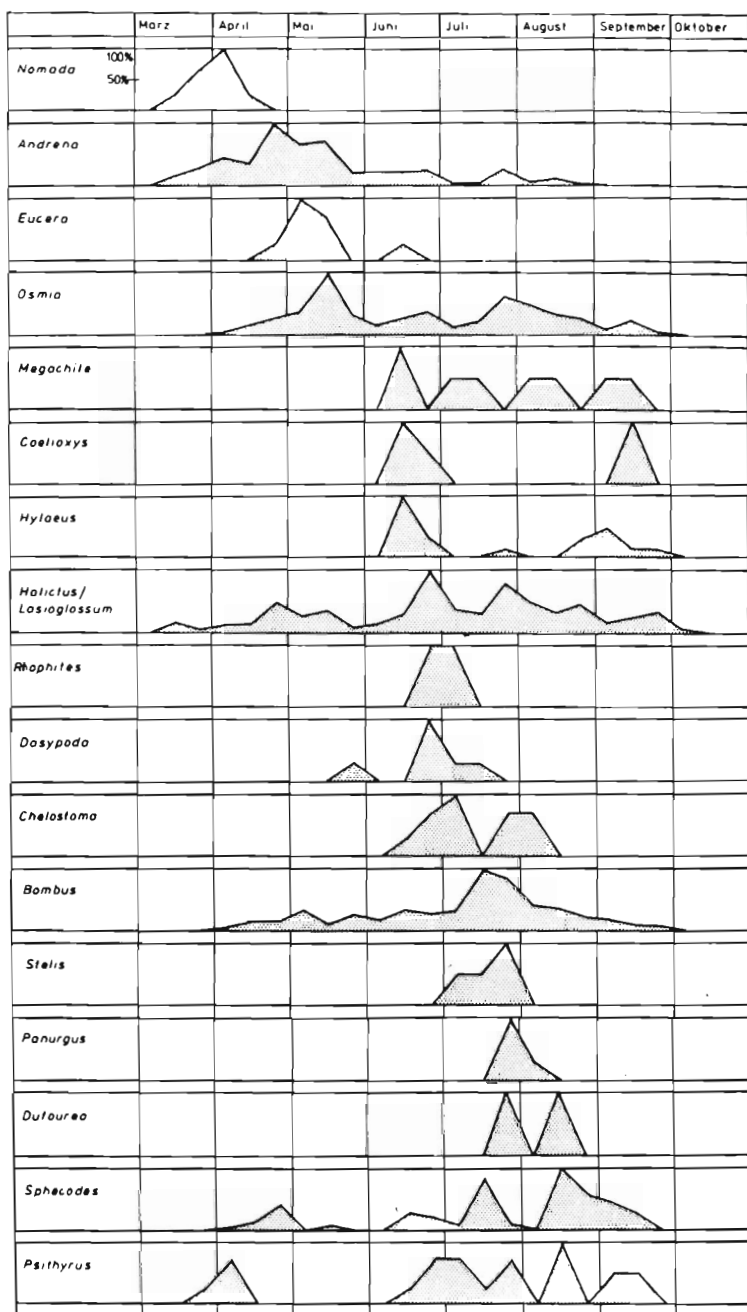


Fig. 34. Phänologie der Blütenbesuchs-Aktivität der im Untersuchungsgebiet vorkommenden apoiden Hymenopteren-Gattungen; maximal in den Jahren in einer Dekade erreichte Blütenbesuchs-Häufigkeit pro Gattung = 100 %; Summenkurven der Jahre 1979–1981. Miteingearbeitet sind in die phänologische Auswertung die Farbschal-Fänge von 1981 (559 Individuen; KLEIN 1981).

lektierenden Einfluß auf deren Phänologie. Bei den Vertretern aller anderen Gattungen befinden sich Nistplatz und Nahrungsautotop entweder auf der Fläche selbst oder in unmittelbarer Umgebung.

Im Gebiet lassen sich drei mehr oder weniger gut voneinander abgrenzbare „Aktivitätsschübe“ verschiedener Bienengattungen feststellen, die analog zu den Blumenwellen der Vegetation Zeitpunkte im Jahr darstellen, an denen Insektentaxa, hier die Gattungen der apoiden Hymenopteren, aspektbestimmend sind:

- a) Frühlingsaspekt („Welle“ der solitären Arten)
- b) Sommeraspekt („Welle“ der solitären, hemisozialen und sozialen Arten)
- c) Hochsommeraspekt („Welle“ der parasitierenden Arten).

Für den Frühlingsaspekt sind besonders die Gattungen *Andrena* (Aktivitätsmaximum Ende April) und *Osmia* (Aktivitätsmaximum Mitte Mai) charakteristisch. Daß gerade diese beiden Gattungen so früh im Jahr erscheinen, hängt mit der Individualentwicklung ihrer Arten zusammen. Sie überwintern nicht im Larvenstadium wie viele andere Solitärbiene, sondern durchlaufen noch vor Einbruch des Winters alle Entwicklungsstadien bis zum Adulttier, verbleiben den Winter über im Schutz des Nestes noch im Boden und schlüpfen dann zeitig im Frühjahr aus. Die Arten der Gattung *Nomada*, die *Andrena*-Arten parasitieren, fliegen zur selben Zeit. Die auf *Andrena* folgende Gattung *Eucera* hat im Gebiet nur einen Vertreter (*Eucera tuberculata*); diese Langhornbiene ist mit den langen Fühlern ein besonders auffälliger Blütenbesucher.

Ein Vorsommeraspekt fehlt im Gebiet. Auch die Bienen haben ein „phänologische Lücke“ im Juni, die aus den botanischen Daten verständlich wird: Es gibt hohe Artenzahlen blühender Pflanzen, aber eine nur geringe Blumendichte. Zu dieser Zeit treten nur individuenarme Gattungen im Gebiet auf: Neben der Gattung *Hylaeus* fliegt *Megachile* und ihr Parasit *Coelioxys*. Vielleicht entgeht *Megachile* so dem Konkurrenzdruck der individuenreicheren Gattungen des folgenden Sommeraspekts.

Der Sommeraspekt wird besonders durch soziale Arten bestimmt. Hier erreicht die Großgattung *Halictus/Lasioglossum* ihre höchste Individuendichte. Sie ist zu einer Zeit im Jahr hauptaktiv (Juli), an dem auch das Blumenangebot ein Maximum erreicht. Viele der solitären Arten scheinen aufgrund des Konkurrenzdruckes solcher individuenreicher Arten „gezwungen“ zu sein, ihre Aktivitätszeit auf andere Monate zu verlegen. Nur Gattungen mit körpergroßen Arten können sich anscheinend in dieser Zeit halten (*Dasypoda*, *Chelostoma*).

Der Hochsommeraspekt ist besonders durch sozialparasitierende Arten gekennzeichnet; so die Gattung *Psithyrus*, die an *Bombus*, und die Gattung *Sphecodes*, die vorwiegend an *Halictus/Lasioglossum* parasitiert.

Tritt die Gattung *Bombus* im Gebiet auf, so bestimmt sie entweder den Frühlings- oder den Sommeraspekt mit.

In bezug auf den Zeitpunkt ihres Aktivitätsmaximums verhielt sich im Vergleich der drei Jahre die Gattung *Osmia* am konstantesten (Maximum zweite Mai-Dekade). Eine geringe jährliche Variation zeigte die Gattung *Andrena* (Aktivitätsmaximum erste Dekade April bis erste Dekade Mai); größere jährliche Un-

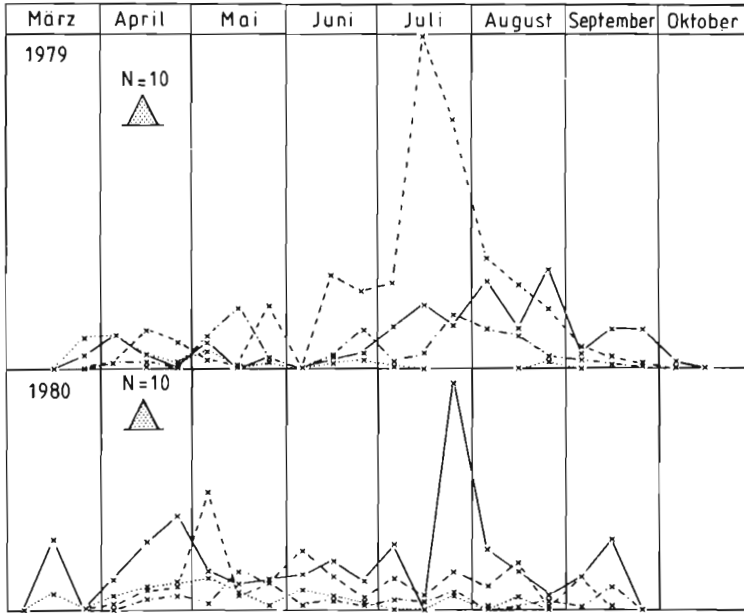


Fig. 35. Jahreszeitliche Verteilung der Individuendichte der Gattungen *Andrena* (x ··· x), *Osmia* (x - · - · x), *Halictus/Lasioglossum* (x — x) und *Bombus* (x - - - x) im Vergleich der Jahre 1979 und 1980.

terschiede kennzeichneten hingegen die Großgattung *Halictus/Lasioglossum* (dritte Dekade Juni bis dritte Dekade August).

Sehr große jährliche Fluktuationen bei der Gattung *Bombus* (1979 Maximum zweite Dekade Juli, 1980 und 1981 erste und zweite Mai-Dekade) lassen eine zeitliche Einordnung in die gestaffelte Abfolge der anderen Gattungen nicht zu.

In den Jahren 1979 und 1980 gab es bei *Halictus/Lasioglossum* und *Bombus* besonders große Abweichungen in den Individuenzahlen. 1979 erreichte von allen apoiden Hymenopteren die Gattung *Bombus* die höchste Individuendichte in der zweiten Dekade des Juli, 1980 die Großgattung *Halictus/Lasioglossum* in der dritten Dekade des Juli (Fig. 35). Eine Zunahme der Individuendichte der Gattung *Bombus* korreliert anscheinend mit einer Abnahme der der Großgattung *Halictus/Lasioglossum*. Die Gattung *Osmia* war 1979 mit höheren Individuenzahlen im Gebiet vertreten als 1980, die Gattung *Andrena* zeigte kaum größere Schwankungen zwischen den Jahren (Fig. 35). Große jährliche Unterschiede im Zeitpunkt des Aktivitätsmaximums können verschiedene Ursachen haben; dies sei im folgenden erläutert:

Bei der Gattung *Bombus*, deren Arten ein großes Flug- und Sammelgebiet abdecken, lassen sich die beiden sehr stark variierenden Aktivitätszeitpunkte der Jahre 1979 und 1980 auf eine jahreszeitlich unterschiedlich große Sammelintensität im Gebiet zurückführen. Anders verhält es sich mit Arten, die im Gebiet oder in unmittelbarer Umgebung ihren Nistplatz haben, das Untersuchungsgebiet

aufgrund der geringen Größe ihres Flugareals, ihres „home range“, also kaum verlassen.

Je stärker eine Art an eine spezifische Nahrungsquelle gebunden ist und je zeitlich begrenzter diese zur Verfügung steht, um so genauer muß die phänologische Synchronisation mit dieser sein; somit dürfen Arten mit einem höheren Stenanthiegrad nur geringe Abweichungen in ihrem jährlichen Aktivitätszeitpunkt zeigen. Da diese Arten (i.d.R. individuenarm) kaum mit Konkurrenten zu rechnen haben, ist ihre Aktivitätsdichte nur in geringem Umfang von solchen abhängig. Gleiche Witterungsbedingungen, Nahrungsmengen und Populationsgröße vorausgesetzt, darf nicht mit großen Aktivitätsunterschieden im Vergleich der Jahre gerechnet werden.

Nahrungsgeneralisten sind zeitlich weniger festgelegt. So zeigen im Vergleich der Jahre die sozialen Arten der Großgattung *Halictus/Lasioglossum* größere Unterschiede in bezug auf den jährlichen Aktivitätszeitpunkt. Auch aufgrund ihrer größeren Individuenzahlen und des breiteren Nahrungspflanzen-Spektrums, das sie nutzen, ist ihre Aktivitätsdichte in höherem Maße von der im Gebiet vorherrschenden Konkurrenzsituation abhängig. Die niedrige Blütenbesuchs-Aktivität von *Halictus/Lasioglossum* im Jahr 1979 könnte – wie bereits erwähnt – mit der Konkurrenzüberlegenheit der Gattung *Bombus* zusammenhängen. Die geringen jährlichen Schwankungen bei der Gattung *Andrena* und der in den Jahren fast völlig identische Aktivitätszeitpunkt der Gattung *Osmia* lassen sich als Produkt co-evolutiver Prozesse verstehen und als Synchronisation mit der Phänologie bestimmter Nahrungspflanzen interpretieren.

Nach der Variation des Aktivitätszeitpunktes im Vergleich mehrerer Jahre kann ein zeitlich stärker festgelegter Blütenbesucher-Kreis im Frühjahr (*Andrena* und *Osmia*) von einem zeitlich stärker variierenden Blütenbesucher-Kreis mit größerer Populationsdynamik im Sommer (soziale Arten von *Halictus/Lasioglossum*) unterschieden werden. Die Gattung *Bombus* läßt sich infolge ihrer Vagilität nicht in dieses System miteinbeziehen.

5.1.3.3 Die Staffelung der Flugzeiten (Artniveau)

Die markanteste zeitliche Staffelung ihrer Flug- bzw. Blütenbesuchs-Aktivität im Jahresverlauf hatten die Vertreter der Gattung *Andrena* (Fig. 36). In keinem Fall teilte eine *Andrena*-Art mit mehr als zwei anderen Arten ihr Aktivitätsmaximum. Die Flugzeit der *Andrena*-Arten war zeitlich eng begrenzt; sie betrug im Durchschnitt nur 34 Tage.

Die Gattung *Andrena* fliegt zu einer Zeit im Jahr, in der auch das potentielle Nahrungsangebot die deutlichste phänologische Staffelung zeigt und sich die kurzen Blühzeiten der einzelnen Pflanzenarten nicht so stark überlappen. Die ebenfalls kurze Flugzeit und das zu dieser Jahreszeit noch geringe Blumenangebot „zwingt“ die einzelnen *Andrena*-Arten, sich auf ein enges Pflanzenarten-Spektrum zu beschränken.

Warum sind nun gerade die Flugzeiten der *Andrena*-Arten zeitlich so deutlich gestaffelt? Diese Frage ist für monovoltine Arten leichter zu beantworten als für bivoltine. Da es sich um sehr individuenarme Arten handelt, scheidet Konkurrenzvermeidung wahrscheinlich aus. Es ist jedoch bekannt, daß viele monovolti-

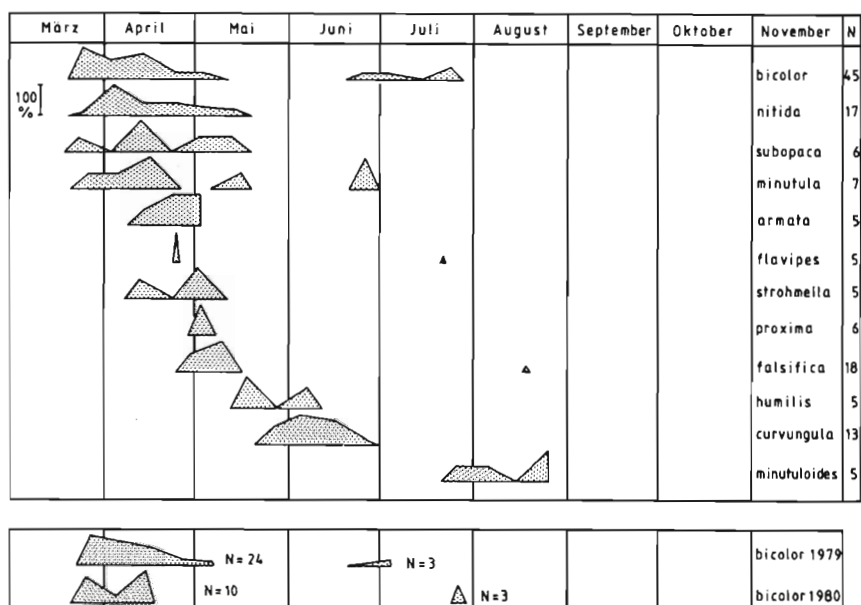


Fig. 36. Jahreszeitliche Staffelung einiger *Andrena*-Arten; N = Anzahl der dieser Phänologie zugrunde liegenden Individuen; maximal von einer Art in einer Dekade erreichte Individuenzahl = 100 %; Summenkurven 1979–1981.

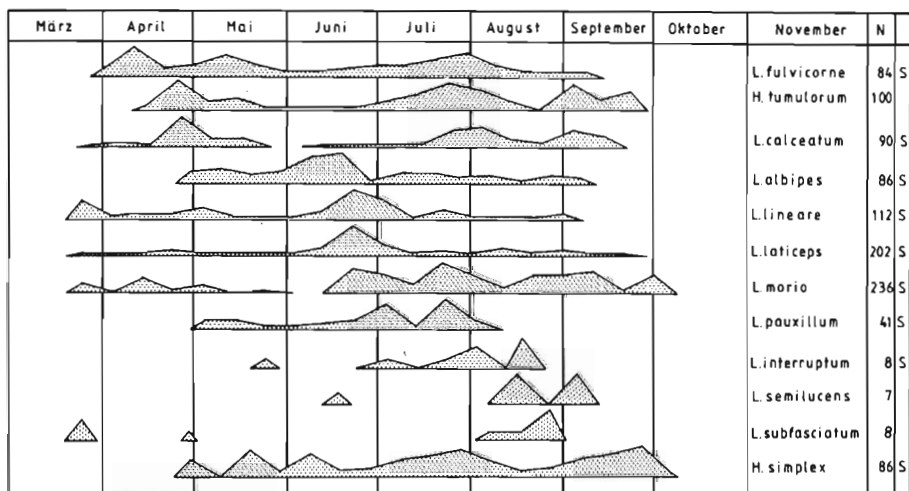


Fig. 37. Phänologie einiger *Halictus/Lasioglossum*-Arten; N = Anzahl der dieser Phänologie zugrunde liegenden Individuen; S = Arten mit sozialer Lebensweise; maximal von einer Art in einer Dekade erreichte Individuenzahl = 100 %; Summenkurven 1979–1981.

ne *Andrena*-Arten nur bestimmte Nahrungspflanzen besuchen; manche von ihnen werden sogar als mono-/oligophag eingestuft (s. z.B. ALFKEN 1934/35, SCHMIEDEKNECHT 1930; s. auch Kap. 6.2.2.3). In einzelne Artnamen ist diese Nahrungspräferenz sogar miteingegangen (*A. lathyri*, *A. anthrisci* u.a.). Ein solches Verhalten würde eine deutliche phänologische Abfolge der monovoltinen *Andrena*-Arten entsprechend der ihrer Vorzugspflanzen erklären. Bivoltine hingegen müssen ein breiteres Nahrungsspektrum aufweisen, es sei denn, die Blühzeit der bevorzugten Pflanzenart reicht über mehrere Generationenfolgen, oder nah verwandte Arten einer Pflanzengattung kommen zeitlich im Jahr phänologisch gestaffelt vor. Ansonsten ist das polyphage Verhalten der bivoltinen Arten aus dem wechselnden Blumenangebot im Laufe des Jahres und der daraus resultierenden Notwendigkeit zu einer höheren Nahrungsflexibilität leicht erklärbar.

Auch die Großgattung *Halictus/Lasioglossum* zeigt eine zeitliche Abfolge von Aktivitätsgipfeln einzelner Arten. Die soziale Lebensweise vieler Vertreter dieser Großgattung und – dadurch bedingt – das Auftreten mehrerer Generationen führen häufig zu mehrgipfeligen Phänologiekurven (Fig. 37) und zu einer sehr langen durchschnittlichen Flugzeit von 101 Tagen. Die größten Abundanzschwankungen im Jahresverlauf hatten *Halictus simplex* und *Lasioglossum morio* mit je vier gesonderten Aktivitätsgipfeln.

Es erreichen nie mehr als sechs Arten innerhalb einer Dekade zusammen ihr Aktivitätsmaximum. Auch trifft eine Art mit einem ihrer Aktivitätsgipfel nie mehr als zweimal mit ein und derselben Art aufeinander.

Ein Vergleich der Phänologiekurven in verschiedenen Jahren zeigt, daß die Aktivitätsmaxima vieler Arten in der Regel etwa zum gleichen Zeitpunkt im Jahr wieder auftreten. Dies gilt jedoch nicht für alle Arten (s. ausführlich KRATOCHWIL 1983a).

Eine Interpretation der phänologischen Ergebnisse stößte bei der Großgattung *Halictus/Lasioglossum* auf zahlreiche Schwierigkeiten. Da es innerhalb der beiden Gattungen die verschiedensten Stufen sozialen Verhaltens gibt, von solitären bis zu hochsozialen Arten (EBMER 1969) und über die Biologie vieler dieser Arten noch sehr wenig bekannt ist, können auch die phänologischen Ergebnisse nur ansatzweise erklärt und interpretiert werden.

Die lange Flugzeit der Arten, die mehrere Generationen ausbilden, oder solcher, die durch ihre soziale Lebensweise eine besondere Populationsrhythmik (Schlüpfen von Arbeiterinnen) zeigen, führt zu einer weiten Überlappung der Aktivitätszeiten einzelner individuenreicherer Arten im Jahresverlauf. Dennoch verteilen sich die verschiedenen Aktivitätsgipfel recht gleichmäßig auf die gesamte Flugzeit der Großgattung. Nur im Juli treffen die Aktivitätsgipfel von 6 Arten und Anfang September die von 4 Arten zusammen. Da es sich um Aktivitätszahlen von Blütenbesuchen handelt, liegt die Vermutung nahe, daß über dieses phänologische Verhalten eine Nahrungskonkurrenz vermieden wird. Die polyvoltinen und sozialen Arten können nur durch eine polyphage Ernährungsweise überleben.

Ein Vergleich der Phänologie individuenreicherer Arten über mehrere Jahre zeigt ein nicht immer völlig identisches zeitliches Aufeinandertreffen ihrer Aktivitätsmaxima. Eine solche Variation kann mehrere Gründe haben. So hat die

Witterung einen wesentlichen Einfluß auf den Aktivitätszeitpunkt einzelner Arten. Aber auch andere Faktoren können Ursache solcher populationsdynamischen Schwankungen sein, die sich in verschiedenen Jahren entsprechend unterschiedlich auswirken: hoher Parasitenbefall im Vorjahr, ungenügende Brutfürsorge durch Ressourcenlimitierung im vorhergehenden Jahr u.a.m. Neben diesen Populationsschwankungen sind – bedingt durch das breite Nahrungsspektrum der Arten dieser Großgattung – auch unterschiedliche Konkurrenzverhältnisse als mögliche Ursache variierender Blütenbesuchs-Aktivitäten anzunehmen. Auch muß berücksichtigt werden, daß das Blühmaximum vieler der später im Jahr blühenden Pflanzenarten variiert. Da nur Blütenbesuchs-Aktivitäten dieser Insekten erfaßt wurden, spiegeln diese immer auch gleichzeitig in gewissem Umfang das Blumenangebot wider.

Die Arten der Gattung *Osmia* haben ebenfalls eine deutliche jahreszeitliche Staffelung ihrer Aktivitätsmaxima (Fig. 38). Nur zwei Arten erreichten mit hoher Individuendichte zum selben Zeitpunkt im Jahr ihre Aktivitätsgipfel (*O. rufobirta* und *O. aurulenta*). Die durchschnittliche Flugzeit war – trotz solitärer Lebensweise und Monovoltinismus – mit 101 Tagen sehr lang. *O. rufobirta* und *O. spinulosa* zeigten im Vergleich der Jahre zeitliche Unterschiede in ihren Aktivitätsmaxima, *O. aurulenta* dagegen nicht (Fig. 38).

Die Gattung *Osmia* kommt im Gebiet mit drei besonders individuenreichen Arten vor, von denen zwei (*O. rufobirta* und *O. aurulenta*) zu etwa gleichem Zeitpunkt im Jahr (Mai) ihr Aktivitätsmaximum erreichen, eine weitere Art (*O.*

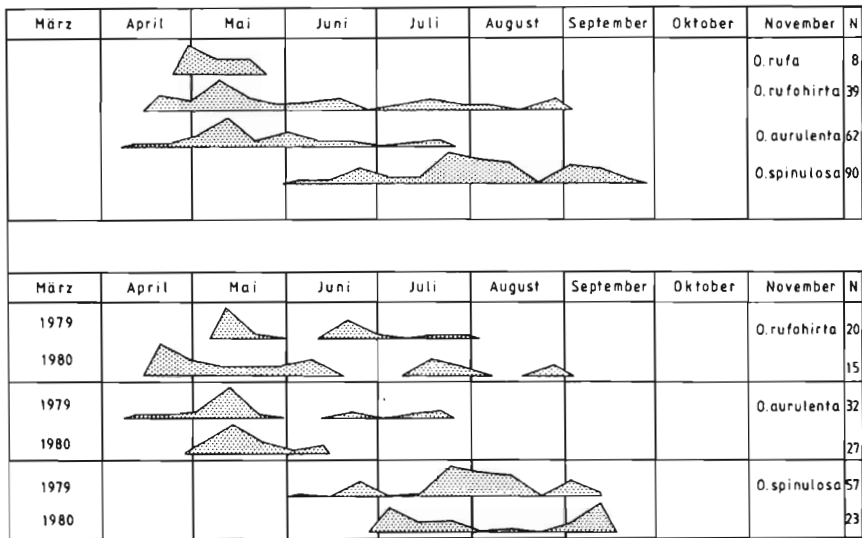


Fig. 38. Phänologie von Arten der Gattung *Osmia*; Summenkurven 1979–1981 und im Vergleich der Jahre 1979 und 1980; N = Anzahl der dieser Phänologie zugrunde liegenden Individuen; maximal von einer Art in einer Dekade erreichte Individuenzahl = 100 %.

spinulosa) fliegt erst zu einem späteren Zeitpunkt (Ende Juli/Anfang August). Es wird im blütenökologischen Teil zu fragen sein, auf welche Art und Weise die beiden Arten (*O. rufobirta* und *O. aurulenta*) ihre Konkurrenz vermindern.

O. spinulosa erscheint erst später im Jahr und ist somit zeitlich weitgehend von den anderen beiden Arten separiert. Ihre Hauptaktivitätszeit teilt diese *Osmia*-Art aber mit besonders vielen anderen Bienenarten (so z.B. vielen sozialen Arten der Großgattung *Halictus/Lasioglossum*). Auch hier bleibt die Frage zunächst offen, welchen Vorteil diese zeitliche Separation der *Osmia*-Arten hat und mit welcher Ernährungsstrategie *O. spinulosa* im Gebiet überlebt.

Auch für die Gattung *Osmia* ist bezeichnend, daß keine Art im Juni einen Aktivitätsgipfel ausbildet und es hier – wie bei anderen Gattungen auch – eine „p h ä n o l o g i s c h e L ü c k e“ gibt. Betrachtet man die Variation der Aktivitätszeitpunkte im Vergleich der Jahre, so ist *O. aurulenta* die Art, die sich am konstantesten verhält. Für sie ist im Gebiet ein entsprechend engeres Nahrungsspektrum zu fordern als für *O. rufobirta*, die sich hinsichtlich des Aktivitätszeitpunktes im Vergleich der Jahre variabler verhält. Noch stärker variiert *O. spinulosa*. Sie tritt jedoch zu einem Zeitpunkt auf, an dem zahlreiche Pflanzenarten mit variierenden Blühmaxima lange blühen.

Die folgenden Ergebnisse für die Gattung *Bombus* lassen sich aus deren bereits diskutierter Eigenart des „flugtüchtigen Generalisten“ verstehen.

Die Gattung *Bombus* zeigt die längste durchschnittliche Flugzeit mit 128 Tagen. Eine Staffelung der Aktivitätsmaxima liegt nicht vor (Fig. 39). Mit einer Ausnahme (*B. pratorum*) haben alle im Gebiet vorkommenden *Bombus*-Arten ihr absolutes Aktivitätsmaximum im Juli. Ein Vergleich der Phänologiekurven der *Bombus*-Arten in verschiedenen Jahren zeigt z.T. beträchtliche Unterschiede (Fig. 40).

5.1.3.4 Die jahreszeitliche Verteilung der nach verschiedenen Arealtypen, ökologischen Verbreitungstypen und Vegetationstypen aufgeschlüsselten Arten

Zwischen dem Auftreten der Vertreter einer Gattung im Jahreslauf und deren Arealtypen-Spektrum lassen sich klare Zusammenhänge erkennen:

Die Gattung *Andrena* mit einem Aktivitätsmaximum im April weist einen hohen Anteil von Arten mit eurosibirischer und mitteleuropäischer Verbreitung auf (75,6 %) und einen geringen Anteil an submediterran, mediterran und panonisch verbreiteten Arten (17,6 %). Die Gattung *Osmia* mit einem Aktivitätsmaximum im Mai hat einen weitaus höheren Anteil von Vertretern der letztgenannten Faunenelemente (31,2 %), ebenso die Großgattung *Halictus/Lasioglossum* (32,7 %) mit einem Aktivitätsmaximum im Juni. Eurosibirische und mitteleuropäische Elemente sind bei ihnen nur noch zu 68,8 % und 65,5 % vorhanden.

Auch innerhalb einer Gattung ist eine solche jahreszeitliche Verteilung der Arealtypen deutlich erkennbar. Arten mit eurosibirischer oder mitteleuropäischer Verbreitung fliegen früher im Jahr, wohingegen Arten mit vorwiegend submediterran, mediterran oder panonischer Verbreitung erst später auftreten (Fig. 41, 42).

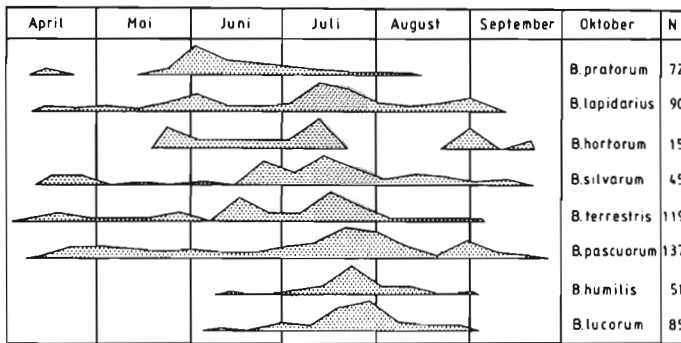


Fig. 39. Phänologie der *Bombus*-Arten; N = Anzahl der dieser Phänologie zugrunde liegenden Individuen; maximal von einer Art erreichte Individuenzahl = 100 %; Summenkurven 1979 und 1980.

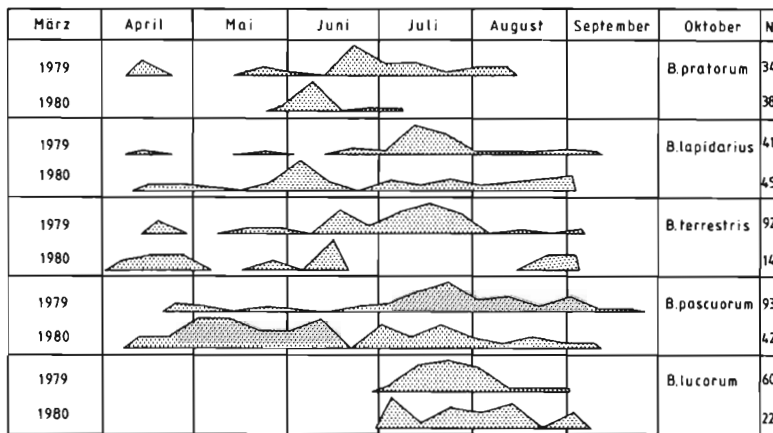


Fig. 40. Phänologie der *Bombus*-Arten im Vergleich der Jahre 1979 und 1980; N = Anzahl der dieser Phänologie zugrunde liegenden Individuen pro Jahr; maximal von einer Art in einer Dekade im Jahr erreichte Individuenzahl = 100 %.

Zwischen dem maximalen Auftreten der einzelnen Gattungen im Jahreslauf und ihrem ökologischen Verbreitungstypen-Spektrum gibt es ebenfalls deutliche Zusammenhänge:

Die Gattung *Andrena* weist den größten Anteil euryök-hylophiler Arten auf (61,5 %) und einen recht geringen Anteil euryök-eremophiler Elemente (19,2 %). Die Gattung *Osmia* besitzt bereits zu 66,7 %, die Großgattung *Halictus/Lasioglossum* zu 71,4 % euryök-eremophile Arten.

Auch innerhalb einer Gattung lassen sich ökologischer Verbreitungstyp und das maximale jahreszeitliche Auftreten einzelner Arten in Korrelation bringen: Zur Jahresmitte hin nehmen die euryök-hylophilen und stenök-hylophilen Arten ab, die euryök-eremophilen zu (Fig. 43, 44).

Fig. 41. Jahreszeitliche Verteilung der Aktivitätsmaxima bzw. Haupt-Flugzeiten von Arten der Gattung *Andrena* und prozentuale Aufschlüsselung nach Arealtypen; N = Anzahl der berücksichtigten Arten pro Monat.
 Tiergeographische Angabe:
 eurosibirisch, mitteleuropäisch (o—o)
 (sub-)mediterran, pannonisch (x—x)
 eurosibirisch-boreoalpin, boreal (Δ)
 subatlantisch (◊).

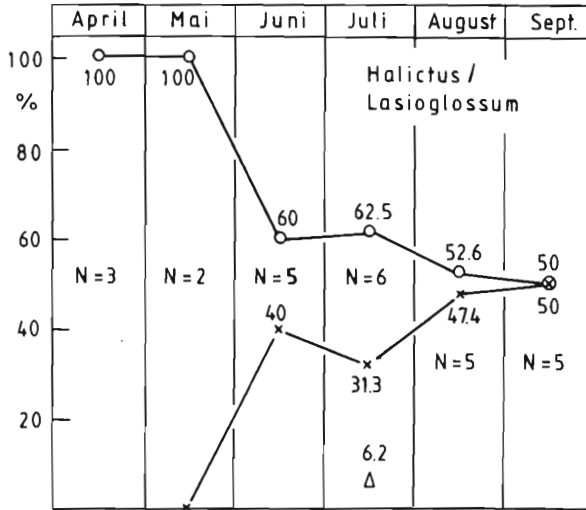
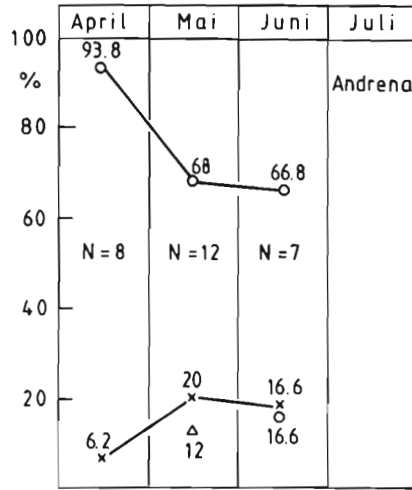


Fig. 42. Jahreszeitliche Verteilung der Aktivitätsmaxima bzw. Haupt-Flugzeiten von Arten der Großgattung *Halictus/Lasioglossum* und prozentuale Aufschlüsselung nach Arealtypen; N = Anzahl der berücksichtigten Arten pro Monat.
 Tiergeographische Angabe:
 eurosibirisch, mitteleuropäisch (o—o)
 (sub-)mediterran, pannonisch (x—x)
 eurosibirisch-boreoalpin, boreal (Δ)
 subatlantisch (◊).

Es wurde mehrfach darauf hingewiesen, daß eine Art, die kühlere oder frischere Lebensräume besiedelt, dann in einer Trockenrasen-Gesellschaft überleben kann, wenn sie z.B. früh im Jahr erscheint. Arten, die dem eurosibirischen und

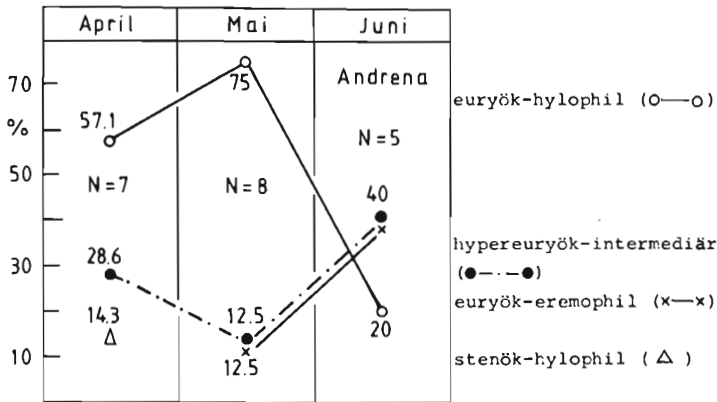


Fig. 43. Jahreszeitliche Verteilung der Aktivitätsmaxima bzw. Haupt-Flugzeiten von Arten der Gattung *Andrena* und prozentuale Aufschlüsselung nach ökologischen Verbreitungstypen; N = Anzahl der berücksichtigten Arten pro Monat.

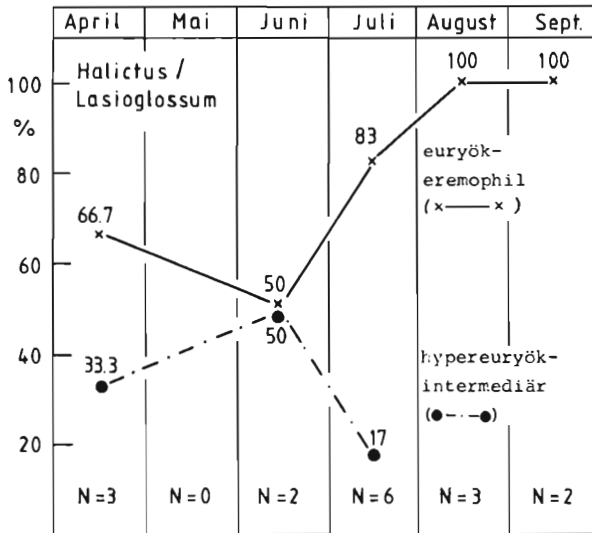


Fig. 44. Jahreszeitliche Verteilung der Aktivitätsmaxima bzw. Haupt-Flugzeiten von Arten der Großgattung *Halictus/Lasioglossum* und prozentuale Aufschlüsselung nach ökologischen Verbreitungstypen; N = Anzahl der berücksichtigten Arten pro Monat.

mitteleuropäischen Faunenelement angehören, und die in der Regel an kühlere und feuchtere Habitate angepaßt sind (euryök-hylophiler Verbreitungstyp), sind demnach in einer Halbtrockenrasen-Biozönose oft auch auf das Frühjahr beschränkt. Diese jahreszeitliche Abfolge gilt z.B. für die Gattungen *Andrena* und *Halictus/Lasioglossum*. Ein ähnlicher Zusammenhang läßt sich auch für die

Arten des atlantischen Faunenelementes aufzeigen. Arten mit zusätzlich (sub-)mediterranean und pannonischem Verbreitungsschwerpunkt (euryök-eremophile Arten) treten erst später im Jahr auf. Keine Gültigkeit hat diese Regel für die Gattung *Bombus*. Die größere Vagilität ihrer Arten und die damit verbundene Ausweichmöglichkeit, dem Temperaturgradienten folgend entsprechende Habitate aufsuchen zu können, machen sie jahreszeitlich unabhängiger. Darüberhinaus besteht für Hummeln auch in begrenztem Umfang die Möglichkeit zur Temperaturregulation (HIMMER 1933, REINIG 1970, HEINRICH 1972, HOCKING 1968). So können sie neben ihrer eigenen Körpertemperatur auch ihren Stock „klimatisieren“ und die Brut bei einer recht konstanten Temperatur halten (HOFFMANN 1978).

Betrachten wir die Apidofauna, so ergibt sich folgendes Bild:

Der April und auch zuvor bereits der März ist durch zahlreiche Arten insbesondere der Gattung *Andrena* und der Großgattung *Halictus/Lasioglossum* gekennzeichnet, die dem eurosibirischen Faunenelement angehören.

Im Mai und Juni erhöht sich schlagartig der Anteil submediterraner Arten der Gattung *Andrena* und der Großgattung *Halictus/Lasioglossum*. Hinzu kommen auch die submediterran verbreiteten Arten der Gattung *Osmia* und besonders die der Gattungen *Eucera*, *Dasygaster* und *Rhopites*.

Im Juli tritt durch die sozialen Arten der Gattung *Bombus* quantitativ im Blütenbesuch das eurosibirische Faunenelement in Erscheinung. Unterstützt wird dieser Blütenbesucher-Aspekt durch die sozialen Arten der Großgattung *Halictus/Lasioglossum*, von denen die Arten des Untersuchungsgebietes mit wenigen Ausnahmen dem mitteleuropäisch/eurosibirischen Faunenelement zuzurechnen sind. Zum selben Zeitpunkt haben auch zwei eurosibirisch verbreitete Arten der Gattung *Cbelostoma* im Gebiet ihren Aktivitätsgipfel. Der Juli ist demnach durch ein stark mitteleuropäisch/eurosibirisch getöntes Blütenbesucher-Spektrum gekennzeichnet. Bezeichnend ist, daß die Großgattung *Halictus/Lasioglossum* im Juli einen leichten aber doch merklichen Rückgang submediterraner und pannonischer Arten und eine Zunahme eurosibirischer und mitteleuropäischer Arten aufweist.

Im August und September nimmt bei der Großgattung *Halictus/Lasioglossum* die Anzahl von submediterranen und pannonischen Arten wieder zu und erreicht ihren Höhepunkt. Dies läßt sich darauf zurückführen, daß die Fangwahrscheinlichkeit steigt, weil die *Halictus*- und *Lasioglossum*-Männchen vorwiegend im Spätjahr auftreten.

In der zweiten Jahreshälfte vermischen sich also die Faunenelemente in ihrer Phänologie sehr stark.

Es liegt nahe, diese unterschiedlichen Aktivitätszeiten in einem arealgeographischen Zusammenhang zu sehen. MICHENER (1940, zit. nach LINSLEY 1958) hat dies in groben Zügen für die nordamerikanische Bienenfauna bereits angedeutet und einen Bezug zur Vegetation gesucht.²⁰

²⁰ Zitat aus LINSLEY (1958): "With reference to North America, MICHENER (1940) has stated that the bees of the desert areas may be arbitrarily divided into two overlapping groups based upon their season of flight and the nature of the plants upon which they

Die submediterran und pannonisch verbreiteten Bienenarten haben ihr Aktivitätsmaximum im Mai, Juni und im Spätsommer ganz entsprechend dem Blühtermin der submediterran und pannonisch verbreiteten Pflanzenarten. Dies kann nur als Anpassung an die Klimaverhältnisse des sommerariden Hauptverbreitungsgebietes der Arten verstanden werden.

Eurosibirische Arten haben neben einem ersten Aktivitätsmaximum im Frühjahr einen besonderen Aktivitätsschwerpunkt im Sommer (Juli), wo im Gegensatz zu sommerariden Klimaten günstige Lebensbedingungen herrschen.

Das nochmalige Auftreten submediterraner Arten der Großgattung *Halictus/Lasioglossum* im August und September hat populationsökologische Gründe: zu dieser Zeit erscheinen die Männchen. Auch im Süden sind zu dieser Zeit die Bedingungen wieder günstiger. Blüten haben für diese Arten dann zusätzlich eine wesentliche Funktion als Rendezvous-Plätze.

In diesem Zusammenhang stellt sich die Frage, ob eine soziale Lebensweise auch als arealgeographische Anpassung angesehen werden kann; so sind z.B. alle im Gebiet vorkommenden Arten der Gattung *Bombus* eurosibirisch verbreitet. Auch fast alle sozialen Arten der Großgattung *Halictus/Lasioglossum* des Untersuchungsgebietes gehören dem mitteleuropäisch/eurosibirischen Arealtyp an. Sicher sind in warmgemäßigten Gebieten mit langer Vegetationsperiode Arten mit polyvoltinen Entwicklungszyklen oder mit sozialer Lebensweise im Vorteil. Mit Verkürzung der Vegetationsperiode nach Norden, aber auch durch lebensfeindliche, hohe Sommertemperaturen im Süden, werden lang andauernde günstige Entwicklungszeiten für Tier- und Pflanzenarten zum Teil stark verkürzt. Es liegt nahe, in solchen Klimaten eher Arten zu vermuten, die entweder solitär leben und monovoltin sind oder in südlichen Gebieten durch Einschieben einer Aestivations-Diapause einen bivoltinen Entwicklungszyklus erreichen. Ein solcher dürfte jedoch nicht die Regel sein, da das Vorkommen der Bienenarten meist auf die erste Jahreshälfte beschränkt bleibt.

43 der 132 im Gebiet vorkommenden Bienenarten ließen sich nach einer Literatursauswertung (s. KRATOCHWIL 1983a) verschiedenen weitgefaßten Vegetationstypen als „Charakterarten“ (WOLF 1955) zuordnen (Magerrasen i.w.S., N = 20; zusätzlich typisch für Mesobrometen als solche, N = 10; Fettwiesen, N = 13). Pro Vegetationstyp wurde nun der Monat, an dem die meisten Bienenarten im Gebiet „Scheibenbuck“ ihr Aktivitätsmaximum erreichten, gleich 100 % gesetzt; auf diesen Wert beziehen sich die anderen Prozentangaben (Fig. 45):

Die Aktivitätskurve der charakteristischen Insektenarten des Mesobrometum erreicht bereits im Mai ihren Aktivitätsgipfel und hält ihn über den Juni und Juli aufrecht. Die Aktivitätskurve der Insektenarten des brachgefalle-

feed. The first of these consist of genera which, in the desert, fly primarily in the spring and are dependent upon the flowers of herbaceous mesophytes which grow and bloom during the short period when the desert is relatively moist. These are primarily Holarctic types (e.g. *Andrena*, *Dufourea*, and *Tetralonia*). The second group consists of genera which visit the flowers of the characteristic xerophytes, such as *Larrea*, *Prosopis*, and *Cercidium*, that bloom not only in the spring but also later in the year. The nearest relatives of these forms are Neotropical (e.g. *Centris*, *Ericrocis*, *Protoxaea* and apparently *Perdita*), or representatives of nearly cosmopolitan genera (e.g. *Halictus* and *Megachile*)."

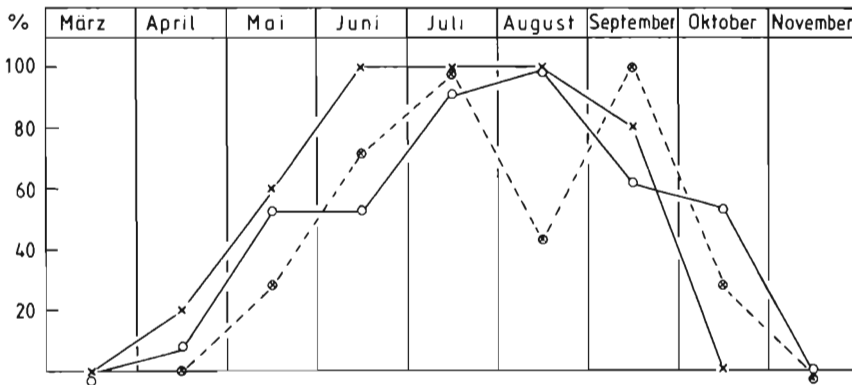


Fig. 45. Flug- bzw. Blütenbesuchs-Aktivität der nach der Literatur für Halbtrockenrasen (x—x), Fettwiesen (•- -•) und Magerrasen (o- -o) charakteristischen Bienenarten im Jahresverlauf (Erläuterungen s. Text).

nen *Arrhenatheretum* ist etwa um einen Monat auf das spätere Jahr hin verschoben (Maximum Juli und September). Die Aktivitätskurve der typischen Magerrasen-Arten liegt genau zwischen denen der Halbtrockenrasen- und Fettwiesen-Arten.

Verschiedene Pflanzengesellschaften können nach ihrem Blühaspekt und hinsichtlich ihrer im Laufe des Jahres gebotenen maximalen Blumdichte stark voneinander abweichen. Nach eigenen — bereits diskutierten — Ergebnissen unterscheidet sich die Phänologiekurve der Pflanzenarten des *Mesobrometum* deutlich von der des *Arrhenatheretum*.

Der Verlauf dieser aus dem Untersuchungsgebiet gewonnenen Phänologie-Kurven ähnelt stark den Aktivitätskurven der Bienenarten, die nach der Literatur als charakteristische „Halbtrockenrasen-Arten“ und „Arten der Fettwiese“ einzustufen sind. Sowohl die Phänologie der Pflanzengesellschaft als auch die der für sie nach der Literatur als typisch geltenden Bienen-Gemeinschaft zeigt einen annähernd gleichen jahreszeitlichen Verlauf. Aus diesem Ergebnis läßt sich eine Koinzidenz zwischen Phänologie von Pflanzengesellschaften mit der ihrer typischen Blütenbesucher-Gemeinschaft apoider Hymenopteren bereits vermuten.

5.2 Lepidofauna

5.2.1 Artenspektrum, Häufigkeit, Unterschiede zwischen den Jahren

In den Jahren 1979 und 1980 wurden im Gebiet 56 blütenbesuchende Lepidopteren-Arten (731 Individuen), die 10 Familien angehören, festgestellt (Tab. 20). Bei 40 Arten (72,7 %) handelt es sich um Tagfalter (Rhopalocera). Diese Zahl entspricht 35,4 % der bisher aus dem Kaiserstuhl bekanntgewordenen Tagfalter-Arten (SETTELE 1973).

Tabelle 20. Liste der im Naturschutzgebiet „Scheibenbuck“ in den Jahren 1979 und 1980 nachgewiesenen Lepidopteren-Arten und ihre Individuenzahlen.

	1979	1980	Σ	Dominanz	1979	1980	Σ	Dominanz
LEPIDOPTERA								
Papilionidae								
<i>Iphiclides podalirius</i> L.	1	1	1	0,13				
Pieridae								
<i>Pieris brassicae</i> L.	3	1	4	0,52				
<i>Artogeia napi</i> L.	28	23	51	6,64				
<i>Anthocharis cardamines</i> L.	9	13	22	2,86				
<i>Collias australis</i> Vrtv.	19	4	23	2,99				
<i>Gonepteryx rhamni</i> L.	12	4	16	2,08				
<i>Leptidea sinapis</i> L.	17	4	21	2,73				
Nymphalidae								
<i>Inachis io</i> L.	5	3	8	1,04				
<i>Vanessa atalanta</i> L.	3	3	3	0,39				
<i>Cynthia cardui</i> L.	10	20	20	1,30				
<i>Aglais urticae</i> L.	5	2	7	0,91				
<i>Araschnia levana</i> L.	2	2	2	0,26				
<i>Argynnis paphia</i> L.	1	1	1	0,13				
<i>Clossiana dia</i> L.	3	2	5	0,65				
<i>Melitaea phoebe</i> Schiff.	2	2	2	0,26				
<i>Meliceta parthenoides</i> Kef.	4	4	8	1,04				
<i>Euphydryas aurinia</i> Rott.	4	4	4	0,52				
Satyridae								
<i>Melanargia galathea</i> L.	117	43	160	10,68				
<i>Hipparchia fagi</i> Scop.	65	17	82	5,52				
<i>Maniola jurtina</i> L.	1	3	4	0,52				
<i>Aphantopus hyperanthus</i> L.	42	19	61	7,94				
<i>Coenonympha pamphilus</i> L.	4	4	4	0,52				
<i>Lasiommata megera</i> L.	4	2	6	0,78				
<i>Lasiommata maera</i> L.	1	1	1	0,13				
Lycaenidae								
<i>Nordmania acaciae</i> F.	1	1	1	0,13				
<i>Callophrys rubi</i> L.	3	7	10	1,30				
<i>Lycaena phlaeas</i> L.	1	1	1	0,13				
<i>Heodes tityrus</i> Poda	4	1	5	0,65				
<i>Cupido minimus</i> Fuessl.	1	4	5	0,65				
Glaucopteryx alexis Poda								
<i>Aricia agestis</i> Schiff.	1	1	2	0,26				
<i>Cyaniris semiargus</i> Rott.	1	1	1	0,13				
<i>Lysandra coridon</i> Poda ♂♂	3	21	24	3,13				
<i>Lysandra bellargus</i> Rott.								
<i>L. coridon</i> Poda ♀♀	116	31	147	19,14				
Polyommatus icarus Rott.								
<i>Hesperidae</i>	46	46	92					
<i>Pyrgus malvae</i> L.		1	1	0,13				
<i>Erynnis tages</i> L.	1	3	4	0,52				
<i>Caterocephalus palaemon</i> Pall.		4	4	0,52				
<i>Thymelicus sylvestris</i> Poda		3	3	0,39				
<i>Ochlodes venatus</i> Bren. et Grey	45	35	80	10,42				
Zygaenidae								
<i>Proctris manni</i> Led.	3	4	7	0,91				
<i>Lictoria achilleae</i> Esp.	14	35	49	6,38				
<i>Mesembrynus purpuralis</i> Brunn.		4	4	0,52				
<i>Zygaena filipendulae</i> L.	1	18	19	2,47				
<i>Thermophila meliloti</i> Esp.	1	5	6	0,78				
<i>Agrumenia carnolica</i> Scop.	1	6	7	0,91				
<i>Eurzeffia transalpina</i> Esp.	1	1	1	0,13				
Arctiidae								
<i>Eilema complana</i>	5	15	20					
Noctuidae								
<i>Gonospleia glyphica</i> L.	5	8	13	1,69				
<i>Gonospleia mi</i> L.	7	7	7	0,91				
Geometridae								
<i>Minoa murinata</i> Scop.	3	15	18					
<i>Pseudopanthera macularia</i> L.	1	8	8	1,04				
<i>Siona lineata</i> Scop.		6	6	0,78				
<i>Cidaria rivata</i> Hbn.		1	1	0,13				
<i>Ematurga atomaria</i> L.	1	1	1	0,13				
<i>Ortholitha chenopodiata</i> L.	1	1	1	0,13				
					Σ 338		Σ 770	

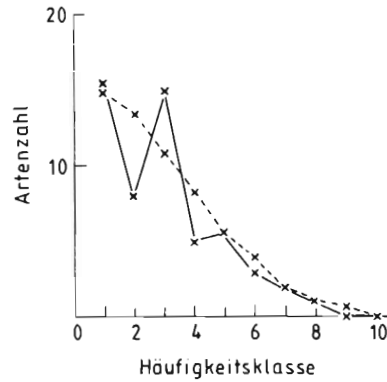


Fig. 46. Verteilung der Artenhäufigkeiten der im Gebiet vorkommenden Lepidopteren-Arten nach PRESTON (1949); ausgezogene Linie = nach Untersuchung gewonnene, gebrochene Linie = Erwartungskurve nach PRESTON.

Häufigkeits- klasse (Oktave)	Individuenzahl	Formel nach PRESTON
1	1-2	$Y = Y_0 \cdot e^{- (a \cdot R)^2}$
2	2-4	
3	4-8	G = Anzahl der Arten, die in der R-ten Oktave zu finden sind
4	8-16	Y ₀ = Anzahl der Arten in der Modaloktave
5	16-32	R = Reihe der Oktaven (1-10)
6	32-64	a = Ausgleichskonstante (a=0,19)
7	64-128	
8	128-256	
9	256-512	
10	512-1024	

Ähnlich wie bei der Apidofauna ist also auch hier die hohe Artenzahl in einem recht kleinen Gebiet mit weitgehend nur einem Formationstyp (Rasengesellschaften) und bei einer recht kurzen Beobachtungszeit von zwei Jahren bemerkenswert. Zudem wurden nur tagfliegende Schmetterlingsarten und diese auch nur beim Blütenbesuch notiert. Wie bei der Apidofauna dürfte zwar der größte Teil der Arten erfaßt sein (s. die weitgehende Übereinstimmung der Arten-Mengen-Kurve mit der Erwartungskurve nach PRESTON 1949; Fig. 46), aber wohl noch längst nicht alle.

Die PRESTON-Verteilung zeigt, daß seltene Arten überrepräsentiert sind: 69,1 % aller Arten des Gebietes lassen sich als rezedent, 21,9 % als subdominant, 7,2 % als dominant und 1,8 % als eudominant einstufen (Fig. 47). 1979 wurden 38, 1980 45 Lepidopteren-Arten im Untersuchungsgebiet festgestellt. Dabei waren 27 der insgesamt 56 nachgewiesenen Arten in beiden Jahren vertreten (= 48,2 %). Große Unterschiede hinsichtlich der Artenzahlen innerhalb einzelner Familien sind im Vergleich der beiden Jahre nicht festzustellen.

Der hohe Anteil von für das Gebiet seltenen Arten beruht einerseits darauf, daß bestimmte Arten mit sehr geringer Individuendichte im Gebiet vorkommen, andererseits aber auch auf gelegentlichem Zuflug aus der Umgebung. Das im Gegensatz zu den Kleinbienen viel größere Flugareal („home range“) der meisten

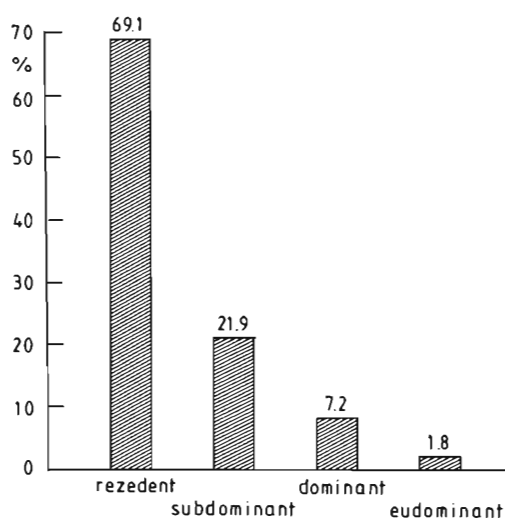


Fig. 47. Prozentanteile verschiedener Aktivitätsdominanz der im Gebiet vorkommenden Lepidopteren-Arten.

Schmetterlingsarten macht solche Fluktuationen im jährlichen Vorkommen bestimmter Arten innerhalb eines recht kleinen Untersuchungsgebietes leicht verständlich. Ferner ist in diesem Zusammenhang auch zu berücksichtigen, daß neben ortstreuen, für bestimmte Biotope oft sehr charakteristischen Schmetterlingsarten zusätzlich auch immer solche mit vorkommen, die nur wenig ortsgelunden sind. Hierzu gehören einerseits die Wanderfalter (Saisonwanderer, Binnenwanderer)²¹ und andererseits Arten, die kein „zielgerichtetes“ Migrationsverhalten zeigen, sondern die jeweiligen Lokalitäten und Standorte entsprechend den jeweils vorherrschenden Umweltbedingungen aufsuchen. Diese werden nach der Literatur auch als „vagrants“ (BLAB & KUDRNA 1982) bezeichnet.

Als periodische Einwanderer (Saisonwanderer 1. Ordnung) kommen im Untersuchungsgebiet *Vanessa atalanta* und *Cynthia cardui* vor, als nicht-periodische Wanderfalter (Binnenwanderer) *Gonepteryx rhamni*, *Artogeia napi*, *Pieris brassicae*, *Inachis io*, *Aglais urticae* und *Lycaena phlaeas*.

Für die vollständige Bestandsaufnahme der Lepidofauna eines Untersuchungsgebietes sind mehrere Jahre notwendig, für Aussagen über durchschnittliche Individuenzahlen sogar Jahrzehnte, will man die Populationsdynamik und -rhythmik einzelner Arten miterfassen. Beeindruckende Beispiele über Populationsschwankungen bei Schmetterlingen geben EHRlich et al. (1975) und FORD & FORD (1930).

Bei einem Vergleich der Individuenzahlen verschiedener Familien in den Jahren 1979 und 1980 fallen beträchtliche Unterschiede auf:

Einen starken Rückgang zeigten im Vergleich der beiden Jahre 1979 und 1980 die Pieriden (44,3 %), die Satyriden (63,2 %) und die Lycaeniden (48,5 %), fast eine Verdreifachung der Individuenzahl hingegen die Zygaeniden (265 %).

²¹ Begriffserläuterungen s. EITSCHBERGER & STEININGER 1980.

Die Nymphaliden und die Hesperiden ließen keine Schwankungen hinsichtlich ihrer Individuenzahlen im Vergleich der beiden Jahre erkennen.

Da diese Individuenzahlen Blütenbesuchs-Zahlen entsprechen, läßt sich nicht eindeutig feststellen, ob die jährlichen Unterschiede auf populationsdynamische Erscheinungen zurückzuführen sind oder ob sie nur die unterschiedlichen Konkurrenzverhältnisse, die sich in verschiedenen großen Blütenbesuchs-Zahlen äußern, widerspiegeln. Da auch für Schmetterlinge das Nektarangebot in einem Gebiet limitiert ist, kann ein solcher Zusammenhang nicht ausgeschlossen werden. Ein Vergleich der von den verschiedenen Schmetterlingsarten gemeinsam genutzten Nahrungspflanzen könnte zur Lösung dieser Frage wesentliche Hinweise geben (s. Blütenökologischer Teil).

Bei der Mehrzahl der Schmetterlingsarten, die an Blüten angetroffen werden können, handelt es sich um Vertreter der „Echten Tagfalter“ (Rhopalocera); zu einem geringeren Prozentsatz kommen auch Vertreter der ebenfalls tagaktiven Hesperiden (Unterordnung Hesperoidea) vor. Darüberhinaus treten auch einige Arten tagsüber an Blüten auf, deren Familien systematisch den „Nachtfaltern“ (Heterocera) zuzuordnen sind (so alle Zygaeniden, einige der Arctiiden (z.B. *Eilema complana*), Noctuiden (z.B. *Gonospileia glyphica*, *G. mi*), Geometriden (*Pseudopanthera macularia*) und Pyraliden).

Nach Artenzahl dominieren im Gebiet die Lycaeniden (19,6 %) und die Nymphaliden (17,9 %). Beiden Familien zusammen gehört bereits ein Drittel aller Arten an, die im Untersuchungsgebiet festgestellt werden konnten.

In der Paläarktis sind neben den Satyriden mit 421 Arten die Lycaeniden (375 Arten) und die Nymphaliden (288 Arten) die artenreichsten Tagfalter-Familien (KOSTROWICKI 1969). Innerhalb der Lycaeniden kommen besonders viele Arten im submediterranen Raum vor (KOSTROWICKI l.c., HIGGINS & RILEY 1978). Da viele Nymphaliden-Arten eine große ökologische Amplitude haben, gehören dieser Familie eine Reihe von Ubiquisten an (z.B. *Vanessa atalanta*, *Cynthia cardui*).

Nach Individuenzahl dominieren die Lycaeniden (27,7 %), die Satyriden (20,8 %) und die Pieriden (17,8 %). Diesen drei Familien gehören über zwei Drittel aller im Gebiet nachgewiesenen Individuen an.

In den artenreicheren Familien kommt jeweils eine Art mit besonders hoher Aktivitätsdominanz vor (einmal sind es zwei Arten): bei den Pieriden *Artogeia napi*, bei den Satyriden *Melanargia galathea*, bei den Lycaeniden *Lysandra bellargus*/*Polyommatus icarus*, bei den Hesperiden *Ochlodes venatus* und bei den Zygaeniden *Lictoria achilleae*.

Innerhalb einer Familie lassen sich also mehr rezedente als dominante Arten feststellen; eine Ausnahme machen im Untersuchungsgebiet nur die Pieriden. Dies bedeutet, daß alle dominanten Arten im Untersuchungsgebiet verschiedenen Familien angehören.

Dominante Arten unterliegen im Vergleich mehrerer Jahre häufig stärkeren Populations-Schwankungen als rezedente Arten; folgende Ergebnisse bestätigen diese Regel:

Tabelle 21. Angaben zur Faunistik, Biologie und Ökologie der Lepidopteren-Arten des Untersuchungsgebietes.

Legende zu Tabelle 21

N: Anzahl der Individuen pro Art

Flugzeit [FZ]: Angabe des frühesten und spätesten Auftretens der Art im Gebiet.

Flugdauer (FD): Dauer der Flugzeit im Gebiet; bei bivoltinen Arten ist die Flugzeit beider Generationen getrennt angegeben.

Raupenzeit (RZ): Angabe der betreffenden Monate (nach Literatur) in arabischen Zahlen (1 = Januar, 2 = Februar usw.); x: im Raupenstadium überwintert.

Tiergeographische Angabe (TA):

- 1 holarktisch
- 2 eurosibirisch
- 2.3 eurosibirisch-mitteleuropäisch
- 2.4 eurosibirisch-submediterrän
- 2.5 eurosibirisch-pannonisch/pontisch
- 2.4.5 eurosibirisch-submediterrän-pannonisch/pontisch
- 3 mitteleuropäisch
- 3.4 mitteleuropäisch-submediterrän
- 3.4.5 mitteleuropäisch-submediterrän-pannonisch/pontisch
- 4 submediterrän
- 4.5.6 submediterrän-mediterrän-pannonisch/pontisch
- 4.8 submediterrän-subatlantisch
- 5 pannonisch/pontisch
- 6 mediterran
- 7 boreoalpin
- 8 subatlantisch

Ökologischer Verbreitungstyp (ÖV):

- 1 eremophil
 - 1.1 euryök-eremophil
 - 1.2 stenök-eremophil
 - 2 hypereuryök-intermediär
 - 3 hylophil
 - 3.1 euryök-hylophil
 - 3.2 stenök-hylophil
- K: Kulturfolger
 U: Ubiquist
 W: Wanderfalter
 SW: Saisonwanderer 1.0
 BW: Binnenwanderer 1.0

Habitatzugehörigkeit (HZ):

- 1 Ubiquisten
- 2 mesophile Offenland-Arten
- 3 mesophile Arten offlandbestimmter Übergangsbereiche
- 4 mesophile Waldarten
- 5 xerothermophile Offenland-Arten
- 6 xerothermophile Gehölzbewohner
- 7 hygrophile Offenland-Arten

Generationszahl (GZ):

- 1 : eine Generation (monovoltin)
 2 : zwei Generationen (bivoltin)
 P : partiell weitere Generation

Überwinterungsstadium (ÜS):

- E : Ei
 R : Raupe
 P : Puppe
 A : Adult

Art	N	1.Gen. ^{FZ}	2.Gen.	FD	RZ	TA	OV	HZ	GZ	US	W
<i>Iphiclides podalirius</i>	1	18.7	.	(1)	6-8	245	1,1	6	1	P	.
<i>Pieris brassicae</i>	41	5.6	1.8-31.8	1,31	6-7	230	2	1	2	P	BW
<i>Artogeia napi</i>	51	2.4-19.5	4.7-12.9	4,70	4-6 4-10	1	31	2	2	P	BW
<i>Anthocharis cardamines</i>	22	14.4-27.5	.	45	4-5	2	3,1	3	1	P	.
<i>Colias australis</i>	23	2.35- 5.6	25.7-11.9	14,48	5,7-8	245	1,1	5	2	R	.
<i>Gonepteryx rhamni</i>	16	11.7-25.7 1.83-14.5	.	15 58	6-7	2	3,1	4	1	A	BW
<i>Leptidea sinapis</i>	21	5.5-27.5	16.7- 18	23,17	5-6 7-9	3.4	3,1	3	2	P	.
<i>Inachis io</i>	8	6.7-8.10	.	95	5-7	2	2	1	1	A	BW
<i>Vanessa atalanta</i>	3	.	1.8	(1)	6,8-10	10	2	1	2	.	SW
<i>Cynthia cardui</i>	10	4.7	1.88- 3.9	17	6,8-10	10	2	1	2	.	SW
<i>Aglais urticae</i>	7	4.7	1.38-1.88	1,6	5-6 7-8	2	2	1	2	A	BW
<i>Araschnia levana</i>	2	1.95-2.25	.	(4)	5-7 8-9	2	3,1	4	2	P	.
<i>Argynnis paphia</i>	1	15.8	.	(1)	5-6	2	3,1	4	1	ER	.
<i>Clossiana dia</i>	5	1.35-1.17	.	52	6,8+4	2	3,1	3	2	R	.
<i>Melitaea phoebe</i>	2	1.38-1.58	.	(3),1	8+4	2.4	1,1	6	1	R	.
<i>Mellicta parthenoides</i>	8	9.6-11.7	3.18- 4.9	3,35	7-8 9+5	4.8	1,1	7	2	R	.
<i>Euphydryas aurinia</i>	4	1.16	.	(1)	8+5	2	3,2	7	1	R	.
<i>Melanargia galathea</i>	82	2.66-2.98	.	110	8+6	3.45	3,1	2	1	R	.
<i>Hipparchia fagi</i>	4	2.57- 3.9	.	40	9+6	3.45	1,1	6	1	R	.
<i>Maniola jurtina</i>	61	1.86-1.39	.	87	9+5	2.5	3,1	2	1	R	.
<i>Aphantopus hyperanthus</i>	4	2.87- 6.8	.	10	9+5	2	3,1	2	1	R	.
<i>Coenonympha pamphilus</i>	6	2.75-1.86	6.8-2.98	22,14	8,9+5	2.5	3,1	2	2	P	R
<i>Lasiommata megera</i>	1	.	1.48	(1)	7,9+5	3.45	3,1	2	2	R	.
<i>Lasiommata maera</i>	2	2.06- 4.7	.	14	7,9+5	2	3,1	4	2	R	.
<i>Nordmania acaciae</i>	1	1.17	.	(1)	5+8	4.65	1,1	6	1	R	.
<i>Callophrys rubi</i>	10	2.84-1.16	.	44	6.9	2	3,1	3	2	P	.
<i>Lycaena phlaeas</i>	1	5.5	.	(1)	6-8 10+4	1	3,1	2	2	R	BW
<i>Heodes tityrus</i>	5	1.16	1.58-2.88	1,14	6,9+4	3.45	3,1	3	2	R	.
<i>Cupido minimus</i>	5	6.5-2.25	1.87	2,71	6,8+5	2	1,1	5	2	R	.
<i>Glaucopteryx alexis</i>	2	2.75-1.16	.	16	7+4	2	1,1	5	1	R	.
<i>Aricia agestis</i>	1	4.7	.	(1)	6,9+4	3.45	1,1	5	2	R	.
<i>Cyaniris semiargus</i>	1	1.8	.	(1)	8+4	2	3,1	3	1	R	.
<i>Lysandra coridon</i>	24	1.8-1.28	.	13	4-6	3.4	1,1	5	1	R	.
<i>Lysandra bellargus</i>	147	2.75- 8.10	1.34	6,7,9+4	2.45	1,1	5	2	2	R	.
<i>Polyommatus icarus</i>					6,7,9+4	2	3,1	2	2	R	.
<i>Pyrgus malvae</i>	1	9.6	.	(1)	6-8	2	3,1	3	1	P	.
<i>Erynnis tages</i>	4	8.6- 9.6	.	(2)	7,9+4	2	3,1	2	1	P	R
<i>Caterocephalus palaemon</i>	4	2.76-1.17	.	16	7+5	1	3,2	7	1	R	.
<i>Thymelicus sylvestris</i>	3	2.27- 4.8	.	14	9+5	2	3,1	4	1	R	.
<i>Ochlodes venatus</i>	80	1.16- 4.8	.	55	10+5	2	3,1	3	1	R	.
<i>Procris manni</i>	7	3.06-2.57	.	26	8+5	3.4	1,1	6	1	R	.
<i>Lictoria achilleae</i>	49	9.6-31.8	.	84	8+5	3.45	1,1	5	1	R	.
<i>Mesembrynus purpuralis</i>	4	1.16- 4.7	.	24	10+5	2.45	1,1	5	1	R	.
<i>Zygaena filipendulae</i>	19	5.6-2.78	.	84	9+6	2.45	3,1	3	1	R	.
<i>Thermophila meliloti</i>	6	1.16-2.67	.	46	9+5	2.45	3,1	4	1	R	.
<i>Agrumenia carniolica</i>	7	1.16-1.66	.	36	10+6	2.45	1,1	5	1	R	.
<i>Burgeffia transalpina</i>	1	7.7	.	(1)	9+6	4	1,1	5	1	R	.
<i>Eilema complana</i>	2	1.36	3.8	(2)	9+6	.	.	.	2	P	R
<i>Gonospileia glyphica</i>	13	2.65- 5.6	1.8-3.18	10,31	6-8	2	.	.	2	P	.
<i>Gonospileia mi</i>	7	1.35-1.16	.	30	6,8-10	2	.	.	2	P	.
<i>Minoa murinata</i>	1		3.18	(1)	6-7 9-10	.	.	.	2	P	.
<i>Pseudopantthera macularia</i>	8	1.15- 5.6	.	26	8	.	.	.	2	P	.
<i>Siona lineata</i>	6	5.6-1.16	.	7	8+4	.	.	.	1	R	.
<i>Cidaria rivata</i>	1	5.6	.	(1)	6,8-9	.	.	.	2	P	.
<i>Ematurga atomaria</i>	1	5.6	.	(1)	5-8	.	.	.	1	P	.
<i>Ortholitha chenopodiata</i>	1	2.57	.	(1)	10+6	.	.	.	1	R	.

Die Familien mit dem höchsten Anteil rezedenter Arten (Nymphalidae und Hesperiiidae) lassen im Vergleich der beiden Jahre kaum Schwankungen hinsichtlich ihrer Individuenzahl erkennen, Familien mit einem großen Anteil dominanter Arten zeigen jedoch große Fluktuationen (Pieridae, Lycaenidae, Satyridae).

5.2.2 Angaben zur Biologie und Ökologie

In der Tabelle 21 sind die folgenden Angaben der im Untersuchungsgebiet vorkommenden Arten in einem Überblick zusammengestellt²²:

- Individuenzahl
- Flugzeit der Imagines
- Flugdauer
- Raupenzeit
- tiergeographische Angabe
- ökologischer Verbreitungstyp
- Habitatzugehörigkeit
- Generationenzahl
- Überwinterungsstadium
- Wanderverhalten.

5.2.2.1 Tiergeographische Angaben (Faunenelemente)

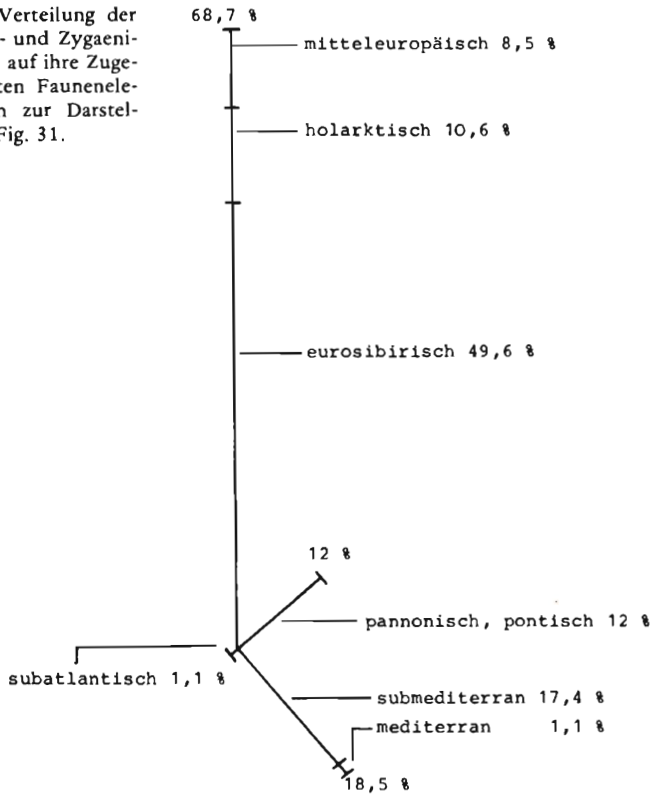
Die Lepidopteren (Tagfalter, Hesperiiiden und Zygaeniden) wurden arealgeographisch nach denselben Kriterien wie die Apidofauna und die Pflanzen eingestuft. Die z.T. sehr genauen Angaben, die über Schmetterlinge vorliegen, erleichtern eine arealgeographische Einordnung. Besonders ist in diesem Zusammenhang die Arbeit von KOSTROWICKI (1969) zu erwähnen, die die Verbreitung der Satyriden, Lycaeniden, Nymphaliden und Papilioniden behandelt. Die Hesperiiiden und Zygaeniden wurden – soweit möglich – in die arealgeographische Analyse mit einbezogen, die Arctiiden, Noctuiden und Geometriden jedoch nicht. Schon wegen der Vergleichbarkeit der Insektengruppen untereinander und in bezug auf die Vegetation kann das System von DE LATTIN (1957, 1967) nicht zugrundegelegt werden. Auch sollen im folgenden die Angaben nur im geographischen Sinne verwendet werden und sich nicht auf die Herkunft dieser Arten, auf ihr Ausbreitungszentrum oder ihr Glazialrefugium beziehen.

Die Figur 48 zeigt die prozentuale Verteilung der verschiedenen Arealtypen nach der hier gewählten Klassifizierung der im Gebiet vorkommenden Tagfalter, Hesperiiiden und Zygaeniden.

Im Gebiet dominieren eindeutig Arten mit holarktisch-eurosibirischem und mitteleuropäischem Verbreitungsschwerpunkt (68,7 %). Auch innerhalb der einzelnen Familien gehören die meisten Arten diesem Verbreitungstyp an. Charakteristisch für das eurosibirische Faunenelement sind besonders die Hesperiiiden und die Nymphaliden.

²² Dieser Übersicht liegt u.a. folgende Literatur zugrunde: BERGMANN 1952, BLAB & KUDRNA 1982, EITSCHBERGER & STEININGER 1980, FORSTER & WOHLFAHRT 1955, HIGGINS 1975, HIGGINS & RILEY 1978, KOCH 1966, KOSTROWICKI 1969, REISS & TREMEWAN 1967, STROHM 1933.

Fig. 48. Prozentuale Verteilung der Tagfalter-, Hesperiden- und Zygaeniden-Arten im Hinblick auf ihre Zugehörigkeit zu bestimmten Faunenelementen; Erläuterungen zur Darstellungsweise, s. Text zu Fig. 31.



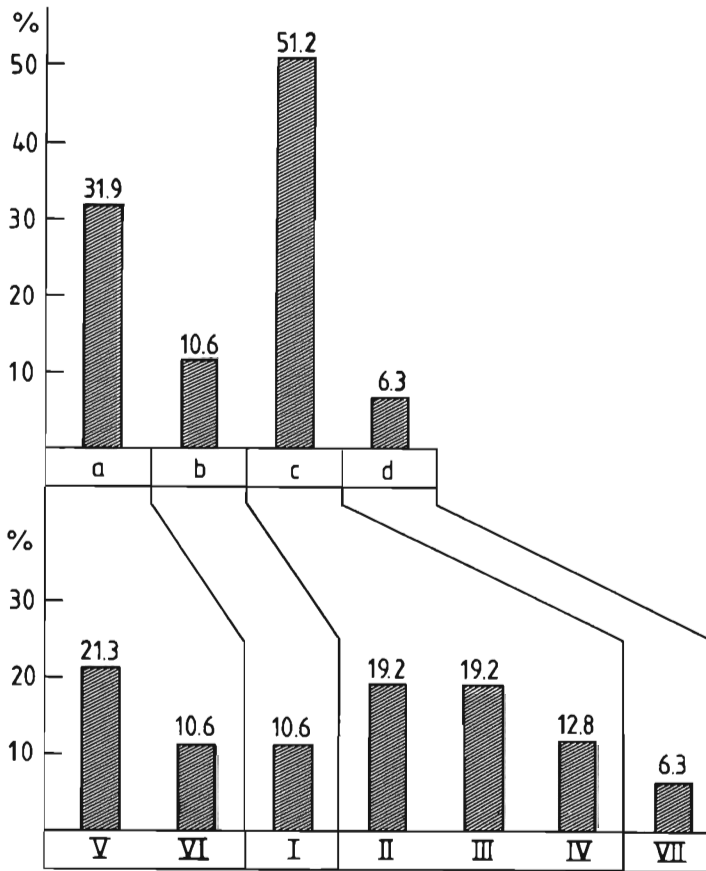
Für das Gebiet kennzeichnend ist ein hoher Prozentsatz von Arten des (sub-)mediterranen (18,5 %) und pannonischen (12 %) Faunenelementes. Mit Ausnahme von zwei Arten (*Thermophila meliloti* und *Zygaena filipendulae*) gehören alle Zygaeniden-Arten dem submediterranen und pannonischen Verbreitungsgebiet an. Einen recht hohen Anteil (sub-)mediterran verbreiteter Arten haben die Lycaeniden (19,1 %), einen recht hohen Anteil pannonisch verbreiteter Arten die Satyriden (28,6 %).

Das atlantische Faunenelement ist am wenigsten vertreten.

Die für die Apidofauna gefundenen arealgeographischen Zusammenhänge lassen sich weitgehend auch auf die Lepidofauna übertragen. Die Prozentanteile der verschiedenen Faunenelemente am Arealtypen-Spektrum sind fast identisch.

5.2.2.2 Ökologische Verbreitungstypen

Ähnlich wie bei der Apidofauna soll im folgenden auch für die Lepidofauna eine Unterteilung nach ökologischen Verbreitungstypen vorgenommen werden. Eine solche Typisierung nach den in Kapitel 5.1.2.2 näher beschriebenen Kriterien



ökologische Verbreitungstypen

a = euryök-eremophil, b = hypereuryök-intermediär,
c = euryök-hylophil, d = stenök-hylophil

ökologische Faltergruppen

I = Ubiquisten	IV = mesophile Waldarten
II = mesophile Offenlandarten	V = xerothermophile Offenlandarten
III = mesophile Arten offendländbestimmter Übergangsbereiche	VI = xerothermophile Gehölzbewohner
	VII = hygrophile Offenlandarten

Fig. 49. Prozentuale Verteilung der im Untersuchungsgebiet vorkommenden Lepidopteren-Arten nach „ökologischen Verbreitungstypen“ und „ökologischen Faltergruppen“ (weitere Erläuterungen, s. Text).

(Tab. 17) wurde bisher für Lepidopteren noch nicht durchgeführt. Die in BLAB & KUDRNA (1982) erarbeitete Einteilung in sogenannte „ökologische Falter-

Tabelle 22. Die ökologischen Verbreitungstypen und ökologischen Gruppen (nach Formationen aufgeschlüsselt) der im Gebiet vorkommenden Lepidopteren-Arten.

	hyperuryök intermediär	euryök-hylophil				euryök-eremophil		stenök-hylophil	
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	
<i>Pieris brassicae</i>	●								I <u>Ubiquisten</u> 5 Arten
<i>Inachis io</i>	●								
<i>Vanessa atalanta</i>	●								
<i>Cynthia cardui</i>	●								
<i>Aglais urticae</i>	●								
<i>Lasiommata megera</i>		●				○			II <u>mesophile Offenland-Arten</u> 9 Arten
<i>Lycaena phlaeas</i>			○						
<i>Erynnis tages</i>		●	○			○		○	
<i>Aphantopus hyperanthus</i>		●				○		○	
<i>Melanargia galathea</i>		●				○		○	
<i>Artogeia napi</i>		●				○		○	
<i>Coenonympha pamphilus</i>		●	○			○		○	
<i>Maniola jurtina</i>		●	○			○	○	○	
<i>Polyommatus icarus</i>		●	○			○		○	
<i>Zygaena filipendulae</i>			●						III <u>mesophile Ar- ten offenlandbe- stimmter Über- gangsbereiche</u> 9 Arten
<i>Pyrgus malvae</i>		○	●			○			
<i>Ochlodes venatus</i>		○	●						
<i>Leptidea sinapis</i>		○	●					○	
<i>Clossiana dia</i>		○	●			○		○	
<i>Heodes tityrus</i>		○	●			○		○	
<i>Callophrys rubi</i>		○	●	○				○	
<i>Anthocharis cardamines</i>		○	●			○		○	
<i>Cyaniris semiargus</i>		○	●	○				○	
<i>Lasiommata maera</i>			○	●					
<i>Thymelicus sylvestris</i>			○	●					
<i>Thermophila meliloti</i>			○	●					
<i>Argynnis paphia</i>				●				○	
<i>Gonepteryx rhamni</i>			○	●				○	
<i>Araschnia levana</i>				●				○	
<i>Colias australis</i>					●				V <u>xerothermophile Offenlandarten</u> 10 Arten
<i>Glaucopsyche alexis</i>					●				
<i>Aricia agestis</i>					●				
<i>Lysandra coridon</i>					●				
<i>Lysandra bellargus</i>					●				
<i>Lictoria achilleae</i>					●				
<i>Burgeffia transalpina</i>					●				
<i>Cupido minimus</i>					●				
<i>Mesembrynus purpuralis</i>		○			●				
<i>Agnumenia carniolica</i>		○			●				
<i>Hipparchia fagi</i>						●			
<i>Nordmannia acaciae</i>						●			
<i>Procris manni</i>						●			
<i>Iphiclides podalirius</i>			○			●			
<i>Melitaea phoebe</i>					○	●			
<i>Mellicta parthenoides</i>							●		VII <u>hygrophile Offenlandarten</u>
<i>Euphydryas aurinia</i>							●		
<i>Matocepha palaemon</i>		○					●	○	

● Hauptvorkommen ○ Nebenvorkommen

gruppen“ bzw. „Falterformationen“, die aus der Legende der Figur 49 hervorgehen, ermöglicht eine Zuordnung der einzelnen Lepidopteren-Arten zu ökologischen Verbreitungstypen im Sinne von PITTIONI & SCHMIDT (1942).

Die Unterteilungen von PITTIONI & SCHMIDT (1943) und BLAB & KUDRNA (1982) lassen sich wie folgt zur Deckung bringen (Fig. 49): Die euryök-eremophilen Arten nach PITTIONI & SCHMIDT entsprechen den xerothermophilen Arten nach BLAB & KUDRNA, die hyperuryök-intermediären Arten den Ubi-

quisten, die euryök-hylophilen den mesophilen und die stenök-hylophilen den hygrophilen Arten.

Eine Zuordnung der im Gebiet festgestellten Lepidopteren-Arten einerseits zu den ökologischen Gruppen nach BLAB & KUDRNA, andererseits zu den ökologischen Verbreitungstypen nach PITTIONI & SCHMIDT ergab folgende Verteilung (Fig. 49, Tab. 22):

a) Der euryök-eremophile Verbreitungstyp

Fast ein Drittel aller Arten (31,9 %) ist diesem Verbreitungstyp zuzuordnen. Es sind Bewohner xerothermer Rasengesellschaften (21,3 %) und Arten, die ihren Verbreitungsschwerpunkt in lichten Trockenwäldern und an Waldrändern haben (10,6 %). Bei den xerothermophilen Offenlandarten handelt es sich mit einer Ausnahme (*Colias australis*) nur um Lycaeniden und Zygaeniden. Die Bewohner xerothermer Gehölzvegetation dagegen sind fünf verschiedenen Lepidopteren-Familien zuzuordnen (Satyriden, Lycaeniden, Zygaeniden, Papilioniden und Nymphaliden). Bezeichnend für die Arten dieses Verbreitungstyps ist, daß sie weitgehend auf trockene Standorte beschränkt bleiben und keine Nebenvorkommen in frischeren Biotoptypen besitzen (Tab. 22). Der Anteil der euryök-eremophilen Elemente der Lepidofauna (31,9 %) gleicht fast föllig dem der Apidofauna (33,7 %).

b) Der hypereuryök-intermediäre Verbreitungstyp

Nur ein Zehntel aller Arten gehört diesem Verbreitungstyp an. Hierbei handelt es sich ausschließlich um Ubiquisten und Wanderfalter. Mit einer Ausnahme (*Pieris brassicae*) gehören alle Arten der Familie der Nymphaliden an.

c) Der euryök-hylophile Verbreitungstyp

Ähnlich wie auch bei der Apidofauna gehören die meisten der im Gebiet vorkommenden Lepidopteren-Arten diesem ökologischen Verbreitungstyp an (Apidofauna: 42,2 %, Lepidofauna: 51,2 %). Etwa zwei Drittel dieser Arten sind an Waldsäume, Waldmäntel, Hecken und Gebüschgruppen gebunden, die übrigen nur gelegentlich an solchen Waldrand-Ökotonen zu finden. Die vielfältigen Ökoton-Strukturen des Gebietes, möglicherweise auch die Versaumung der Fläche bedingen den hohen Anteil von Vertretern dieses Verbreitungstyps. Bei den mesophilen Offenlandarten gehören zahlreiche Vertreter zu den Satyriden (56 %), während alle anderen ökologischen Gruppen Vertreter der verschiedensten Familien umfassen, ohne daß eine Familie besonders stark vertreten wäre. Die Arten dieser Gruppe zeigen eine größere ökologische Valenz als die des euryök-eremophilen Verbreitungstyps. Sie haben oft zahlreiche Nebenvorkommen (Tab. 22) und können – wie dies insbesondere die Offenlandarten und Arten offenlandbestimmter Übergangsbereiche demonstrieren – sowohl in trockenen als auch in feuchten Habitattypen vorkommen.

d) Der stenök-hylophile Verbreitungstyp

Dazu gehören drei hygrophile Offenlandarten: *Mellicta partbenoides*, *Euphydryas aurinia* und *Caterocephalus palaemon*.

Über die Hälfte (57,1 %) aller Lepidopteren-Arten sind als mesophile Arten einzustufen, die mittlere Feuchtigkeitsverhältnisse bevorzugen. Einen hohen Prozentsatz stellen zudem xerothermophile Arten (35,8 %); sie sind charakteristische Zeiger für die klimatische Sonderstellung des Untersuchungsgebietes. Nur 7,1 % aller Arten sind als feuchtigkeitsliebende Arten zu bezeichnen. Diese ökologische Gruppe tritt wegen der trocken-warmen Standorte im Gebiet in den Hintergrund.

Den größten Anteil euryök-eremophiler Arten haben die Zygaeniden (71,4 %) und die Lycaeniden (54,6 %). Bei den folgenden Familien ist der Anteil euryök-hylophiler Elemente; der Anteil hypereuryök-intermediärer Elemente liegt dem Pieriden (66,6 %). Die Nymphaliden zeigen das breiteste Spektrum an ökologischen Verbreitungstypen, wobei der hypereuryök-intermediäre Typ aufgrund der zahlreichen Ubiquisten für diese Familie besonders charakteristisch ist. Hylophilstenöke Arten treten nur bei den Hesperiidien und Nymphaliden auf.

Die prozentuale Verteilung der Lepidofauna auf die ökologischen Verbreitungstypen entspricht in groben Zügen der der Apidofauna. Ein geringer Unterschied besteht in dem bei den Lepidopteren um 10 % höheren Anteil euryök-hylophiler Elemente; der Anteil hyper-euryök-intermediärer Elemente liegt demgegenüber um etwa 10 % niedriger. Der Anteil euryök-eremophiler und stenök-hylophiler Arten ist bei der Apidofauna und Lepidofauna fast identisch.

Das Spektrum der ökologischen Verbreitungstypen eines Gebietes spiegelt gut dessen Standortsbedingungen wider. Da die für die apoiden Hymenopteren und Lepidopteren gewonnene Verteilung fast deckungsgleich ist, können ähnliche Ansprüche beider Tiergruppen postuliert werden. Der höhere Anteil von hypereuryök-intermediären Arten bei den apoiden Hymenopteren liegt in dem höheren Prozentsatz synanthroper Arten begründet.

Auch bei den Lepidopteren wird deutlich, daß die ökologische Valenz einer Art in direktem kausalen Zusammenhang mit ihrer arealgeographischen Verbreitung steht:

Bei holarktisch bzw. eurosibirisch verbreiteten Arten überwiegt der euryök-hylophile, bei submediterrän und pannonisch verbreiteten Arten eindeutig der euryök-eremophile Verbreitungstyp. Die eurosibirischen Arten zeigen das größte Spektrum an ökologischen Verbreitungstypen. Hier sind auch Arten vertreten, die dem euryök-eremophilen Verbreitungstyp angehören. Die als Ubiquisten einzustufenden Arten des hypereuryök-intermediären Verbreitungstyps sind holarktisch oder eurosibirisch verbreitet.

Da sich die Ergebnisse mit denen der Apidofauna weitgehend decken, sei auf die dortige Diskussion verwiesen.

5.2.2.3 Habitatzugehörigkeit

Die im Gebiet vorkommenden Lepidopteren-Arten wurden den von BLAB & KUDRNA (1982) unterschiedenen Habitattypen zugeordnet (Tab. 22):

Bei 10,6 % aller im Gebiet vorkommenden Lepidopteren-Arten handelt es sich um Ubiquisten mit einer sehr breiten ökologischen Valenz (Fig. 49). 52,4 % der

stärker Habitat-gebundenen Arten sind typisch für freies, offenes Gelände; 47,6 % Arten bevorzugen Buschgruppen, Waldsäume, Waldmäntel oder lichte Wäldchen. Die Hälfte dieser zuletzt charakterisierten Arten ist noch in starkem Maß an offenes Gelände gebunden, während die andere Hälfte bereits typische Wald- bzw. Waldrandarten enthält.

Die als xerothermophil eingestufteten Arten (Tab. 22) können durchweg als „Charakterarten“ des *Mesobrometum* angesehen werden. Die meisten mesophilen Offenlandarten haben oft auch ein Nebenvorkommen in Halbtrockenrasen-Gesellschaften, ihr Verbreitungsschwerpunkt liegt jedoch eindeutig in nicht zu stark gedüngten, Kräuter-reichen Wirtschaftswiesen der *Molinio-Arrhenatheretea*.

Charakteristisch für Trockenrasen-Habitate sind vor allem die Lycaeniden und die Zygaeniden; für mesophile Offenlandbereiche sind Satyriden kennzeichnend. Die Nymphaliden verteilen sich – ähnlich wie auch die Pieriden – sehr gleichmäßig auf verschiedene Habitattypen. Die Hesperiden zeigen die stärkste Bindung an Waldränder und Wälder.

Typische Waldarten finden sich nur bei den eurosibirisch verbreiteten Arten. Der größte Anteil der eurosibirischen Arten besiedelt Grenzbereiche zwischen Offenland und Wald oder kommt nur in Rasengesellschaften vor. Die submediterran und pannonisch verbreiteten Arten verteilen sich je zur Hälfte auf solche des Offenlandes und solche, die in Gebieten mit Gebüsch und Gehölzen vorkommen.

Aufgrund des zum Teil viel größeren Flugareals einzelner Schmetterlingsarten ist eine Zuordnung zu einem bestimmten Habitattyp viel schwieriger als bei den meisten Bienenarten. Besonders die mesophilen Schmetterlingsarten (euryök-hylophiler Verbreitungstyp) kennzeichnet eine größere ökologische Valenz, so daß sie häufig auch an trockeneren und frischeren Standorten anzutreffen sind. Das größere „home range“ vieler Lepidopteren-Arten macht es ihnen möglich, sich über die Wahl eines bestimmten Habitattyps günstige Klimabereiche „auszusuchen“. Bezeichnenderweise werden von den meisten Lepidopteren Gebiete bevorzugt, die ein reichhaltiges Vegetationsmosaik bieten und somit gleichzeitig vielfältige Klimagradienten aufweisen. Nur die xerothermophilen Arten (besonders Vertreter der Lycaeniden und Zygaeniden) scheinen auf eine solche Vielgestaltigkeit des Lebensraumes nicht angewiesen zu sein. Charakteristisch für die Lycaeniden und besonders für die Zygaeniden ist ein hoher Anteil submediterraner und pannonischer Elemente. Diese Familien haben gleichzeitig einen großen Prozentsatz von Arten, die dem euryök-eremophilen Verbreitungstyp angehören.

Eine Zuordnung der mesophilen Arten zu verschiedenen Habitattypen bereitet aus Gründen ihrer größeren ökologischen Amplitude erhebliche Schwierigkeiten. Am leichtesten lassen sich die Hesperiden des Untersuchungsgebietes einstufen, die ausschließlich eurosibirisch verbreitet sind und die stärkste Bindung an Waldstandorte zeigen. Mit 80 % enthalten die im Gebiet vorkommenden Hesperiden auch einen besonders hohen Anteil euryök-hylophiler Arten. Dennoch sind die eurosibirisch verbreiteten Arten keinesfalls nur dem euryök-hylophilen Verbreitungstyp zuzuordnen. Ähnlich den Ergebnissen bei der Apidofauna zeichnet sich gerade das eurosibirische Faunenelement durch ein besonders großes Spektrum von Arten mit verschiedenen ökologischen Verbreitungstypen aus, was

auf die Vielgestaltigkeit der Primärstandorte schließen läßt. Bei den Nymphaliden erklärt sich das breite Spektrum ökologischer Verbreitungstypen durch den hohen Anteil von Ubiquisten, bei den Pieriden durch ihr verschiedenartiges Arealtypen-Spektrum. Neben eurosibirisch verbreiteten Arten haben die Pieriden auch einen hohen Anteil submediterran verbreiteter Arten. Bei den Satyriden überwiegt – trotz des hohen Anteils pannonischer Arten – der euryök-hylophile Verbreitungstyp. Viele Satyriden-Arten scheinen im Vergleich zu den ortstreuere Lycaeniden und Zygaeniden die für sie ungünstigen tages- und jahreszeitlichen Klimaperioden durch Ortswechsel in klimatisch günstigere Bereiche auszugleichen.

5.2.2.4 Futterpflanzen der Larven

40 der 47 Lepidopteren-Arten (Papilionoidea, HesperIIDae, Zygaenidae) des Untersuchungsgebietes finden ihre Raupenfutterpflanze im Gebiet selbst vor, die übrigen 7 Arten in unmittelbarer Umgebung (s. ausführlich KRATOCHWIL 1983a). Besonders große Bedeutung als Raupenfutterpflanze besitzen *Coronilla varia*, an der 8 Arten, *Lotus corniculatus*, an dem 7, und *Hippocrepis comosa*, an der 5 Arten als Raupe leben. Diese drei Pflanzenarten dienen fast einem Viertel aller im Gebiet vorkommenden Lepidopteren-Arten (23,4 %) als Raupenfutterpflanzen.

5.2.3 Phänologie

5.2.3.1 Allgemeines

Lepidopteren waren in den Jahren 1979 und 1980, ähnlich wie auch die apoideen Hymenopteren, im Gebiet von März bis Anfang Oktober aktiv, wobei höhere Artenzahlen (mehr als 10 Arten/Dekade) erst ab Mitte Mai bis etwa Ende August auftraten (Fig. 50). 1979 wurde die höchste Artenzahl Anfang August (17 Arten) erreicht, 1980 bereits im Juni (18 Arten).

In unseren geographischen Breiten bieten besonders die Monate Mai bis August mit ihren höheren Temperaturen und der längeren Sonnenscheindauer

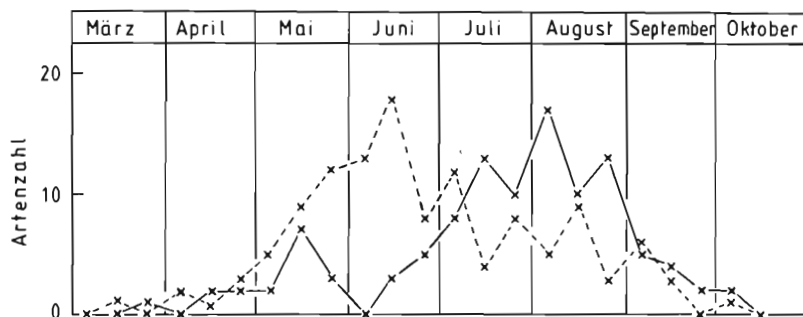


Fig. 50. Anzahl der Lepidopteren-Arten pro Dekade im Jahresverlauf 1979 und 1980: 1979 —, 1980 - - -.

günstige Zeiten für eine erhöhte Aktivität der adulten Lepidopteren. Bei Temperaturen unter 18 °C und über 30 °C, bei starker Bewölkung, bei Niederschlägen und bei stärkerem Wind (einem Wert über 3 in der BEAUFORT-Skala) ist die Aktivität der meisten Lepidopteren-Arten stark eingeschränkt (STEFFNY 1982).

5.2.3.2 Die Flugzeiten der einzelnen Lepidopteren-Familien

Die verschiedenen Lepidopteren-Familien zeigen eine deutliche jahreszeitliche Staffelung der Aktivitätszeiten ihrer Adultstadien (Fig. 51). Dies gilt in besonderem Umfang für die von ihren Abundanzen her im Gebiet dominierenden Familien (Pieridae, Zygaenidae, Hesperidae, Satyridae und Lycaenidae).

Auch die zeitliche Staffelung der Aktivitätszeiten einzelner Lepidopteren-Familien und deren Arten kann nur als ein Produkt selektiver Prozesse verstanden werden. Es ist schwer vorstellbar, daß diese Abstufung der Flugzeiten – ähnlich wie bei den Apidofauna – ebenfalls unter dem Selektionsdruck der Konkurrenzvermeidung um das limitierte Nahrungsangebot entstanden ist und ferner zu

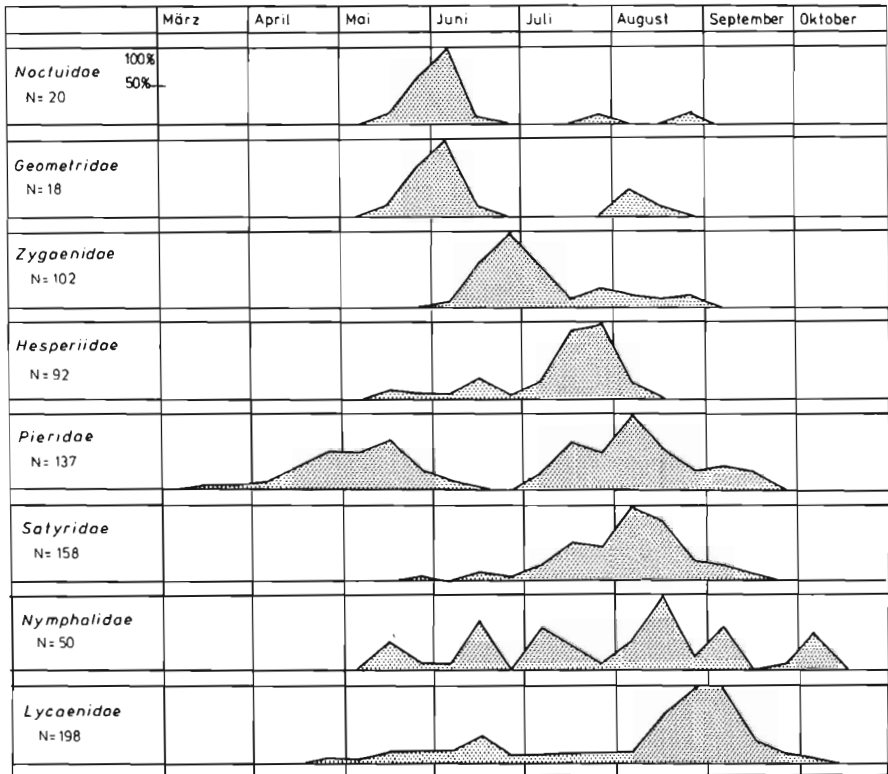


Fig. 51. Phänologie der Blütenbesuchs-Aktivität der im Untersuchungsgebiet vorkommenden Lepidopteren-Familien; maximal in den Jahren in einer Dekade erreichte Blütenbesuchshäufigkeit pro Familie = 100 %; Summenkurven der Jahre 1979 und 1980.

einer Anpassung an das jeweils vorhandene Nahrungsangebot geführt hat. Da jedoch mit Ausnahme der Micropterygiden und *Heliconius*-Arten (GILBERT 1972) Schmetterlinge sich nicht von Pollen ernähren und auch nicht – wie die meisten Bienenarten – Brutfürsorge betreiben, wo große Nahrungsmengen benötigt werden, erscheint eine Konkurrenzvermeidung um ein begrenztes Nahrungsangebot kaum nötig. Viele Lepidopteren-Arten besitzen darüberhinaus die Fähigkeit, über Labialdrüsen Flüssigkeit abzusondern, um auch noch kleinste Zuckerkristalle auflösen und aufnehmen zu können. Wenn nicht in quantitativer Hinsicht, so könnte aber doch unter qualitativen Gesichtspunkten (bestimmte Aminosäuren, Alkaloide im Nektar) eine Konkurrenz um bestimmte Nektarquellen eine besondere Bedeutung haben.

Erschwert wird bei Lepidopteren eine Erklärung der gestaffelten Phänologie der Flugzeiten auch dadurch, daß bereits die Larven phytophag sind²³, auch hier eine Synchronisation mit der Futterpflanze notwendig wird und ebenfalls Konkurrenzphänomene auftreten können. Hinzu kommt außerdem bei Lepidopteren, daß verschiedene Entwicklungsstadien überwintern können. Arten, die Puppen- oder Adultüberwinterer sind, können viel früher im Jahr mit ihrer Flugzeit beginnen als solche, die im Larven- oder gar im Ei-Stadium überdauern. Aus diesen verschiedenen Gründen ist die Phänologie bei den Lepidopteren viel schwieriger auf bestimmte Ursachen zurückzuführen als bei den apoiden Hymenopteren.

Die Pieriden haben einen Aktivitätsgipfel Mitte Mai, einen zweiten Mitte Juli/Anfang August, die Zygaeniden Ende Juni, die Hesperiden Mitte bis Ende Juli, die Satyriden Anfang August und die Lycaeniden Ende August bis Anfang September (Fig. 51). Die zwei Aktivitätsmaxima der Pieriden sind auf den hohen Anteil bivoltiner Arten innerhalb dieser Familie zurückzuführen. Nur *Gonepteryx rhamni* und *Anthocharis cardamines* sind monovoltin.

Bei den Nymphaliden kommen die stärksten jahreszeitlichen Abundanzschwankungen vor. Sie fliegen im Gebiet von Mai bis Oktober und haben ihr Aktivitätsmaximum im August. Diese stärkeren jahreszeitlichen Abundanzschwankungen beruhen darauf, daß sie häufig „vagabundieren“ und somit phänologisch kaum für ein Gebiet prägend sind.

5.2.3.3 Die Staffelung der Flugzeiten verschiedener Lepidopteren-Arten

Eine deutliche zeitliche Staffelung zeigen die im Frühjahr auftretenden Pieriden-Arten *Gonepteryx rhamni*, *Anthocharis cardamines* und *Leptidea sinapis* (Fig.

²³ Das Phänomen, daß im Larven- und im Adultstadium unterschiedliche Nahrungsquellen genutzt werden, kann als Konkurrenzvermeidung verschiedener Entwicklungsstadien interpretiert werden. Jedoch ist hier noch ein weiterer Gesichtspunkt wichtig: Im Larvenstadium ist es entscheidend, daß mengenmäßig möglichst viel Nahrung zur Verfügung steht. „Nahrungsquantität“ steht – unter gewissem Vorbehalt – oft vor „Nahrungsqualität“. Anders im Adultstadium; hier kommt einer qualitativ hochwertigen Nahrung (z.B. für die Oogenese) eine wichtigere Rolle zu. Seit den Untersuchungen von BAKER & BAKER (1973a, b, 1975, 1976, 1977) wissen wir, daß auch der Nektar eine wichtige Stickstoffquelle sein kann und darüber hinaus zahlreiche Substanzen (Alkaloide, Lipide, Vitamine u.a.) enthält.

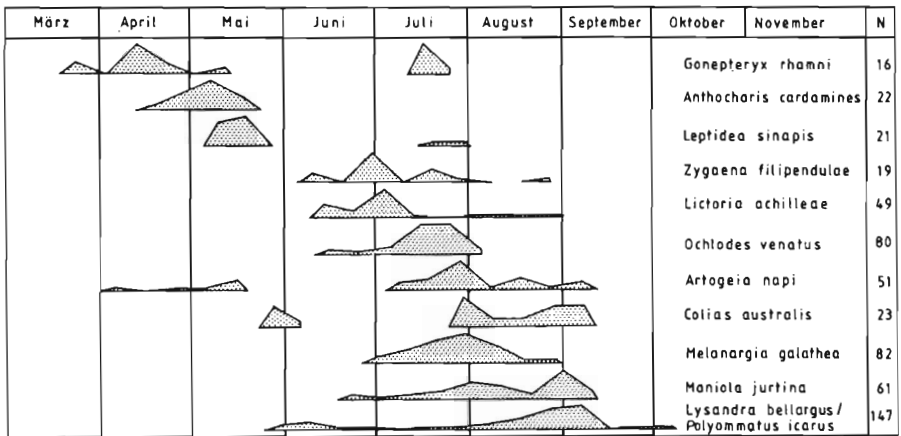


Fig. 52. Jahreszeitliche Staffelung einiger Lepidopteren-Arten; N = Anzahl der dieser Phänologie zugrunde liegenden Individuen; maximal von einer Art in einer Dekade erreichte Individuenzahl = 100 %; Summenkurven 1979–1980.

52). Die Ende Juni/Anfang Juli ihr Maximum erreichenden Zygaeniden-Arten *Zygaena filipendulae* und *Lictoria achilleae* sind zeitlich nicht voneinander separiert. Ein ebenfalls gleiches Aktivitätsmaximum Ende Juli haben *Ochlodes venatus*, *Artogeia napi* (2. Generation), *Colias australis* und *Melanargia galathea*. Ende August und Anfang September erreichen schließlich *Maniola jurtina* und die Gruppe der Lycaeniden-Arten *Lysandra bellargus*, *Polyommatus icarus* und *Lysandra coridon* ihre Aktivitätsgipfel (Fig. 52). Die Flugdauer der genannten Arten liegt im Durchschnitt bei 75,3 Tagen. Beginn und Ende der Flugzeit, Flugdauer sowie der Zeitpunkt des Aktivitätsgipfels stimmen bei einem Vergleich der sieben abundanzstärksten Lepidopteren-Arten in den Jahren 1979 und 1980 weitgehend miteinander überein.

Die recht früh im Jahr erscheinenden Pieriden-Arten lassen die deutlichste jahreszeitliche Staffelung der Flugzeiten unter den Lepidopteren erkennen. Sie verhalten sich somit recht ähnlich den ebenfalls früh im Jahr fliegenden *Andrena*-Arten bei den apoiden Hymenopteren. Das frühe Auftreten von *Gonepteryx rhamni* ist einleuchtend: Als Adultüberwinterer kann diese Art mit Einsetzen günstiger Witterungsbedingungen im Frühjahr sofort flugaktiv sein. *Gonepteryx rhamni* hat von allen im Gebiet vorkommenden Lepidopteren-Arten mit die längste Flugzeit: von Juli bis in den Herbst und nach Überwinterung als Imago bis Mitte Mai (LEDERER 1939). Für eine über einen so langen Zeitraum flugaktive Art ist es besonders wichtig, ein möglichst breites Nahrungspflanzen-Spektrum nutzen zu können.

Auch das frühe Erscheinen von *Anthocharis cardamines* und *Leptidea sinapis* ist nur möglich, weil nach Überwinterung im Puppenstadium die Imagines sofort schlüpfen können. So tritt auch das Landkärtchen (*Araschnia levana*), der einzige Puppenüberwinterer unter den mitteleuropäischen Nymphaliden, bei uns bereits sehr früh im Jahr (April) auf (KRATOCHWIL 1978).

Da der Anteil bivoltiner Arten (*Artogeia napi*, *Pieris brassicae*, *Leptidea sinapis*, *Colias australis* u.a.) innerhalb der Pieriden sehr groß und das in beiden Generationen zur Verfügung stehende Nahrungspflanzen-Angebot sehr verschieden ist, müssen diese Arten in der Lage sein, möglichst viele verschiedene Nahrungsquellen nutzen zu können.

Sowohl *Maniola jurtina* als auch die Artengruppe *Lysandra coridon*/*Polyommatus icarus* haben im Gebiet eine besonders lange Flugzeit (Juni bis September). Sie erreichen Ende August/Anfang September zu einem Zeitpunkt im Jahr gemeinsam ihr Aktivitätsmaximum, an dem im Untersuchungsgebiet besonders die Saum-Pflanzenarten (z.B. *Origanum vulgare*) in hoher Blumdichte vorkommen. Die Abnahme der Arten- und Individuen-Zahl der Bienen und die Fülle an Nektarquellen vermindern den Konkurrenzdruck um die Nahrung. Es ist sehr wahrscheinlich, daß sich viele der spät fliegenden Arten kaum noch in ihrem Nektarpflanzen-Spektrum unterscheiden.

Die Flugzeit der im Gebiet vorkommenden Lepidopteren ist im Durchschnitt länger als die der solitären Bienen, die – wie der blütenökologische Teil zeigen wird – eine stärkere Nahrungspräferenz und dadurch bedingt auch eine stärkere Synchronisation mit ihren Nahrungspflanzen besitzen. Die Flugzeit der Lepidopteren ist jedoch kürzer als die der Brutpflege-treibenden sozialen Bienenarten, die hierfür eine längere Flugzeit benötigen.

Die geringe jährliche Variation in bezug auf Beginn und Ende der Flugzeit, Flugdauer und Zeitpunkt des Aktivitätsgipfels bei den Adulttieren sprechen zumindest bei den ortstreuen Arten für eine sehr starke phänologische Fixierung. An anderer Stelle (KRATOCHWIL 1978, 1980) wurden bereits Mechanismen vorgestellt, die für eine Steuerung der Phänologie bei Schmetterlingsarten verantwortlich sind. Die dort dargelegten Ergebnisse zeigen, mit welcher Genauigkeit eine Art über bestimmte Signalfaktoren (Photoperiode) eine Zeitpunktbestimmung im Jahr vornehmen kann.

5.2.3.4 Die jahreszeitliche Verteilung der nach verschiedenen Arealtypen, Habitattypen und ökologischen Verbreitungstypen aufgeschlüsselten Arten

Die eurosibirisch verbreiteten Arten erreichen ihr Aktivitätsmaximum im Mai, Juni und August, die zusätzlich submediterran verbreiteten Arten im August, die zusätzlich pannonisch verbreiteten Arten im August und September (Fig. 53).

Die euryök-hylophilen Arten haben ein Aktivitätsmaximum im Mai, Juni und August, die euryök-eremophilen Arten von Juni bis August, die stenök-hylophilen Arten im Juni (Fig. 54).

Arten, die sich in ihrer Habitatzugehörigkeit voneinander unterscheiden, zeigen auch ein unterschiedliches phänologisches Verhalten (Fig. 55). Während die mesophilen Waldarten und die hygrophilen Offenlandarten im Juni ihr Aktivitätsmaximum haben, liegt der Aktivitätsgipfel der xerothermophilen Offenlandarten und der xerothermophilen Gehölbewohner im Juli und der der mesophilen Offenlandarten erst im September. Die mesophilen Arten offenlandbestimmter Übergangsbereiche haben im Gebiet sowohl im Juni als auch im August ein Aktivitätsmaximum.

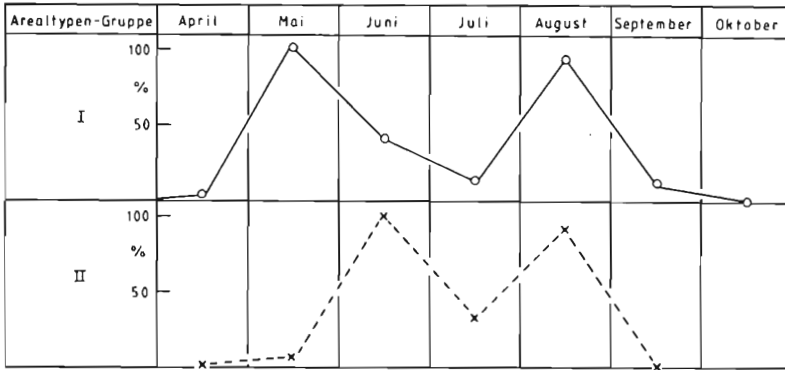


Fig. 53. Jahreszeitliche Verteilung der nach verschiedenen Arealtypen-Gruppen aufgeschlüsselten Arten. Der Monat mit der größten Anzahl von Arten mit einem Aktivitätsmaximum wurde pro Arealtypen-Gruppe = 100 % gesetzt.

I: Arten mit holarktischer, eurosibirischer und mitteleuropäischer Verbreitung.

II: Arten mit zusätzlich submediterraner und pannonisch-pontischer Verbreitung.

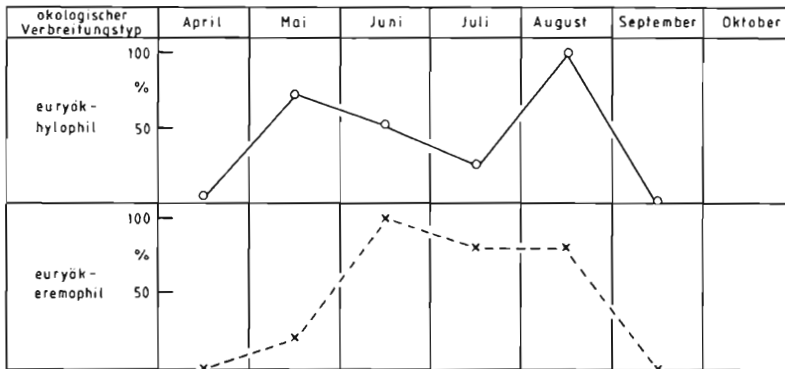


Fig. 54. Jahreszeitliche Verteilung der euryök-hylophilen und euryök-eremophilen Lepidopteren-Arten. Der Monat mit der größten Anzahl von Arten mit einem Aktivitätsmaximum wurde pro Gruppe = 100 % gesetzt.

Wie bereits angesprochen wurde, können Schmetterlinge aufgrund der größeren Mobilität durch entsprechende Ortswahl eher klimatisch günstigere Lokalitäten aufsuchen als die ortsgebundeneren Kleinbienen mit ihrem kleineren Flugareal. Schmetterlingsarten, die nach ihrem ökologischen Verbreitungstyp als hylophil einzustufen sind, suchen in den heißen Monaten schattigere Bereiche des Waldrandes und des lichten Waldes auf und entgehen so der starken Insolation. Ein Ausweichen auf das kühlere Frühjahr ist für mobilere Arten daher nicht notwendig. Als Beispiel sind die im Gebiet vorkommenden hylophilen und zudem auch alle eurosibirisch verbreiteten Hesperiden-Arten zu nennen. Sie bevorzugen mäßig feuchte Stellen im Bereich von Waldmänteln, Säumen und anderen

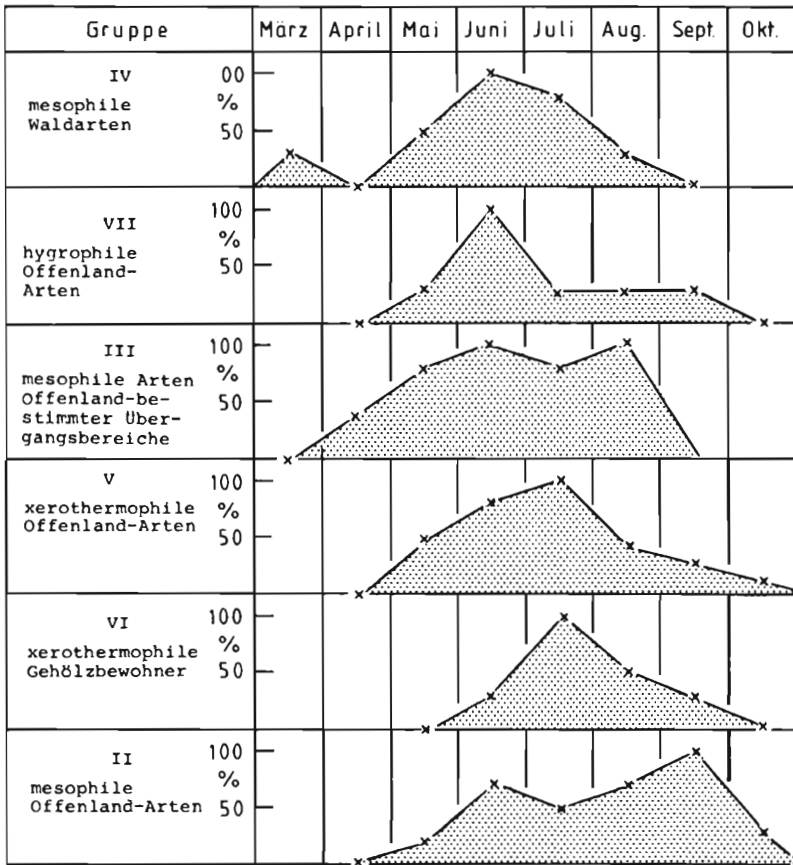


Fig. 55. Phänologisches Verhalten der nach ökologischen Formationen unterschiedenen Lepidopteren-Arten. Der Monat mit der größten Anzahl flug- und blütenbesuchsaktiver Arten wurde = 100 % gesetzt.

geschützten Stellen, an denen im Sommer und Hochsommer nicht allzu hohe Temperaturen auftreten. Die im Gebiet vorkommenden mesophilen Schmetterlingsarten besitzen eine recht große ökologische Amplitude. In der Regel bevorzugen sie mittlere Feuchtigkeitsverhältnisse und folgen durch Ortswechsel bestimmten Vorzugstemperaturen.

Bei den eurosibirisch verbreiteten Arten handelt es sich im wesentlichen um euryök-hylophile Arten, die offenlandbestimmte, zum Teil auch gehölzreichere Übergangsbereiche besiedeln. Der hohe Anteil an bivoltinen Arten spiegelt sich in zwei Aktivitätsgipfeln im Jahr wider (Mai/Juni und August). Die lange Vegetationsperiode und die für viele Lepidopteren-Arten günstigen Bedingungen der gemäßigten Breiten bieten solchen potentiell bivoltinen, zum Teil sogar polyvol-

tinen Arten günstige Voraussetzungen. Für das eurosibirische Faunengebiet sind besonders die Waldarten charakteristisch, die gleichzeitig auch alle dem euryök-hylophilen Verbreitungstyp angehören. Zusammen mit den stenök-hylophilen Arten, die ebenfalls eurosibirisch (eine Art holarktisch, eine andere atlantisch) verbreitet sind, erreichen sie ihre Hauptaktivität im Juni. Die Waldarten meiden das Offenland, jedoch nicht die blumenreichen Waldränder. Im Juni zur Zeit der „phänologischen Lücke“ der Rasengesellschaften spielen Waldränder (Saum- und Mantelgesellschaften) infolge ihres großen Blumenreichtums eine wesentliche Rolle als Nektarweide; so haben z.B. *Rubus fruticosus*-Mäntel eine besondere Bedeutung (STEFFNY 1982).

Die euryök-eremophilen Arten erreichen nur in den wärmeren Monaten (Juni, Juli und August) ihr Aktivitätsmaximum. Zu ihnen gehören ausschließlich xerothermophile Offenlandarten und xerothermophile Gehölzbewohner. Diese Arten können durchweg auch als „Charakterarten“ der Trockenrasen-Zönose eingestuft werden. Ihren arealgeographischen Schwerpunkt haben die xerothermophilen Offenlandarten z.T. im eurosibirischen Bereich (auf das natürliche Vorkommen von primären Trockenstandorten wurde bereits hingewiesen), in besonderem Maße aber in der submediterranen und pannonischen Region, die xerothermophilen Gehölzbewohner des Untersuchungsgebietes nur in der letzteren. Sehr auffällig ist, daß die Zygaeniden mit dem höchsten Anteil submediterran und pannonisch verbreiteter Arten im Juni ihr Aktivitätsmaximum erreichen, die Satyriden und Lycaeniden mit einem hohen Anteil zusätzlich pannonisch verbreiteter Arten erst sehr spät im Jahr (August und September). Sehr deutlich unterscheiden sich die beiden letzten Familien hinsichtlich ihres Spektrums an ökologischen Verbreitungstypen. Während sich die Lycaeniden durch einen großen Prozentsatz an xerothermophilen Offenlandarten (46 %) und mesophilen Arten offenlandbestimmter Übergangsbereiche (27 %) auszeichnen, fällt bei den Satyriden ein besonders hoher Anteil mesophiler Offenlandarten (71 %) auf. Die Lycaeniden sind – ähnlich wie die Zygaeniden – besonders stark an die wärmsten offenen Standorte gebunden (MALICKY 1970). Dies zeigt auch der geringere Anteil xerothermer Gehölzbewohner bei den zusätzlich submediterran und pannonisch verbreiteten Arten dieser Familie. Auch zählen die Lycaeniden – ähnlich wie auch die Zygaeniden – zu den „ortstreueren“ Arten, die zum Teil nur ein recht kleines Flugareal besitzen und kaum Ortswechsel durchführen. Anders die Satyriden: ihr arealgeographischer Schwerpunkt liegt eindeutig in den gemäßigten Breiten (KOSTROWICKI 1969).

Die unterschiedlichen Aktivitätszeiten der blütenbesuchenden Lepidopteren können – ähnlich wie die der apoiden Hymenopteren – auch in einen arealgeographischen Bezug gebracht werden. Aufgrund der größeren Mobilität der Lepidopteren ist eine jahreszeitliche temperaturbedingte Einnischung weniger notwendig als bei den stärker ortsgewundenen wenig mobilen Kleinbienen.

Bemerkenswert sind auch bei den Lepidopteren die Haupt-Aktivitätszeiten der zusätzlich submediterran und pannonisch verbreiteten Arten im Juni, August und September.

6. Blütenökologische Ergebnisse und Synthese

6.1 Problemstellung

Besonderer Wert soll bei der Besprechung der einzelnen Beobachtungen und der blütenökologischen Analyse auf die Beantwortung oder Diskussion folgender Fragen gelegt werden:

1. Für welche Insektenarten läßt sich aufgrund der Beobachtungen aus dem Untersuchungsgebiet und im Vergleich mit den aus der Literatur bekannten Angaben ein stenantes Verhalten feststellen, und wie ist es evolutionsbiologisch zu deuten?
2. Welche blütenbesuchenden Insektenarten haben ein sehr breites Nahrungspflanzen-Spektrum, welche Gründe sind hierfür anzuführen, und welche Auswirkungen hat dieses Verhalten auf die Blütenbesucher-Gemeinschaft und auf die Phytozönose?
3. Gibt es bei den um die Nektar- und Pollenquellen konkurrierenden Insektenarten Anpassungen oder Verhaltensweisen, die auf eine Konkurrenzvermeidung schließen lassen?
4. Ist ein Zusammenhang zwischen der arealgeographischen Verbreitung einzelner Insektenarten und -gemeinschaften, ihren bevorzugten Nahrungspflanzen und Pflanzengesellschaften zu erkennen?

Zu 1:

Unter *Stenanthie* ist in diesem Zusammenhang eine Bevorzugung weniger Pflanzenarten, weniger oder einer Pflanzengattung(en) oder weniger oder einer Pflanzenfamilie(n) zu verstehen. Bei *Euryanthie* wird demgegenüber von den einzelnen Insektenarten ein sehr großes und unterschiedliches Pflanzenarten-Spektrum aufgesucht²⁴. Das angeborene stenante Verhalten ist artspezi-

²⁴ In der Regel dient der Blütenbesuch dem Nahrungserwerb für das Insekt selbst oder bei Brutpflegenden Arten (zahlreiche apoide Hymenopteren-Arten) für die Nachkommenschaft. Dies schließt jedoch nicht aus, daß der Blütenbesuch auch zu einer Vielzahl anderer Zwecke dienen kann: Gewinnung von „Parfum“-Stoffen (VOGEL 1966), Ölen (VOGEL 1969, 1974, 1976), Harzen, Nistbaustoffen (z.B. für Arten der Gattung *Megachile*, die ihre Brutkammern mit Laub- und Blütenblättern auskleiden); zum Schutz bei Regen und als Übernachtungsplatz (s. z.B. HOROWITZ 1976); als Brutplatz (z.B. für zahlreiche Dipteren-Arten); als Rendezvous-Platz zur Partnerfindung; für brutparasitierende Bienenarten zur Wirtsfindung; in der Arktis sogar zum „Aufwärmen“ in den Parabolspiegel-artigen Blüten (KEVAN 1975). Soll nun die ökologische Amplitude in der Nutzung des Pflanzenarten-Spektrums ohne einen Hinweis auf die Bedeutung und den Zweck zum Ausdruck kommen, wird die Endung *-anthie* gebraucht (Stenanthie = enge Amplitude, Euryanthie = weite Amplitude). Bezogen auf den Nahrungserwerb kann eine weitere Kennzeichnung und Differenzierung des blütenökologischen Verhaltens durch die Begriffe *-phagie* (Fressen), *-tropie* (in Anlehnung an LOEW (1884) für die Nektaraufnahme) und *-lectie* (in Anlehnung an ROBERTSON (1899, 1925) für das Pollensammeln) erfolgen. Das Wort „*sten-*“, das die geringe ökologische Amplitude der jeweiligen Verhaltensweise wiedergibt, kann durch die Begriffe „*mono-*“ (in der Regel eine Pflanzenart bevorzugend) und „*oligo-*“ (wenige Pflanzenarten bevorzugend) noch weiter differenziert werden. In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, daß es Bienenarten gibt, die monolectisch (hinsichtlich des Pollensammelns) und polytrop (in der Nektaraufnahme) sind (FAEGRI & v. d. PIJL 1979). Über Oligolectie s. auch EICKWORT & GINSBERG (1980).

fisch, wobei alle Individuen einer Population – auch wenn andere Pflanzenarten Nektar und Pollen bieten – stetig und regelmäßig einzelne Pflanzenarten oder eine Gruppe nah verwandter Arten besuchen.

Eine solche Bevorzugung bestimmter Pflanzenarten (angeborenes stenanthes Verhalten) wird für viele solitäre Bienenarten angenommen (z.B. STOECKHERT 1933, MALYSHEV 1936, HAMANN & KOLLER 1956, LINSLEY 1958). In Ausnahmefällen können, wie z.B. HAESELER (1972) oder WESTRICH (1980) betonen, die meisten dieser stenanthes Bienenarten auch andere Pflanzenarten besuchen, so z.B. wenn die Haupt-Futterpflanze fehlt, in geringer Blumdichte vorliegt oder sich Flugzeit und Blütezeit von Insekt und bevorzugter Pflanzenart nicht völlig überlappen.

Auch euryanthe Arten können sich jedoch – gebietsweise verschieden – zeitweise stenanthes verhalten. Hierbei werden auf der Grundlage individuell erworbener Erfahrungen nur bestimmte Pflanzenarten besucht, die ausreichend Nahrung bieten und an denen es die einzelnen Bienen-Individuen gelernt haben, die Blüten möglichst energiesparend und gewinnbringend auszubeuten. Wir bezeichnen diese „erlernte Stenanthie“ mit KUGLER (1970) als Blumenstetigkeit. Im folgenden sei unter „Stenanthie“ immer die angeborene Bevorzugung einzelner Pflanzenarten (-gattungen, -familien) verstanden.

Auch bei den Lepidopteren gibt es für wenige Arten im Adultstadium Hinweise auf ein stenanthes Verhalten (KUGLER 1970), obgleich die meisten Arten ein größeres Nahrungspflanzen-Spektrum nutzen können. Für eine solche Beschränkung auf bestimmte Nahrungspflanzen sprechen auch die zum Teil außerordentlich stark interspezifisch variierenden Rüssellängen (STEFFNY 1982). Blumenstetigkeit wurde für bestimmte Falterarten jedoch sehr häufig festgestellt (KUGLER 1970, SCHREMMER 1941a). Überraschenderweise ist bei Lepidopteren über die Nahrungspräferenz der Adulttiere im Vergleich zu den recht umfangreichen Kenntnissen, die über die Larvalnahrung der einzelnen Arten vorliegen (z.B. BLASCHE 1955, BLAB & KUDRNA 1982), sehr wenig bekannt (GILBERT & SINGER 1975).

Zu 2:

Für blütenbesuchende Insektenarten mit einer sehr langen Flugzeit im Jahr ändert sich im Laufe der Vegetationsperiode das zur Verfügung stehende Nahrungspflanzen-Angebot ständig, was zu einem Wechsel in der Nutzung bestimmter Nektar- und Pollenpflanzen führen muß. Solche Insektenarten können nur durch eine polyphage Ernährungsweise überleben. Auch bi- und polyvoltine Arten stehen vor demselben „Problem“: Die erste Generation trifft auf ein völlig anderes Blumenangebot als die Folgegeneration. Arten mit hohen Individuenzahlen (z.B. die vielen sozialen Bienenarten) benötigen oft in einer recht kurzen Zeitspanne sehr große Pollen- und Nektarmengen, die kaum von einer einzelnen Pflanzenart in einem flächenmäßig kleineren Gebiet geboten werden können. Auch hier ist die Fähigkeit zur Nutzung eines möglichst breiten Nahrungsangebotes, das viele verschiedene Pflanzenarten umfaßt, überlebenswichtig. Gerade für individuenreiche Arten mit polyphager Lebensweise wird das in einem Gebiet jeweils genutzte Pflanzenarten-Spektrum stark von den vorherrschenden Konkurrenzverhältnissen der Insektenarten untereinander abhängen.

Zu 3:

Je höher die Anzahl blütenbesuchender Insekten in einer Biozönose ist, die in gegenseitiger Konkurrenz um den dichtebegrenzenden Faktor „Nahrung“ stehen, um so stärker ist der interspezifische Wettbewerb und entsprechend vielfältiger sind die Strategien, die zu einer Konkurrenzverminderung oder gar -vermeidung führen (s. auch SCHÄFER 1980). Anhand der vorliegenden Untersuchung im Naturschutzgebiet „Scheibenbuck“ soll auf folgende Phänomene besonders geachtet werden:

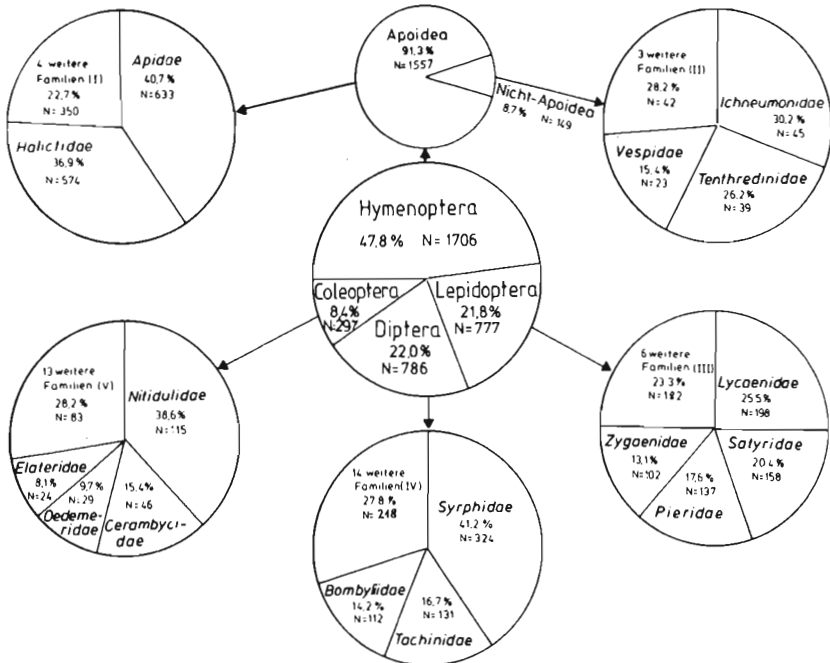
- a) Phänologie der Blütenbesucher:
Für syntope Arten mit denselben Nahrungsansprüchen kann eine zeitliche Einnischung den Konkurrenzdruck verringern.
- b) Unterschiedliche Nahrungs-Nischenbreiten:
Bei Arten, die gleiche Nahrungsressourcen nutzen und zur selben Zeit im Jahr aktiv sind (syntope und synchrone Arten), kann eine Konkurrenzverminderung entweder über eine Aufteilung der Nahrungsquellen unter gleicher Nutzungsintensität des Angebotes erfolgen oder durch die stärkere Spezialisierung einer Art (kleiner Nischenbreiten-Wert, d.h. Nischenverringern), wenn die andere Art das Nahrungspflanzen-Spektrum vergrößert (großer Nischenbreiten-Wert, d.h. Nischenerweiterung). Solche Sammelstrategien wurden für Hummel-Arten bereits nachgewiesen (HEINRICH 1975b).
- c) Einnischung aufgrund verschiedener Rüssellängen:
Einzelne Bienen- und Schmetterlingsarten besitzen zum Teil stark voneinander abweichende Rüssellängen, die eine sehr unterschiedliche Nutzung verschiedener Blumentypen ermöglichen. Hierbei ist es keinesfalls so, daß größere Arten gleichzeitig über längere Rüssel verfügen.
- d) Einnischung hinsichtlich der Körpergröße:
Arten mit unterschiedlicher Körpergröße benötigen für ihren Bau- und Betriebsstoffwechsel und auch im Falle der Brutfürsorge für ihre Nachkommen verschieden große Mengen an Nektar und/oder Pollen. Jede Art und jedes Individuum wird jedoch Nektar- und Pollenquellen einer Blüte nur solange ausbeuten, wie Zeit- und Energieaufwand in einem „ökonomischen Verhältnis“ stehen. So konnten HODGES & WOLF (1981) nachweisen, daß Hummeln nie den gesamten Nektar aus der Blüte entnehmen. Da die Rüssellänge in vielen Fällen nicht mit der Körpergröße korreliert (s. Tab. 32), können in bestimmtem Umfang sowohl größere als auch kleinere Bienenarten dieselbe Blüte nutzen.

Zu 4:

Dieser Frage soll eine zentrale Bedeutung in der Diskussion der blütenökologischen Ergebnisse zukommen. Eine Bindung einzelner Blütenbesucher, z.B. im Falle der stenanthen Arten an ihre Nahrungspflanzen, ist nur als Produkt evolutiver Prozesse zu verstehen. Ein Schlüssel zum Verständnis dieser Evolutionsprozesse liegt in der Betrachtung der **F a u n e n - u n d V e g e t a t i o n s g e - s c h i c h t e**.

Es kann nach den botanischen und zoologischen Ergebnissen dieser Arbeit als Hypothese formuliert werden, daß Insekten- und Pflanzenarten desselben Arealtyps engere gegenseitige Bindungen besitzen als solche, die fremden Arealtypen

angehören. Da sowohl für die Pflanzen als auch für die Tiere bereits deutliche Zusammenhänge zwischen Phänologie und arealgeographischer Zugehörigkeit aufgezeigt werden konnten, ist es sehr wahrscheinlich, daß diese auch hinsichtlich des Blütenbesuchs bestehen. Bevorzugen nun Insektenarten eines bestimmten Faunenelementes diejenigen Pflanzenarten, die ihrem Geoelement angehören? Diese Frage wurde bisher u.W. in der Literatur noch nicht behandelt.



HYMENOPTERA APOIDEA (I)		DIPTERA (IV)		COLEOPTERA (V)	
<i>Megachilidae</i>	13,2%; N=205	<i>Muscidae,</i>		<i>Chrysomelidae</i>	7,0%; N=21
<i>Andrenidae</i>	8,2%; N=128	<i>Anthomyiidae</i>	9,2%; N=72	<i>Cantharidae</i>	4,4%; N=13
<i>Colletidae</i>	0,8%; N= 12	<i>Calliphoridae</i>	5,2%; N=41	<i>Mordellidae</i>	4,0%; N=12
<i>Melittidae</i>	0,3%; N= 5	<i>Sarcophagidae</i>	5,1%; N=40	<i>Coccinellidae</i>	3,6%; N=10
HYMENOPTERA NICHT-APOIDEA (II)		<i>Conopidae</i>	2,7%; N=21	<i>Curculionidae</i>	2,7%; N= 8
<i>Sphecidae</i>	10,1%; N= 15	<i>Sepsidae</i>	1,8%; N=14	<i>Malachiidae</i>	1,3%; N= 4
<i>Pompilidae</i>	9,4%; N= 14	<i>Phoridae</i>	1,0%; N= 8	<i>Soarabaeidae</i>	1,0%; N= 3
<i>Chrysididae</i>	8,7%; N= 13	<i>Ceoidomyiidae</i>	0,8%; N= 6	<i>Staphylinidae</i>	1,0%; N= 3
LEPIDOPTERA (III)		<i>Soatophagidae</i>	0,5%; N= 4	<i>Alleculidae</i>	0,7%; N= 2
<i>Hesperidae</i>	11,8%; N= 92	<i>Empididae</i>	0,5%; N= 4	<i>Buprestidae</i>	0,7%; N= 2
<i>Nymphalidae</i>	6,4%; N= 50	<i>Tephritidae</i>	0,4%; N= 3	<i>Cucujidae</i>	0,7%; N= 2
<i>Noctuidae</i>	2,6%; N= 20	<i>Simuliidae</i>	0,3%; N= 2	<i>Dasytidae</i>	0,7%; N= 2
<i>Geometridae</i>	2,3%; N= 18	<i>Tipulidae</i>	0,1%; N= 1	<i>Bruchiidae</i>	0,4%; N= 1
<i>Arctiidae</i>	0,1%; N= 1	<i>Otitidae</i>	0,1%; N= 1		
<i>Papilionidae</i>	0,1%; N= 1				

Fig. 56. Prozentuale Anteile der am Blütenbesuch beteiligten Insektengruppen; N = Anzahl der beobachteten Blütenbesuche.

6.2 Blütenbesucher und ihr Pflanzenarten-Spektrum: ausgewählte Beispiele

Zunächst sei die Zusammensetzung der Blütenbesucher-Gemeinschaft des Untersuchungsgebietes vorgestellt und die quantitative Verteilung der verschiedenen Insektentaxa angegeben. Im Anschluß daran sollen die Ergebnisse für die apoiden Hymenopteren (ohne die Brutparasitierenden Arten der Gattungen *Sphecodes*, *Stelis*, *Coelioxys*, *Nomada* und *Psithyrus*; s. dazu KRATOCHWIL 1983a) und Lepidopteren vorgestellt und besprochen werden. Zur Analyse der übrigen blütenbesuchenden Insektentaxa s. KRATOCHWIL 1983a.

6.2.1 Allgemeines

Die Hymenopteren besaßen mit 47,8 % den höchsten Anteil, die Dipteren und Lepidopteren mit 22,0 % und 21,8 % einen etwa gleichen, die Coleopteren mit 8,4 % den geringsten Anteil am Blütenbesuch (Fig. 56).

Bei den Hymenopteren handelt es sich überwiegend um Vertreter der apoiden Hymenopteren. In dieser Gruppe ist der Anteil der Apiden und Halictiden mit zusammen fast drei Viertel aller von apoiden Hymenopteren beobachteten Blütenbesuche am größten. Die nicht-apoiden Hymenopteren mit Vertretern der Ichneumoniden, Tenthrediniden, Vespiden und einigen weiteren kleinen Familien haben innerhalb der blütenbesuchenden Hymenopteren nur geringe Bedeutung. Bei den Lepidopteren sind es vor allem die Lycaeniden, Satyriden, Pieriden und Zygaeniden, die an Blüten anzutreffen sind. Bei den Dipteren dominieren eindeutig die Syrphiden; daneben sind aber auch die Tachiniden und Bombyliiden recht häufig. Bei den Coleopteren sind am stärksten die Nitiduliden und in geringeren Prozentsätzen die Cerambyciden, Oedemeriden und Elateriden vertreten.

Die meisten Pflanzenarten (93 %) wurden von Hymenopteren besucht, etwa zwei Drittel aller Pflanzenarten von Lepidopteren und Coleopteren (67,6 % und 63,4 %) und nur die Hälfte (53,5 %) von Dipteren (Fig. 57).

6.2.2 Apoide Hymenopteren

Die apoiden Hymenopteren besuchten 66 der 71 im Gebiet als entomophil einzustufenden Pflanzenarten. Im Vergleich zu den anderen Insektenordnungen haben sie das größte Pflanzenarten-Spektrum. In Tabelle 23 sind die einzelnen Bienenarten aufgelistet und die Anzahl der Blütenbesuche sowie die besuchten Pflanzenarten – für Männchen und Weibchen getrennt – angegeben. Im folgenden werden diese Ergebnisse für die verschiedenen Bienengattungen besprochen und mit Literaturangaben verglichen. Es soll zudem versucht werden, die von den Bienen des Untersuchungsgebietes besuchten Pflanzenarten (eigene Beobach-

Tabelle 23. Die im Gebiet vorkommenden apoiden Hymenopteren-Arten, die von ihnen besuchten Pflanzenarten einschließlich des Anteils Rasen- und Saumpflanzenarten, die Anzahl festgestellter Blütenbesuche und ihre Nahrungs-Nischenbreiten (Formel nach COLWELL & FUTUYMA 1971; weitere Erläuterungen s. Text); bei Unterscheidung nach Geschlechtern stellt die erste Zahl den Anteil von männlichen, die zweite den von weiblichen Blütenbesuchern dar. Die Blütenbesucher-Breite pro Pflanzenart (weitere Erläuterungen s. Text) bezieht sich nur auf apoide Hymenopteren.

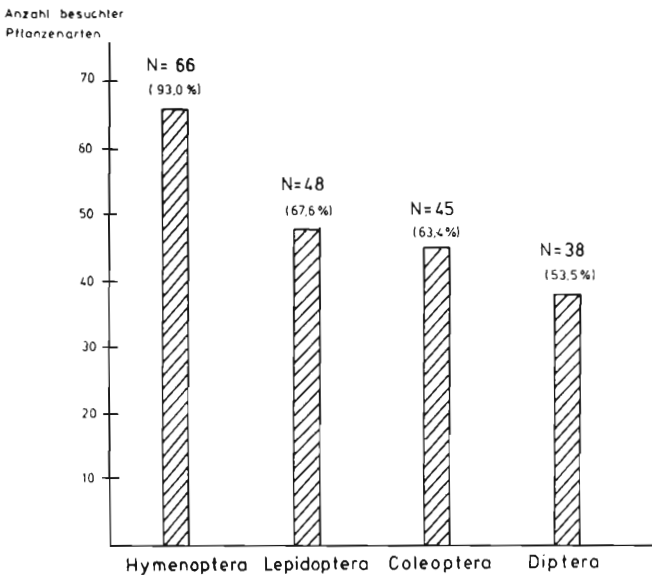


Fig. 57. Anzahl (N) der von den vier Insektenordnungen besuchten Pflanzenarten (Gesamtzahl der Pflanzenarten: 71).

tungen und Literatursauswertung) in einer synoptischen Übersicht Vegetationsformationen oder – wenn möglich – Pflanzengesellschaften zuzuordnen, um Habitatansprüche dieser Bienenarten genauer herausarbeiten zu können. (Tab. 24).

Die Auswertung basiert auf einer umfangreichen Literaturkartei des Verfassers, die bisher festgestellte Blütenbesuche – nach Bienenarten aufgeschlüsselt – auführt. Gartenpflanzen fanden keine Berücksichtigung; wenn eine klare Trennung Gartenpflanze/am natürlichen Standort vorkommende Pflanze nicht möglich war, wurde ein Fragezeichen hinzugesetzt (Gattung *Ribes*).

6.2.2.1 *Hylaeus*

Die Gattung *Hylaeus*, die stammesgeschichtlich zu den ältesten Bienengattungen gehört, besitzt nur Arten mit sehr wenig spezialisierten Mundwerkzeugen. Zusammen mit der Gattung *Colletes* haben *Hylaeus*-Arten von allen bei uns vorkommenden Bienen die kürzeste Glossa (*Hylaeus communis*: 1–1,2 mm Rüssellänge; nach KNUTH 1898 ff.); sie können daher nur Blüten mit freiem oder wenig verborgenem Nektar nutzen. Im Gebiet besuchten die beiden Arten der Untergattung *Prosopis* (*P. confusus* und *P. gibbus*) nur *Geranium sanguineum*, eine Saumpflanze; *Hylaeus communis* und *Dentigera brevicornis* nur *Aster linosyris*, eine Rasenpflanze – beides Pflanzenarten mit offen dargebotenem Nektar.

Die vier Arten haben nach der Literatur ein sehr breites Nahrungspflanzen-Spektrum; sie dürfen als polyphag bzw. polylectisch eingestuft werden. Nach KUGLER (1970) verhalten sich einige der Vertreter der Gattung *Hylaeus* blumenstet, eine Erscheinung, die bei polyphagen Arten häufig auftritt. Ein solches blumenstetes Verhalten kann auch für die im Untersuchungsgebiet vorkommenden *Hylaeus*-Arten bestätigt werden. Alle Arten nisten hyper-

Legende zu Tabelle 24. Die Legende gibt eine detaillierte pflanzensoziologische Kennzeichnung der aufgeführten Einheiten.

1. Wasserpflanzengesellschaften, Röhrichte, Großseggengesellschaften: Potamogetonetea, Phragmition, Magnocaricion
2. Meeres-Spülsäume: Cakiletea
3. Flußufer-Spülsäume: Bidentetea, Agropyro-Rumicion
4. Ackerunkrautgesellschaften: Stellarietea mediae, hierzu gehören auch: Cirsium arvense-reiche Gesellschaften
5. Schuttfluren, Mauerfugengesellschaften: hierzu gehören z.B. Epilobium fleischeri-, Cymbalaria muralis-, Tussilago farfara-reiche Gesellschaften
6. Ruderalgesellschaften: Onopordetalia, Artemisietalia
7. Neophyten-Staudenfluren: Solidago gigantea-Fluren u.ä.
8. Schlagfluren allgemein: Epilobietea und Salicion capreae
- 8a. Staudenreiche Schlagfluren: Epilobietea
- 8b. Himbeer-reiche Schlagfluren: Rubus idaeus-Bestände
- 8c. Vorwald-Schlagfluren: Salicion capreae
9. Saumgesellschaften feuchter Standorte: Filipendulion u.ä.
10. Saumgesellschaften frischer Standorte: Glechometalia u.ä.
- 11a. Saumgesellschaften trockener Standorte: Trifolion medii
- 11b. Saumgesellschaften sehr trockener Standorte: Geranion sanguinei
12. (hoch)montane, subalpine Säume, Hochstaudenfluren: Adenostyliion, Chaerophyllum hirsutum-Fluren u.ä.
13. Quellfluren, Sickerfluren, Gesellschaften feuchter Waldwege u.ä.: Cardamine amara-, Veronica montana-Ges. u.ä.
14. Niedermoorgesellschaften i.w.S.: Caricetea nigrae
15. Hochmoor-, Übergangsmoorgesellschaften: Oxycooco-Sphagneteta
16. Meeresdünen: Ammophiletea, Sedo-Scleranthetea
17. Sandrasen, Felsgrusfluren des Binnenlandes: Sedo-Scleranthetea
18. Trespenrasen: Festuco-Brometea
19. Hochgebirgsrasen: Seslerietea variae
20. Salzrasen: Asteretea tripolii
21. Wirtschaftsgrünland allgemein: Molinio-Arrhenatheretea, zu meist kräuterreiche, magere Ausbildungen
- 21a. Pfeifengraswiesen: Molinietalia
- 21b. Glatthaferwiesen: Arrhenatherion
- 21c. Goldhaferwiesen: Polygono-Trisetion
22. Borstgrasrasen, -heiden: Nardo-Callunetea
- 23a. Ufer-weidengebüsche: Salicetea purpureae, auch bruchwaldartige Bestände
- 23b. Ufer-Johannisbeer-, Kratzbeer-Gebüsche: Ribes- und Rubus caesius-reiche Gebüsche
24. Schlehen-Gebüsche: Rhamno-Prunetea
25. Schneeheide-Kiefernwälder: Erico-Pinetea
26. Beerstrauchgesellschaften: Vaccinium myrtillus, V. uliginosum, V. vitis-idaea in Vaccinio-Piceetea-Gesellschaften
27. Birken-Eichenwälder: Quercetea robori-petraeae
28. Eurosibirische Fallaubwälder: Querco-Fagetea
- 28a. Hartholz-Auenwälder: Alno-Ulmion

Tabelle 24. Versuch einer synoptischen Übersicht der Bienen und der von ihnen besuchten Pflanzengesellschaften; Auswertung von Literaturangaben: Kreissymbole (2083 Zuordnungen); eigene Beobachtungen im Gebiet: Dreiecksymbole und vertikale Striche. Es bedeuten: Für die jeweilige Bienenart sind in der Literatur *: 1-2, o: 3-4, ● 5-9, ● 10 und mehr Pflanzenarten der betreffenden Pflanzengesellschaft oder Formation angegeben.

PFLANZENSOZIOLOGISCHE EINHEITEN/ FORMATIONEN		APOIDE		HYMENOPTEREN																																	
		Prosopis confusus	Hylaeus gibbus	Hylaeus communis	Dentigera brevicornis	Panurgus calcaratus	Andrena armata	haemorrhua	hatterifiana	humilis	fulvago	denticulata	distinguenta	bicolor	fulvata	rosae	curvungula	nitida	alfkenella	falsifica	minutula	minutuloides	nana	nanula	proxima	saundersella	strommella	subopaca	viridescens	angustior	combinata	lathyri	wikella	gravida			
1.	Wasserpfl.ges., Röhrichte, Großsegengenges.		*																																		
2.	Meeres-Spülsäume																																				
3.	Flußufer-Spülsäume																																				
4.	Ackerunkrautges.	o	o																																		
5.	Schuttfluren, Mauerfugenges.																																				
6.	Ruderalges.	o	o	o	o																																
7.	Neophyten-Staudenfluren																																				
8.	Schlagfluren allg.																																				
8a.	- Staudenreiche Sch.																																				
8b.	- Himbeer-reiche Sch.																																				
8c.	- Vorwald-Sch.																																				
9.	Saumges. feuchter Standorte		*	*	o																																
10.	Saumges. frischer Standorte		*	*	o																																
11a.	Saumges. trockener St.orte	o		o																																	
11b.	Saumges. sehr trock. St.orte																																				
12.	(hoch)montane, subalpine Säume, Hochstaudenfluren																																				
13.	Quellfluren, Sickerfl., Ges. feuchter Waldwege u.ä.																																				
14.	Niedermoorges. l.w.S.																																				
15.	Hochmoor-, Übergangsmoorges.																																				
16.	Meeresdünen																																				
17.	Sandrasen, Felsgrusfluren des Binnenlandes																																				
18.	Trespenrasen	o	o																																		
19.	Hochgebirgsrasen																																				
20.	Salzrasen																																				
21.	Wirtschaftsgrünland allg.																																				
21a.	-Pfeifengraswiesen																																				
21b.	-Glatthaferwiesen																																				
21c.	-Goldhaferwiesen																																				
22.	Borstgrasrasen, -heiden																																				
23a.	Ufer-waldengebüsche																																				
23b.	Ufer-Johannisbeer-, Kratzbeergeb.																																				
24.	Schlehen-Gebüsche																																				
25.	Schneeheide-Kiefernwälder																																				
26.	Beerstrauchges.																																				
27.	Birken-Eichenwälder																																				
28.	Eurosibirische Fallaubwälder allg.																																				
28a.	-Hartholz-Auenwälder																																				
Zahl der zugeordneten Arten:		30	9	58	14	25	23	36	13	21	12	25	7	75	6	29	8	35	8	9	30	13	26	1	17	9	5	12	5	7	47	20	19	27			
" " nicht " " " " "				2	4	2	4	1	3	1	2			5			2	2			7	1					1					2	1		1		

gäisch in Holz oder in sklerenchymreichen Pflanzenstengeln; z.B. dienen *Rubus*-Sprossachsen, an deren Blüten sie sich häufig auch ernähren, als Nistautotope, oder sie nisten in Holzgängen von Coleopteren in Bäumen oder Baumstubben.

Bei den in der Literatur gefundenen Nahrungspflanzen handelt es sich am häufigsten um Arten von Ruderalgesellschaften (s. Tab. 24), zum Teil sind es auch Pflanzen der Sandrasen, Felsgrusfluren und Ackerunkrautgesellschaften. Diese Standorte dienen den *Hylaeus*-Arten wohl im wesentlichen nur als Nahrungsautotop. Sie haben für diese Bienen auch nur dann Bedeutung, wenn ein Nistautotop in unmittelbarer Nähe vorhanden ist. Als Nist- und Nahrungsautop können versaumte Rasen mit Gebüschfragmenten, staudenreiche Säume, Waldränder und Waldmäntel, teilweise auch Schlagflurgesellschaften dienen (s. Tab. 24). In bewirtschafteten Rasen (Trespenrasen, Wirtschaftsgrünland) werden nur die beiden hypereuryök-intermediären Arten (*Dentigera brevicornis* und *Hylaeus communis*) angetroffen.

Eine Bevorzugung genießen als Nektar- und Pollenpflanzen u.a. *Rubus*-Arten und besonders Umbelliferen, die möglicherweise auch wegen ihrer ätherischen Öle mit Vorliebe aufgesucht werden. Bezeichnenderweise besitzen viele *Hylaeus*-Arten einen sehr starken Eigengeruch. Welche Bedeutung die ätherischen Öle für die Bienen haben (Fraßschutz, Konservierung des Pollen), ist unbekannt.

Der Aktionsradius dieser kleinen Bienenarten ist recht gering. Nach ihrem ökologischen Verbreitungstyp sind sie entweder als euryök-hylophil oder als hypereuryök-intermediär einzustufen. Die Richtigkeit der aus der Literatur übernommenen Zuordnung (*Prosopis*-Arten: euryök-hylophil, *Dentigera brevicornis* und *Hylaeus communis*: hypereuryök-intermediär) kann nach der Tabelle 24 bestätigt werden.

Arealgeographisch sind drei dieser vier an Blüten im Gebiet angetroffenen Arten eurosibirisch, eine Art (*Prosopis gibbus*) hingegen ist eurosibirisch-borealpin verbreitet. Zwischen der arealgeographischen Verbreitung, ihrem ökologischen Verbreitungstyp und ihrem Nahrungspflanzen-Spektrum besteht ein kausaler Zusammenhang. Häufige Besuche an Pflanzenarten der Felsgrus-, Unkraut- und Ruderalgesellschaften und die Notwendigkeit von Stauden- und Mantelgesellschaften als Nistautotop, geben zumindest einige Hinweise auf den ursprünglichen Lebensraum dieser eurosibirisch verbreiteten Bienenarten: Es dürften Flußauen mit ihrem reichen Vegetationsmosaik sein. Für die Bestäubung bestimmter Pflanzenarten kommt den kleinen und wenig behaarten *Hylaeus*-Arten kaum eine Bedeutung zu.

6.2.2.2 *Panurgus*

Nach ROBERTSON (1922) lassen allein 85 % der in Illinois (USA) vorkommenden Arten der Unterfamilie der Panurginae ein stenantes Verhalten erkennen. Die Arten der Gattung *Panurgus* bevorzugen auch im europäischen Raum nur wenige Pflanzengattungen, vor allem gelbe Compositen (z.B. *Crepis*, *Leontodon*, *Hieracium*, *Hypochoeris* und *Picris*). Bei *Panurgus*-Arten sind die Mundwerkzeuge besonders gut an den Blütenbau der Compositen angepaßt (s. ausführlich bei PROCTOR & YEO 1975). *Panurgus calcaratus* mit einer Rüssellänge von 2,8–3 mm ist nach der Literatur fast ausschließlich an Blüten der Gattungen *Hiera-*

cium und *Picris* anzutreffen. Im Untersuchungsgebiet wurde diese Art nur an *Picris hieracioides* beobachtet. Bemerkenswert ist, daß innerhalb der Familie der Andrenidae, zu der *Panurgus* (*Panurginae*) und auch *Andrena* (*Andreninae*) gehören, stanantes Verhalten sehr häufig auftritt und wahrscheinlich auch als ein sehr „altes“, gemeinsames Merkmal dieser Familie angesehen werden kann.

Die etwa vierwöchige Flugzeit von *P. calcaratus* liegt recht spät im Jahr; zu dieser Zeit haben viele Compositen ihr Blühzeit-Optimum. Da *Picris hieracioides* im Gebiet eine recht lange Blühzeit besitzt (im Durchschnitt 95 Tage), muß *Panurgus calcaratus* seine Flugzeit zeitlich nicht sehr genau festlegen, um auf blühende *Picris*-Pflanzen zu treffen. Das Risiko, daß eine stanante Bienenart ihre Flugzeit nicht genau mit der Blühzeit ihrer bevorzugten Nahrungspflanze synchronisieren kann, wird durch die „Wahl“ einer Art mit langer Blühzeit gering gehalten. Im übrigen blühen zur selben Zeit auch andere gelbe Compositen syntop (z.B. *Hieracium umbellatum*), die ebenfalls als Nahrungspflanze in Frage kommen.

Nach der aus der Tabelle 24 zu erschließenden Habitatzugehörigkeit bevorzugt *P. calcaratus* im wesentlichen offene Standorte. Die größte Bedeutung haben – ähnlich wie bei der Gattung *Hylaeus* – als Nahrungsautotop Ruderalgesellschaften. Daneben kommt die Art aber auch häufig in Trespenrasen und im mageren Wirtschaftsgrünland vor, wo sie auch viele ihrer bevorzugten Nahrungspflanzen findet. Entscheidend für das Vorkommen von *P. calcaratus* ist der Nistautotop. So ist es sicherlich kein Zufall, daß gerade *Picris hieracioides* häufig besucht wird, denn die Art kennzeichnet als Lückenzeiger mit Schwerpunkt im *D a u c o - M e l i l o t i o n* einen potentiellen Nistautotop.

Zweifelsohne waren über Jahrhunderte solche Bereiche mit lückiger Vegetation – durch den Menschen bedingt – in Fülle vorhanden; inzwischen schmelzen sie durch Zupflastern, Asphaltdecken u.a. mehr und mehr. So konnte – zumindest früher – *P. calcaratus* besonders an Wegrändern, Böschungen und in mageren, lückigen Rasen gute Nistmöglichkeiten finden. Zuweilen trat die Art in so hohen Individuenzahlen auf, daß sie als Kulturfolger bezeichnet wurde.

Die Verbreitungsgebiete der stananten Bienenart und ihrer Vorzugspflanzen decken sich: *P. calcaratus* ist mitteleuropäisch-eurosibirisch, die im Untersuchungsgebiet vorkommenden gelben Compositen *Hieracium pilosella* und *H. umbellatum* sind eurosibirisch verbreitet; *Picris hieracioides* kommt zusätzlich auch in der submediterranen Region vor.

6.2.2.3 *Andrena*

Allgemeines

Die Gattung *Andrena* besitzt einen besonders hohen Anteil stananter Arten. So haben PITTIONI & SCHMIDT (1943) für etwa die Hälfte aller *Andrena*-Arten Niederösterreichs (46 von annähernd 100 Arten) ein stanantes Verhalten nachgewiesen²⁵. Diese 46 Arten flogen bevorzugt nur Arten einer einzigen Pflanzenfamilie, 34 Arten sogar nur solche einer bestimmten Gattung an.

Stanante Bienenarten besitzen im Vergleich zu euryanthen eine wesentliche kürzere Flugzeit. Auf diesen Zusammenhang wies bereits GRAENICHER (1909)

²⁵ BELÁKOVÁ (1972) bestreitet Oligolectie bei Andreniden. Sie stützt sich auf die Analyse von nur 9 Arten, die sie alle als polyphag klassifiziert, u.a. auch *A. humilis* und *A. combinata*, für die dies sicher nicht zutrifft. *A. humilis* bevorzugt eindeutig gelbe Compositen (i.d.R. *Hieracium*-Arten), *A. combinata* Umbelliferen.

hin. Er führt für oligolectische Bienenarten eine durchschnittliche Flugzeit von 44 Tagen, für polylectische durchschnittlich 63 Tage an. Auch ROBERTSON (1922) fand für die oligolectischen Arten der Panurginae eine durchschnittliche Flugzeit von nur 53 Tagen. Die aus dem Untersuchungsgebiet vorliegenden Daten bestätigen diesen Zusammenhang: Die *Andrena*-Arten haben im Vergleich zu den Arten der Gattungen *Osmia*, *Halictus/Lasioglossum* oder *Bombus* mit Abstand die kürzeste Flugzeit (35 Tage).

Die im „Scheibenbuck“-Gebiet nachgewiesenen *Andrena*-Arten lassen sich entsprechend ihrer Nahrungspräferenz in drei Gruppen aufteilen:

- A) Stenanthe, monovoltine Arten mit eindeutiger Bevorzugung einer bestimmten Pflanzengattung oder -familie (Tab. 25).
- B) Monovoltine Arten, die ein größeres Pflanzenarten-Spektrum besuchen (Tab. 26).
- C) Bivoltine Arten, mit einer Bevorzugung verschiedener Pflanzenarten je nach Generation (Tab. 27).

A) Stenanthe, monovoltine Arten mit eindeutiger Bevorzugung einer bestimmten Pflanzengattung oder -familie

Ein gemeinsames Merkmal der stenanthen *Andrena*-Arten ist ihr monovoltiner Entwicklungszyklus. In der Tabelle 25 sind die im Gebiet vorkommenden stenanthen Arten aufgelistet und Gruppen zugeordnet, innerhalb derer ein besonders einheitliches Verhalten auffällt. Die Reihenfolge dieser Gruppen gibt etwa den abnehmenden Stenanthie-Grad wieder.

An denjenigen Pflanzenarten (-familien) des Untersuchungsgebietes, die nach der Literatur von stenanthen *Andrena*-Arten bevorzugt werden, konnten auch die meisten Blütenbesuche dieser Bienen beobachtet werden.

Artengruppe A I und A II

(*Andrena battorfiana*, *A. lathyri*, *A. curvungula*, *A. fulvago*, *A. denticulata*, *A. humilis*)

Die Arten beider Gruppen haben die stärkste Bindung an bestimmte Pflanzengattungen. Die bevorzugten Pflanzenarten bieten sowohl Nektar als auch Pollen in genügender Menge. Dies ist auch notwendig, denn eine stenanthe Bienenart kann sich nur auf eine Pflanzenart spezialisieren, die sowohl Nektar als auch Pollen liefert.

Während sich die Artengruppe A I dadurch auszeichnet, daß ihre Vertreter jeweils verschiedene Pflanzengattungen bevorzugen (*Knautia*, *Lathyrus*, *Campanula*), sind die der Artengruppe A II vorwiegend auf Arten der Gattung *Hieracium* spezialisiert.

Welche Gründe können für eine solche Bindung angeführt werden? Wie auch im Falle von *Panurgus calcaratus* haben viele der stenanthen *Andrena*-Arten kaum großräumig eine Funktion als wichtige Bestäuber. Die Pflanzenarten, die sie bevorzugt aufsuchen, werden in der Regel von zahlreichen anderen Insektenarten viel häufiger angefliegen und auch bestäubt; das Blütenbesucher-Spektrum dieser Pflanzenarten ist also recht groß. Hinzu kommt, daß die *Andrena*-Arten neben ihrer geringen Individuenzahl auch nur lokal, ihre Nahrungspflanzen je-

Tabelle 25. Die stenanthen *Andrena*-Arten des Untersuchungsgebietes; ihre Nahrungspräferenz, ihr ökologischer Verbreitungstyp und ihre arealgeographische Verbreitung.

Gruppe	ANDRENA	"bevorzugte" Pflanzengattung	"bevorzugte" Pflanzenfamilie	ökologischer Verbreitungstyp	arealgeographische Angabe
A I	hatterfi- ana	Knautia		hypereuryök- intermediär	eurosibirisch
	lathyri	Lathyrus		euryök-hylo- phil	mitteleuro- päisch
	curvungu- la	Campanula, Geranium		euryök-hylo- phil	mitteleuro- päisch
A II	fulvago	Hieracium		euryök-hylo- phil	eurosibirisch
	denticu- lata	Hieracium		-	eurosibirisch
	humilis	Hieracium, Taraxacum		euryök-hylo- phil	eurosibirisch
A III	virides- cens	Veronica, Potentilla		euryök-hylo- phil	mitteleuro- päisch-subme- diterran
	saunders- sella	Potentilla, Veronica		-	eurosibirisch- mitteleuro- päisch
	falsifi- ca	Potentilla, Veronica		-	eurosibirisch submediterran
AIV	distingu- enda		Cruciferae	-	submediterran
A V	nanula		Umbelliferae	-	boreoalpin
A VI	proxima		Umbelliferae	euryök-ere- mophil	eurosibirisch
	combinata		Umbelliferae	euryök-ere- mophil	pannonisch

doch häufig und weit verbreitet sind. An Stellen, an denen *Andrena*-Arten häufiger vorkommen, sind sie jedoch aufgrund ihres stenanthen Verhaltens sehr „sichere“ Bestäuber.

Eine Bindung existiert in der Regel also nur von seiten der Bienenart. Da Nektar und Pollen bei diesen Pflanzenarten in der Regel leicht von Bienen erreichbar und eine bestimmte „Sammelstrategie“ kaum nötig ist, dürfte die Spezialisierung Insekt/Nahrungspflanze höchstwahrscheinlich auf bestimmten Inhaltsstoffen dieser Pflanzenarten zu beruhen, auf die die Bienenarten – aus unbekanntem Grund – angewiesen sind.

FAEGRI & v.d. PIJL (1979) sehen bei einem solchen oligolectischen Verhalten einen direkten Zusammenhang mit der Larvalernährung. Bei vielen Insekten (z.B. Schmetterlingen) werden bestimmte Substanzen (Fraßschutz-Gifte) über die Larvalnahrung aufgenommen, die z.T. als Schutzstoffe für die Larven selbst dienen, und/oder dem Adultstadium zu-

geführt werden, dessen Ernährungsweise (nur Nektaraufnahme) oder Nahrungsquellen eine solche Möglichkeit nicht bieten. Es ist denkbar, daß auch bei den apoiden Hymenopteren über die Brutfürsorge mit dem Pollen gleichzeitig auch Schutzstoffe, z.B. gegen bestimmte Parasitioide, mitgeliefert werden. Eine andere ebenfalls noch zu überprüfende Hypothese ist – wie bereits bei der Gattung *Hylaeus* im Zusammenhang mit der Bevorzugung von Umbelliferen angesprochen – die Bedeutung von Inhaltsstoffen zur Pollenkonservierung. Alkaloide, ätherische Öle, Harze und Gerbstoffe finden sich u.a. auch gehäuft in den Milchsäften der Gattungen *Hieracium* und *Campanula*. Es ist denkbar, daß solche Stoffe auch im Pollen angereichert werden können. Darüberhinaus kann auch die Pflanze über bestimmte Geschmackstoffe im Pollen und Nektar möglicherweise das Blütenbesucher-Spektrum einengen.

Andrena hattorfiana besucht fast ausschließlich Arten der Gattung *Knautia*. Gründe für diese Präferenz sind unbekannt. Interessant jedoch ist in diesem Zusammenhang, daß unter den Lepidopteren (s. Kap. 6.2.3.6) die Zygaeniden ebenfalls eine besondere Präferenz für diese Pflanzengattung zeigen. Gelegentlich besucht sie – neben Rasengesellschaften, wo die Haupt-Nahrungspflanzen vorkommen – auch Ruderalstandorte z.B. mit *Cichorium intybus*.

A. lathyri tritt fast ausschließlich an rot-violetten *Lathyrus*-Arten auf, sie meidet aber z.B. den gelbblühenden *Lathyrus pratensis*. Literaturangaben wie eigener Beobachtung zufolge besucht diese Biene auch Arten der Gattung *Vicia* (im Untersuchungsgebiet *Vicia sepium*). Die Gattung *Vicia* ist eng mit der Gattung *Lathyrus* verwandt und nicht eindeutig von ihr abzutrennen (HESS, LANDOLT & HIRZEL 1977, s. auch GLUCH 1970).

A. curvungula besucht ausschließlich *Campanula*- und *Geranium*-Arten. Weshalb gerade diese beiden nicht näher miteinander verwandten Gattungen bevorzugt aufgesucht werden, ist ebenfalls völlig ungeklärt; möglicherweise spielen auch der verwandte Blumentyp und die Blütenfarbe eine Rolle.

Eine wesentliche Gemeinsamkeit dieser stenanthen *Andrena*-Arten der Artengruppe A I und A II ist ihr mitteleuropäisch bis eurosibirisches Verbreitungsgebiet. Dieses Areal deckt sich auch mit dem ihrer Nahrungspflanzen: *A. hattorfiana* ist eurosibirisch verbreitet, die Haupt-Nahrungspflanze *Knautia arvensis* kommt in der eurasiatisch-subozeanischen Region vor. *A. lathyri* besucht entweder *Lathyrus vernus*, der seinen Verbreitungsschwerpunkt in kalkreichen Buchen (-Tannen)-Wäldern im gemäßigt kontinentalen Bereich hat, oder *Lathyrus montanus*, eine Art mit subatlantischem Schwerpunkt, die auch im direkt an das Untersuchungsgebiet anschließenden *Quercus-Carpinetum luzulentosum* vorkommt (s. Photo 3) und hier als Säurezeiger Essexitstandorte ohne Lössschleier anzeigt. Gehäuft tritt *A. lathyri* jedoch außer in frischen Saum- und Mantelgesellschaften auch im mageren Wirtschaftsgrünland auf (Tab. 24). *A. curvungula* nutzt fast ausschließlich *Campanula*-Arten, die ihren Verbreitungsschwerpunkt auch in den gemäßigten Breiten haben. Eine große Rolle spielt *Campanula persicifolia*, die vorwiegend in Saumgesellschaften des *Geranium sanguineum* vorkommt (Tab. 24). Während *A. hattorfiana* offene Standorte bevorzugt besiedelt, zeigen die beiden anderen Arten eine Präferenz für Säume, Mäntel und sogar lichte Waldstandorte.

Als wesentlicher Unterschied zwischen diesen stenanthen Bienenarten und ihren Nahrungspflanzen wurde herausgestellt, daß eine Spezialisierung nur von

Seiten der Bienenart existiert, die Nahrungspflanze jedoch einem großen Blütenbesucher-Kreis zugänglich blieb. Eine solche Spezialisierung in Richtung auf einzelne bestimmte Insektenarten ist für Pflanzenarten des eurosibirischen Florengebietes anscheinend wenig vorteilhaft, auch wenn man davon absieht, daß solche individuenarmen Arten als Hauptbestäuber kaum in Frage kommen. Vielleicht liegt eine Ursache in der langen Vegetationsperiode. Je länger die Vegetationsperiode ist, je stärker sind – durch klimatische Einflüsse bedingt – Fluktuationen in der Blüh-Phänologie möglich. Bei einer Einengung der Vegetationsperiode, z.B. in sommerariden Gebieten, kann eine Synchronisation mit Bestäubern eher erfolgen.

Wir können somit zusammenfassend die Vertreter der Artengruppen A I und A II und ihre Bindung an bevorzugte Nahrungspflanzen auch in einen arealographischen Bezug setzen.

Am Beispiel von *A. hattorfiana* und der von ihr bevorzugten Gattung *Knautia* sollen im folgenden einige Aspekte der jüngeren Vegetationsgeschichte einbezogen werden.

Erst nach der letzten Eiszeit ist es innerhalb bestimmter Pflanzengattungen zu großen Sippenentfaltungen gekommen. Durch Hybridisierung und Allopolyploidisierung haben sich Arten mit großer ökologischer Amplitude, die präadaptiert für die Besiedlung sehr verschiedener Standorte waren, gebildet. Nach den cytotaxonomischen Untersuchungen von EHRENDORFER (1962a) läßt sich die tetraploide Art *Knautia arvensis* auf diploide Ausgangssippen zurückführen (*K. velutina*-Gruppe); dieses sind zumeist Arten offener (sub-)mediterran-montaner Fels- und Grasheiden. Neben diploiden thermophilen, südost-/südwest-europäischen Rasensippen waren offenbar auch Waldsippen bei der Entstehung von *Knautia arvensis* mitbeteiligt (EHRENDORFER 1962b). *Knautia arvensis* ist sicher eine recht junge Sippe, deren Formenreichtum und ökologische Plastizität auf ihrer Entstehung durch Allopolyploidie und Hybridisierung beruht. Die Untersuchungen von EHRENDORFER (l.c) zeigen sehr deutlich die Bedeutung der Gebirge des Mediterran-Raumes als Entstehungszentren – nicht nur als Glazialrefugien – für mitteleuropäische Pflanzenarten und erhellen die engen Beziehungen zwischen (sub-)mediterran-montanen/diploiden und mitteleuropäisch-eurosibirisch/polyploiden Sippen.

Die Stenanthie von *A. hattorfiana* an *Knautia arvensis* kann demnach erst seit dem Spät-/Postglazial bestehen. Sie geht wahrscheinlich aus einer Stenanthie hervor, die im Mediterran-Raum an bestimmten Ausgangssippen von *Knautia arvensis* bereits bestanden hat.

Sehr ähnlich wie bei *Knautia* liegen die Verhältnisse bei der formenreichen Gattung *Campanula*. Hier ist *A. curvungula* als stenante Art bekannt. Die Primärdifferenzierung der *Campanula*-Arten erfolgte ebenfalls auf der diploiden Stufe, wobei die diploiden Arten heute nur noch als Relikte auf eiszeitliche Refugialräume beschränkt sind: Lockerwald- und Wiesensippen („Lanceolatae“), (sub-)mediterrane Felsbewohner („Saxicolae“), Rohboden-Pioniere der Gebirge („Pusillae“) u.a. (s. ausführlich bei EHRENDORFER 1970).

Auch für die taxonomisch äußerst schwierige Gattung *Hieracium* dürfen submediterrane/mediterrane Gebirge als Entstehungszentren mancher Ausgangssippen angenommen werden, wie eine Häufung diploider *Hieracium*-Sippen in

spanischen, französischen und italienischen Gebirgen vermuten lassen (s. MERXMÜLLER 1975).

Die stenanthen Bienenarten (hier z.B. *Andrena hattorfiana*, *A. curvungula* und die *Hieracium*-spezifischen *Andrena*- und *Panurgus*-Arten) sind offenbar nach der Eiszeit den Pflanzensippen in den mitteleuropäischen Bereich hinein gefolgt; sie fehlen nach Angaben der Literatur weitgehend im submediterranen Raum.

Es spricht vieles dafür, oligolectisches Verhalten unter phylogenetischen Aspekten als ursprünglich, polylectisches Verhalten als abgeleitet zu betrachten. Bei oligolectischen Arten ist das Erkennen der Nahrungsquelle in der Regel wohl angeboren; eine Lernfähigkeit im Umgang mit den oft sehr schwer zugänglichen Blüten ist dagegen nur höher entwickelten Arten vorbehalten. Die polyphage (-lectische) Lebensweise könnte letztlich auch als das „p r ä a d a p t i v e P l a t e a u“ für eine höhere Generationszahl und eine soziale Lebensweise bei den apoiden Hymenopteren angesehen werden. Nach den bisherigen Überlegungen wäre zu postulieren, daß die stenanthen *Andrena*-Arten auch die stammesgeschichtlich älteren sind. Dieser Frage wurde bisher – nach der uns vorliegenden Literatur – noch keine Beachtung geschenkt.

Artengruppe A III

(*Andrena viridescens*, *A. saundersella*, *A. falsifica*)

In dieser Gruppe fällt auf, daß bei allen drei Arten in der Regel jeweils z w e i Vorzugspflanzen gleichrangig genutzt werden. Ein Grund mag darin liegen, daß die eine Pflanzenart (in diesem Falle *Potentilla tabernaemontani*) als Pollenspende dient und nur sehr wenig Nektar bietet, die andere Nahrungsquelle (in diesem Falle *Veronica chamaedrys*) Nektar liefert. Die beiden einzigen Blütenbesuche von *A. viridescens* im Untersuchungsgebiet wurden an *Veronica chamaedrys* beobachtet, bei *A. falsifica* konnten 12 von 16 Blütenbesuchen an *Potentilla tabernaemontani*, bei *A. saundersella* nur ein Blütenbesuch an *Geranium sanguineum* festgestellt werden.

Zwei dieser drei *Andrena*-Arten kommen zusätzlich auch in der submediterranen Region vor; dies ist mit Ausnahme von *A. distinguenda* (Artengruppe A IV) für keine der anderen stenanthen *Andrena*-Arten der Fall. Es stellt sich die Frage, ob zwischen der arealgeographischen Verbreitung des Blütenbesuchers und seiner bevorzugten Pflanzenart ein Zusammenhang zu erkennen ist. Gibt es zudem vielleicht Hinweise über den Lebensraum der Bienenarten und der bevorzugten Nahrungspflanzen, bevor der Mensch großflächig offene Standorte schaffte?

Potentilla tabernaemontani ist nach ZOLLER (1954) eine „azonale“ Art mit südeuropäischer bis mitteleuropäischer Verbreitung. Diese Art hat u.a. auch einen Verbreitungsschwerpunkt in S e d o - S c l e r a n t h e t e a -Gesellschaften. In der Urlandschaft könnte sie auf bewegten Kiesinseln (z.B. in Pionierfluren des *C e r a s t i e t u m p u m i l i*) und im Uferbereich des Rheins vorgekommen sein sowie im Bereich der Schwetzinger Dünen und der Mainzer Sandgebiete.

Der Anteil solcher „azonaler“ (über mehrere Vegetationsgürtel verbreiteter) Arten ist in Flußauen besonders groß. Aus diesem Grund ähneln sich diese Standorte hinsichtlich ihrer Vegetationszusammensetzung im mitteleuropäischen und

südeuropäischen Gebiet auch sehr stark. Wir können zusammenfassend die arealgeographische Verbreitung von *A. viridescens* und *A. falsifica* gut mit der von *Potentilla tabernaemontani* zur Deckung bringen. Das ursprüngliche Vorkommen dieser beiden Bienenarten mag wohl in den reichstrukturierten Bereichen der Flußauen gelegen haben. Wir werden am Beispiel anderer *Andrena*-Arten noch sehen, daß die Flußauen für die meisten Arten der Gattung eine besondere Bedeutung als ursprünglicher Lebensraum hatten.

Auch *Veronica chamaedrys*, eine Art frischer, nährstoffreicher Säume, dürfte ihr natürliches Vorkommen in der Aue haben. Im Gegensatz zu *Potentilla tabernaemontani* ist sie nur in der boreomeridionalen Gürtelzone verbreitet. Durch welche Art sie in der submeridionalen Zone für diese Insekten ersetzt wird, ist unbekannt.

Auch in diesem Zusammenhang sei auf phylogenetische Aspekte im Bereich der *Potentilla tabernaemontani*-Gruppe und des *Veronica*-Formenkreises hingewiesen (s. ausführlich bei EHRENDORFER 1970).

Artengruppe A IV

(*Andrena distinguenda*)

Andrena distinguenda ist die einzige stenanthe *Andrena*-Art des Gebietes, die rein submediterran verbreitet ist. Es fällt auf, daß sie im Vergleich zu den anderen *Andrena*-Arten auch die einzige ist, die Cruciferen bevorzugt (Tab. 25). Diese Pflanzenfamilie hat ihr Mannigfaltigkeitszentrum im (sub-)mediterranen Bereich (RYTZ 1936, HEYWOOD 1978). Ihr Vorkommen liegt dort im Bereich der Küste (Spülsäume, Dünen), oder sie besiedelt zum Teil auch Spülsäume an Flußläufen; charakteristisch sind z.B. die Gattungen *Cakile*, *Malcolmia*, *Matthiola*. Auch für Fels- (*Cheiranthus*, *Alyssum*) und Ruderalstandorte (*Sinapis*, *Cardaria*, *Brassica*) sind Cruciferen bezeichnend.

A. distinguenda wurde im Untersuchungsgebiet an *Euphorbia cyparissias* beobachtet, ebenfalls eine vorwiegend submediterran verbreitete Pflanzenart. Bemerkenswert ist der von STOECKHERT (1954) nachgewiesene Blütenbesuch an *Barbarea vulgaris*, einer Art, die vor allem in Spülsaumgesellschaften der Flußläufe vorkommt. *A. distinguenda* dürfte ähnlich wie die Vertreter der Artengruppe A III in der alten Rheinaue-Landschaft genügend zusagende Nahrungs- und Nisthabitats vorgefunden haben. Ihre Phänologie ist typisch für die submediterran verbreiteten Solitärbiene (Gipfel im Mai); ein direkter Zusammenhang mit den zu dieser Zeit günstigen Klima- und Witterungsbedingungen im Hauptverbreitungsgebiet ist zu vermuten. Die vorwiegend eurosibirisch verbreiteten *Andrena*-Arten fliegen hingegen bereits im April (s. auch Fig. 41). Auch in diesem Beispiel verknüpfen sich die Flugzeit der Bienenart und Blühzeit der Nahrungspflanzen eng mit der arealgeographischen Zugehörigkeit.

Artengruppe A V

(*Andrena nanula*)

Andrena nanula mit boreoalpiner Verbreitung bevorzugt Umbelliferen, die in der borealen Region besonders reichlich in Hochstaudenfluren vorkommen (z.B. *Chaerophyllum*, *Angelica*, *Heraclium* u.a.).

Artengruppe A VI

(*Andrena proxima*, *A. combinata*)

Auch die Arten dieser Gruppe zeigen vorwiegend eine Präferenz für Umbelliferen, jedoch handelt es sich hier um *Andrena*-Arten, die typische Trockenstandorte besiedeln (euryök-eremophile Arten).

A. combinata ist eurosibirisch-pannonisch verbreitet. Im Gebiet besuchte sie *Peucedanum cervaria*, eine ebenfalls kontinental verbreitete Saumart. Bei *A. combinata* ist ein arealgeographischer Bezug zu manchen Umbelliferen, deren Herkunft im Bereich der (sub-)kontinentalen Waldsteppe liegt, möglich. In diesem Zusammenhang sei auch auf eine Beobachtung von STOECKHERT (1954) hingewiesen, der diese Art an *Laserpitium latifolium* beobachtete, einer Saumart (submediterran/gemäßigt kontinental verbreitet) mit Schwerpunkt im *G e r a - n i o n s a n g u i n e i*. Doch werden von *A. combinata* auch Umbelliferen frischerer Standorte besucht (*Aegopodium podagraria*, *Antbriscus sylvestris* u.a.). *A. combinata* hat nach der Literaturlauswertung (Tab. 24) ein recht breites Habitat-Spektrum: Sie kommt am häufigsten in magerem Wirtschaftsgrünland, in Ackerunkraut- und Ruderalgesellschaften vor, tritt jedoch auch häufig in frischen Saumgesellschaften, Ufer-Weidengebüschen und Schlehengebüschen auf.

A. proxima wurde im Untersuchungsgebiet zwar nicht an Umbelliferen, jedoch ausschließlich an *Euphorbia cyparissias* gefunden (6 Blütenbesuche), welche mit ihren Cyathien und ihrem Scheibenblumen-Typ sehr den Umbelliferen ähnelt. Auch sind ihre Nektardrüsen den Disci der Umbelliferen konvergent. Darüberhinaus reichert sich *Euphorbia cyparissias* – wie viele Umbelliferen auch – in Säumen an. *A. proxima* kommt ebenfalls häufig in frischen Saumgesellschaften und im mageren Wirtschaftsgrünland vor. Jedoch scheint diese Art im Unterschied zu *A. combinata* in stärkerem Umfang auch Trockenstandorte (Trespenrasen) als Nahrungsautotope zu nutzen (Tab. 24).

Als Gemeinsamkeit beider *Andrena*-Arten ist neben demselben ökologischen Verbreitungstyp (euryök-eremophil) die Bevorzugung von Saumarten als Nektar- und Pollenquelle herauszustellen. Für beide Arten scheint ebenfalls – nach dem Nahrungspflanzen-Spektrum zu urteilen – Flußläufen und warmen Felsstandorten eine entscheidende Bedeutung zuzukommen. Dies ist im Falle von *A. combinata* deshalb interessant, weil sie zusätzlich pannonisch verbreitet ist und das Donautal als Wanderweg für pannonische Arten eine Bedeutung gehabt hat. Die Umbelliferen-reichen Steppenheide-Komplexe der Jura-Felsen mit *Laserpitium latifolium* und *Peucedanum cervaria* könnten als Nist- und Nahrungsautotope bedeutend gewesen sein. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß auch *A. proxima* zusätzlich ein pannonisches Teilareal besitzt.

B) Monovoltine Arten, die ein größeres Pflanzenarten-Spektrum besuchen

Das gemeinsame Merkmal dieser *Andrena*-Arten (Tab. 26) ist einerseits ein monovoltiner Entwicklungszyklus, andererseits ein etwas breiteres Nahrungspflanzen-Spektrum als das der zuvor behandelten rein stenanthen Arten. Dennoch ist zu betonen, daß auch bei diesen Arten – mit Ausnahme der Artengruppe B III – die meisten Arten auffällige Tendenzen in ihrer Blütenbesuchs-Präferenz zeigen. Die Reihenfolge der einzelnen Gruppen gibt etwa den abnehmenden Präferenzgrad wieder.

Tabelle 26. Monovoltine *Andrena*-Arten des Untersuchungsgebietes mit Anklängen an ein stenantes Verhalten; ihre Nahrungspflanzen, ihr ökologischer Verbreitungstyp und ihre arealgeographische Verbreitung.

Arten- gruppe	ANDRENA	"bevorzugte" Nahrungspflanzen	ökologischer Verbreitungstyp	arealgeographische Angabe
B I	strobmella	Salix; Veronica, Potentilla, Taraxacum	euryök-hylophil	eurosibirisch
	subopaca	Salix; Veronica, Potentilla, Taraxacum	euryök-hylophil	eurosibirisch
B II	nitida	versch. Sträucher (besonders Salix), einige Kräuter	hypereuryök-intermediär	mitteleuropäisch
	haemorrhoea	versch. Sträucher (besonders Salix), Taraxacum	hypereuryök-intermediär	eurosibirisch
	gravida	versch. Sträucher (besonders Salix), Taraxacum u. a.	hypereuryök-intermediär	mitteleuropäisch-submediterran
	armata	versch. Sträucher (Salix, Rubus, Prunus), kaum Kräuter	euryök-hylophil	holarktisch
B III	wilkella	polyphag (besonders Fabaceae)	-	holarktisch
	fulvata	polyphag (verschiedene Kräuter), auch Sarothamnus	euryök-hylophil	subatlantisch
	angustior	polyphag (verschiedene Kräuter); auch Sarothamnus	euryök-hylophil	subatlantisch

Artengruppe B I

(*Andrena strobmella*, *A. subopaca*)

Die Gemeinsamkeit von *A. strobmella* und *A. subopaca* besteht in der Bevorzugung früh blühender *Salix*-, *Veronica*-, *Potentilla*- und *Taraxacum*-Arten. Auch im Untersuchungsgebiet besuchten beide Arten *Potentilla tabernaemontani*. In der Bevorzugung von *Potentilla* und *Veronica* ähneln sie sehr den stenantes Arten *A. viridescens*, *A. saundersella* und *A. falsifica* (Tab. 25, Artengruppe A III). Für die letztgenannten Arten wurde bereits diskutiert, daß die ursprünglichen Lebensräume wohl Flußauen gewesen sind. Dies dürfte in besonderem Maße für *A. strobmella* und *A. subopaca* gelten, da sie zusätzlich *Salix*-Arten als wichtige Pollen- und Nektarpflanzen nutzen. Im submediterranen Bereich gibt es *Salix*-Gebüsch z.B. nur sehr kleinflächig in Flußauen, daher ist es vielleicht kein Zufall, daß die zusätzlich submediterran verbreiteten Arten *A. viridescens* und *A. falsifica* *Salix* nicht oder nur kaum besuchen.

Artengruppe B II

(*Andrena nitida*, *A. haemorrhoea*, *A. gravida*, *A. armata*)

Die Vertreter dieser Gruppe sind fast ausschließlich hypereuryök-intermediäre Arten, die nicht nur Kräuter besuchen, sondern auch häufig an Blüten von Sträuchern zu finden sind. Im Untersuchungsgebiet konnten sie z.B. an *Pulsatilla vulgaris* und an *Euphorbia cyparissias* beobachtet werden. Gemeinsam ist diesen Arten, daß ihr Lebensraum in der Regel in Waldrandnähe im Bereich von Saum- und Mantelgesellschaften liegt. *A. armata* tritt vorwiegend in Gebüschgesell-

schaften auf; *A. nitida* bevorzugt Uferweiden-Gebüsche, Saumgesellschaften frischer Standorte, zusätzlich jedoch offene Standorte wie mageres Wirtschaftsgrünland und bezeichnenderweise auch Waldstandorte; *A. haemorrhoea* und *A. gravida* zeigen ein recht ähnliches Habitat-Spektrum wie *A. nitida*, kommen jedoch häufig auch in Unkrautgesellschaften vor (s. Literaturlauswertung, Tab. 24).

Artengruppe B III

(*Andrena wilkella*, *A. fulvata*, *A. angustior*)

In dieser Gruppe finden sich nur Arten, die monovoltin sind und die ein sehr großes Nahrungspflanzen-Spektrum besitzen. Sie repräsentieren den für die *Andrena*-Arten wohl selteneren Fall einer polyphagen bzw. -lectischen Ernährungsweise. Zwei dieser Arten (*A. fulvata*, *A. angustior*) haben eine subatlantische Verbreitung; es sind die einzigen subatlantischen *Andrena*-Arten, die im Untersuchungsgebiet festgestellt werden konnten. Beide können auch Pflanzenarten mit komplizierteren Blumentypen erfolgreich nutzen, so z.B. viele Fabaceen-Arten. Im Gegensatz zu den stenanthen Arten, die vorwiegend radiärsymmetrische Blumentypen besuchen²⁶, verfügen zumindest diese beiden Arten über ein höheres Lernvermögen, was es ihnen ermöglicht, auch kompliziertere Blumentypen mit weniger leicht zugänglichen Nektarquellen zu erschließen. Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß die polyphagen (-lectischen) Arten mit einer größeren Flexibilität, d.h. größerer Lernfähigkeit in der Nahrung verschiedenster Pflanzenarten höchstwahrscheinlich auch die phylogenetisch jüngeren sind.

Bemerkenswert sind die in der Literatur gefundenen Angaben über Blütenbesuche von *A. fulvata* (PITTIONI & SCHMIDT 1943) und von *A. angustior* (BALLES 1926) an *Sarothamnus scoparius*, einer subatlantischen Art. Die polyphage (-lectische) Ernährungsweise, verbunden mit der Lernfähigkeit, dorsiventrale Einzelblumen zu nutzen, ermöglicht es diesen *Andrena*-Arten in subatlantischen Gebieten die Vielzahl der Fabaceen in den dort charakteristischen Ginsterheiden (Calluno-Ulicetalia) zu besuchen. Diese Pflanzengesellschaften hat es auch in der dortigen Urlandschaft im Mantelbereich von Eichenwäldern gegeben.

C) Bivoltine *Andrena*-Arten mit Bevorzugung verschiedener Pflanzenarten in beiden Generationen

In dieser Gruppe finden sich nur *Andrena*-Arten mit einem bivoltinen Entwicklungszyklus (Tab. 27). Für solche Arten ist in der Regel anzunehmen, daß sie sich weitgehend polyphag (-lectisch) verhalten, da beide Generationen zu Zeiten im Jahr erscheinen, an denen ein unterschiedliches Nahrungsangebot vorhanden ist. Überraschend ist das Ergebnis:

Mit einer Ausnahme (*A. bicolor*) verhält sich die erste Generation zwar euryanth, die zweite Generation ist jedoch stenanth auf Umbelliferen. Dies ist um so erstaunlicher, als zur Flugzeit der zweiten Generation auch andere Nah-

²⁶ Auch hier gibt es Ausnahmen: Ein Fall von Stenanthie an Fabaceen (Gattung *Cytisus*) liegt bei *A. ratisbonensis* E. Stoeckh. vor; hierbei handelt es sich jedoch um eine pontische Art. Auch die Nahrungspflanzen dieser *Andrena*-Art (z.B. *Cytisus ratisbonensis*) sind pontisch verbreitet (s. dazu GAUCKLER 1962).

Tabelle 27. Bivoltine *Andrena*-Arten mit Bevorzugung verschiedener Pflanzenarten in beiden Generationen; ihre Nahrungspflanzen, ihr ökologischer Verbreitungstyp und ihre arealgeographische Verbreitung.

Arten- gruppe	ANDRENA	"bevorzugte" Nahrungspflanzen		ökologischer Ver- breitungstyp	arealgeographische Angabe
		1. Generation	2. Generation		
C I	nana	Cruciferae, auch Salix, Euphorbia	Umbelliferae	-	submediterrän
	alfkenella	Cruciferae, Compositae, Potentilla	Umbelliferae	-	mitteleuropäisch
C II	rosae	Salix u. a. Sträucher, Rosaceae, Compositae	Umbelliferae	euryök-hylophil	mitteleuropäisch submediterrän
	minutuloides	Salix, Veroni- ca, Cruciferae, Compositae	Umbelliferae	euryök-hylophil	eurosibirisch mitteleuropäisch
	minutula	Salix u.a. Sträucher, Rosaceae, Compositae, Veronica	Umbelliferae	euryök-hylophil	eurosibirisch- mitteleuropäisch
C III	bicolor	Salix, Rosaceae, Compositae, Cruciferae	verschiedene Kräuter, häufig Campanu- la	euryök-hylophil	eurosibirisch

rungspflanzen genutzt werden könnten (z.B. Compositen), wenn auch im Untersuchungsgebiet viele Umbelliferen zur Zeit der zweiten Generation blühen²⁷.

Die Artengruppe C I unterscheidet sich von der Artengruppe C II darin, daß sich ihre erste Generation zwar euryanth verhält, jedoch nicht ganz so variabel in der Wahl der Nahrungspflanzen ist wie die der Artengruppe C II. *A. bicolor* (Gruppe C III) hat das größte Nahrungspflanzen-Spektrum, wobei sich auch ihre zweite Generation außerordentlich flexibel zeigt.

Eine Interpretation der arealgeographischen Zusammenhänge Blütenbesucher/Nahrungspflanze ist sehr schwierig, dennoch deuten sich auch bei diesen euryanthen Arten einige Tendenzen an, auf die im folgenden näher hingewiesen werden soll.

Artengruppe C I

(*Andrena nana*, *A. alfkenella*)

Es ist bemerkenswert, daß die submediterrän verbreitete *A. nana* in ihrer ersten Generation häufig Cruciferen besucht, wengleich sie nicht in dem Maße wie *A. distinguenda* Cruciferen-stenanth ist. Der Zusammenhang zwischen submediterräner Verbreitung der Bienenart und der Bevorzugung von Cruciferen wurde bereits besprochen. Aber auch *A. alfkenella*, mitteleuropäisch verbreitet, besucht häufig Cruciferen. Es ist jedoch nicht völlig auszuschließen, daß sie auch in Südeuropa häufiger vorkommt (s. dazu WARNCKE 1981).

²⁷ Für viele bivoltine *Andrena*-Arten ist bis heute noch nicht einwandfrei nachgewiesen, daß es sich tatsächlich um zwei Generationen handelt, wobei die Sommergeneration direkt aus der Frühjahrgeneration hervorgeht.

Die zweite Generation von *A. nana* besucht vorzugsweise Umbelliferen. Fast alle Umbelliferen (ebenso die meisten Euphorbiaceen) blühen jedoch in der Regel im submediterranen und mediterranen Bereich von März bis Juli (z.B. die Arten der Gattungen *Ferula*, *Bupleurum*, *Tordylium*, *Smyrnum*, *Orlaya* u.a.) und nicht zur Zeit einer potentiellen zweiten Generation in der zweiten Jahreshälfte. Ein bivoltiner Entwicklungszyklus setzt eine ausreichend lange Vegetationsperiode voraus. Diese ist im warmgemäßigten mitteleuropäischen und eurosibirischen Bereich für solche Arten gesichert. Es bleibt offen, ob in der submediterranen und besonders in der mediterranen Region mit seiner durch den heißen Sommer bedingten kürzeren Vegetationsperiode *A. nana* überhaupt einen bivoltinen Entwicklungszyklus durchläuft (ähnliches gilt auch für die im folgenden noch zu berücksichtigende *A. rosae*). Daß *A. nana* in ihrer ersten und wahrscheinlich auch einzigen Generation im submediterranen Bereich die dort in der ersten Jahreshälfte häufig blühenden Umbelliferen anfliegt, ist denkbar, ein Nachweis müßte jedoch erst erbracht werden. *A. nana* ist besonders häufig in Ruderalgesellschaften anzutreffen. Sie meidet ähnlich wie auch *A. distinguenda* Saum- und Mantelgesellschaften und tritt auch häufig in Trespenrasen und im mageren Wirtschaftsgrünland auf (Tab. 24).

Eine Zuordnung von *A. alfenella* ist aufgrund fehlender Literaturangaben nicht möglich, dennoch scheint auch sie offene Standorte (Trespenrasen) zu bevorzugen. Ein ähnliches Verhalten wie das von *A. nana* ist auch für sie sehr wahrscheinlich. Bereits bei *A. alfenella* fällt jedoch auf, daß zusätzlich häufig die im eurosibirischen Bereich weit verbreiteten Compositen genutzt werden. Ähnliches gilt auch für alle folgenden Arten.

Artengruppe C II

(*Andrena rosae*, *A. minutuloides*, *A. minutula*)

A. rosae ist zusätzlich submediterran verbreitet und kommt außer in Trespenrasen und in magerem Wirtschaftsgrünland auch im Bereich von Ufer-Weidengebüschen vor. Sie nutzt – wie viele der zusätzlich auch submediterran verbreiteten Arten – Rosaceen (Tab. 27).

A. minutuloides läßt sich aufgrund der wenigen Literaturangaben nur schwer einordnen, sie dürfte jedoch auch ein sehr großes Nahrungspflanzen-Spektrum besitzen.

A. minutula zeigt ein außerordentlich großes Habitat-Spektrum, das dem von *A. bicolor* sehr ähnelt (Tab. 24); ihre zweite Generation ist jedoch wesentlich häufiger an Umbelliferen zu finden.

Artengruppe C III

(*Andrena bicolor*)

A. bicolor ist die häufigste *Andrena*-Art im Untersuchungsgebiet und wohl auch die einzige, die unter den Andrenen mit ihren sehr hohen Blütenbesuchs-Zahlen wohl als regelmäßiger Bestäuber einer Pflanzenart (*Pulsatilla vulgaris*) in Frage kommt. Sie tritt an *Pulsatilla* in einem etwa gleichen Geschlechterverhältnis auf. Nur Weibchen von *A. bicolor* sind dagegen an *Primula veris* anzutreffen und zwar nur an heterostylen Blüten, bei denen sich die Staubgefäße oben an der Blüten-

kronen-Öffnung befinden; dort kann leicht eine Pollenaufnahme stattfinden. Langgrifflige Blüten sind dagegen von *A. bicolor* nicht nutzbar. Da die *Andrena*-Männchen nur Nektar aufnehmen, sie die Nektarien der tiefkronigen *Primula*-Blüten mit ihren kurzen Rüsseln jedoch nicht erreichen können, besuchen sie *Primula veris* nicht.

Nur die in höheren Individuenzahlen im Untersuchungsgebiet vorkommenden *Andrena*-Arten haben eine wesentliche Funktion als Bestäuber, so *A. bicolor*, *A. falsifica*, *A. curvungula*, *A. proxima*. Mit Ausnahme von *A. falsifica* handelt es sich bei diesen gleichzeitig auch um größere, zum Teil stärker behaarte Arten.

Allgemein sind die Vertreter der Gattung *Andrena* – bedingt durch ihr weitgehend stenantes Verhalten, ihre große Ortsspezifität und auch ihren kleinen Aktionsradius – als sehr „sichere“ Bestäuber einzustufen. Zusammen mit einigen Arten der Großgattung *Halictus/Lasioglossum* sind *Andrena*-Arten im Untersuchungsgebiet mit großer Wahrscheinlichkeit an der Bestäubung vieler Blüten von *Pulsatilla vulgaris* und *Potentilla tabernaemontani*, zum Teil auch einiger Blütenstände von *Euphorbia cyparissias* und *Geranium sanguineum*-Blüten beteiligt.

6.2.2.4 *Dufourea*

Die Gattung *Dufourea* ist in Mitteleuropa mit drei Arten vertreten, zwei davon (*D. vulgaris* und *D. halictula*) kommen auch im Untersuchungsgebiet vor. Alle drei Arten zeichnen sich einheitlich durch ein stenantes Verhalten aus: *D. vulgaris* bevorzugt gelbe Compositen, so besonders *Hieracium*- und *Picris*-Arten (s. STOECKHERT 1933 u.a.), die beiden anderen (*D. halictula* und *D. alpina*) besuchen häufig Campanulaceen.

Im Gebiet wurde *D. vulgaris* an *Thymus pulegioides* beobachtet (ein Blütenbesuch), was sicher für diese Art nicht typisch ist. Ihr Lebensraum umschließt vorwiegend offene Standorte wie Felsgrus- und Ruderalgesellschaften, aber auch in magerem Wirtschaftsgrünland scheint diese Art aufzutreten. STOECKHERT (1933) führt sie als charakteristische Art von Heidegebieten an.

D. halictula, eine der kleinsten deutschen Bienenarten, ist fast ausschließlich an *Jasione montana* anzutreffen (SCHMIEDEKNECHT 1930, STOECKHERT 1933, HAESELER 1976 u.a.); im Untersuchungsgebiet wurde sie auch an *Campanula persicifolia* nachgewiesen. Nach WOLF (1956) soll sie häufig in Kahlschlaggesellschaften (*E p i l o b i e t a l i a*) auftreten.

Die dritte in Zentraleuropa vorkommende *Dufourea*-Art (*D. alpina*) ist auf die Hochlagen der Alpen beschränkt und besucht nach FRIESE (1895ff.) ebenfalls Campanulaceen, hierbei mit Vorliebe *Phyteuma hemisphaericum*. *D. alpina* konnte vom Verfasser im Ötztal (Obergurgl) an *Phyteuma betonicifolium* nachgewiesen werden; sie kam dort jedoch auch häufig an gelben Compositen vor (z.B. *Leontodon helveticus*), und auch die Beobachtungen von ENSLIN (1952), der sie an *Solidago virgaurea* ssp. *alpestris* fand, zeigen, daß *D. alpina* nicht auf Campanulaceen beschränkt ist. Es ist deshalb denkbar, daß *D. alpina* eine Stellung zwischen den beiden anderen Arten einnimmt.

Die Arten der Gattung *Dufourea* ähneln in vielerlei Hinsicht einigen *Andrena*-Arten: mitteleuropäische Verbreitung, monovoltine Lebensweise, endogäisch nistend, stenant auf gelben Compositen (*D. vulgaris/Andrena fulvago*, *A. denticulata*, *A. humilis*) oder Campanulaceen (*D. halictula*, *D. alpina/A. curvungula*).

Sie unterscheiden sich daher deutlich von anderen Halictiden, von denen viele polyphag (-lectisch) sind, eine notwendige Voraussetzung für eine soziale Lebensweise.

Auch stammesgeschichtlich gehören die Arten der Gattung *Dufourea* – zusammen mit den *Rhophites*-Arten – zu den ursprünglicheren Halictidae. Sie werden beide in der Unterfamilie der Dufoureae zusammengefaßt und von den höher entwickelten Vertretern der Unterfamilie Halictinae abgegrenzt, zu denen euryanthe Blütenbesucher gehören. Auch diese Beispiele machen den Zusammenhang: stenanthes/ursprüngliches Verhalten und euryanthes/abgeleitetes Verhalten deutlich.

6.2.2.5 *Rhophites*

Für Deutschland sind nur drei *Rhophites*-Arten nachgewiesen (*R. quinquespinosus* Spin., *R. trispinosus* Per. und *R. canus* Ev.), von denen *R. trispinosus* im Untersuchungsgebiet beobachtet werden konnte.

Auffallend ist, daß sich zumindest zwei dieser Arten sehr stenanth verhalten. *R. quinquespinosus* bevorzugt Labiaten, im wesentlichen *Calamintha clinopodium*, *Ballota nigra* und verschiedene *Stachys*-Arten (z.B. *S. recta*, *S. officinalis*). Gelegentlich werden von dieser Art auch Campanulaceen aufgesucht. *R. trispinosus* besucht fast ausschließlich *Stachys recta*, und auch im Untersuchungsgebiet wurde die Art an dieser Nahrungspflanze beobachtet. *R. canus* scheint ein etwas breiteres Nahrungspflanzen-Spektrum zu besitzen (Compositen, Labiaten, Campanulaceen).

Zwischen dem Verbreitungsgebiet der Nahrungspflanzen und dem von *R. trispinosus*, der in der mitteleuropäischen, pannonischen und submediterranen Region vorkommt, gibt es eine auffällige Koinzidenz: *Stachys recta* ist submediterran verbreitet.

6.2.2.6 *Halictus/Lasioglossum*

Allgemeines

Innerhalb dieser Großgattung gibt es nur sehr wenige solitäre Arten, von denen Stenanthie bekannt ist, z.B. von *Lasioglossum convexiusculus* Schck., einer mediterranen Art, die fast ausschließlich an *Salvia pratensis* zu finden ist, oder *Lasioglossum costulatum* – eurosibirisch-pannonisch verbreitet – mit einer Bevorzugung von Campanulaceen (STOECKHERT 1933). Die Fähigkeit der meisten *Halictus/Lasioglossum*-Arten, ein recht großes Nahrungs-Spektrum nutzen zu können, dürfte auch das „präadaptive Plateau“ dieser Großgattung gewesen sein, auf dem die semisoziale und soziale Lebensweise einzelner Arten „erworben“ werden konnte.

Als stenanth Art kommt im Untersuchungsgebiet nur *Lasioglossum costulatum* vor, die *Campanula*-Arten bevorzugt aufsucht (STOECKHERT 1933, AERTS 1960, KLUG 1965). Im Gebiet wurde sie an *Origanum vulgare* festgestellt. Alle anderen Arten sind als mehr oder weniger euryanth einzustufen, wobei jedoch auffällt, daß insbesondere die solitären Arten eine zum Teil sehr starke Bevorzugung von Arten bestimmter Pflanzenfamilien zeigen. Die größte Bedeutung haben hierbei zweifelsohne die Compositen.

Auch bei den *Halictus/Lasioglossum*-Arten zeigt sich, daß die eurosibirisch, zum Teil auch pannonisch verbreiteten Arten andere Schwerpunkte im Blütenbesuch haben, als diejenigen, die zusätzlich in der submediterranen Region zu finden sind. Im folgenden sollen diese beiden arealgeographisch gesonderten Typen näher charakterisiert werden.

A) Euryanthe *Halictus/Lasioglossum*-Arten mit eurosibirischer und pannonischer Verbreitung

Diese Arten (Tab. 28) lassen sich nach der Breite des von ihnen besuchten Pflanzenarten-Spektrums in

- euryanthe Arten mit Bevorzugung von Pflanzenarten, die einer Familie angehören (Artengruppe A I);
- euryanthe Arten mit Bevorzugung von Pflanzenarten, die zwei Familien angehören (Artengruppe A II);
- Arten mit einem sehr stark euryanthen Verhalten (Artengruppe A III) einteilen.

Tabelle 28. Euryanthe *Halictus/Lasioglossum*-Arten mit eurosibirischer und pannonischer Verbreitung (S = soziale Arten); ihre Nahrungspflanzen, ihr ökologischer Verbreitungstyp und ihre arealgeographische Verbreitung.

A I Bevorzugung einer bestimmten Pflanzenfamilie

A II Bevorzugung von zwei Pflanzenfamilien

A III sehr großes Nahrungspflanzen-Spektrum.

L. minutissimum, *L. interruptum* und *L. subfasciatum* wurden aufgrund ihres ähnlichen Verhaltens, obwohl sie auch submediterran verbreitet sind, in diese Zusammenstellung mit aufgenommen.

Arten- gruppe	Art	bevorzugte Pflanzen- familien	ökologischer Verbreitungs- typ	arealgeographische Angabe
A I	<i>L. lativentre</i>	Compositae (Hieracium, Taraxacum, Tussilago, Bellis u.a.)	euryök-eremophil	eurosibirisch
	<i>L. leucozonium</i>	Compositae (Hieracium u.a.)	hypereuryök-intermediär	eurosibirisch
	<i>L. minutissimum</i>	Compositae	-	eurosibirisch-sub- mediterran
A II	<i>L. zonulum</i>	Compositae (Hieracium, Crepis u.a.) und Umbelliferae	euryök-eremophil	eurosibirisch
	<i>L. villosulum</i> S			eurosibirisch
	<i>L. interruptum</i> S			pannonisch-med.
A III	<i>L. albipes</i>	alle Arten sehr euryanth; häufig an Sträuchern (Salix), Compositae, Umbelliferae; gelegentlich Ranun- culaceae, Rosaceae u.a.	hypereuryök-intermediär	eurosibirisch
	<i>L. laevigatum</i>		-	eurosibirisch
	<i>L. fulvicorne</i> S		euryök-eremophil	eurosibirisch
	<i>L. lineare</i> S		-	pannonisch
	<i>L. subfasciatum</i>		-	pannonisch-submed.
	<i>L. laticeps</i> S		euryök-eremophil	eurosibirisch
	<i>L. pauxillum</i> S		euryök-eremophil	eurosibirisch
	<i>L. tumulorum</i> S		euryök-eremophil	eurosibirisch
	<i>L. calceatum</i> S.		hypereuryök-intermediär	eurosibirisch

Artengruppe A I

(*Lasioglossum lativentre*, *L. leucozonium*, *L. minutissimum*)

Diese Gruppe umfaßt Arten, die Anklänge an ein stenanthes Verhalten zeigen. Von ihnen werden vorwiegend Compositen besucht, vor allem die Gattungen *Hieracium*, *Picris*, *Bellis* u.a. *L. minutissimum* ist zwar – abweichend von den anderen Vertretern dieser Artengruppe – zusätzlich submediterranean verbreitet, verhält sich jedoch im Blütenbesuch analog den beiden anderen eurosibirisch verbreiteten Arten und wurde deshalb mit in diese Gruppe gestellt. Hinsichtlich der Habitatzugehörigkeit unterscheidet sich *L. minutissimum* jedoch deutlich von den eurosibirisch verbreiteten Arten: es kommt nicht in Saumgesellschaften vor (Tab. 24), ein Verhalten, das zusätzlich oder vorwiegend submediterranean verbreitete Arten sehr häufig zeigen. Dagegen liegt sein Schwerpunkt ähnlich wie auch der der meisten *Halictus/Lasioglossum*-Arten in Ruderalgesellschaften und im mageren Wirtschaftsgrünland. In Trespenrasen wurde diese Art weniger häufig beobachtet. Anders verhält sich *L. leucozonium*, das – eurosibirisch verbreitet – auch sehr häufig in Saumgesellschaften trockener Standorte auftritt.

Lasioglossum lativentre wurde im Untersuchungsgebiet an *Chrysanthemum corymbosum*, *L. leucozonium* und *L. minutissimum* an *Knautia arvensis*, *Helianthemum nummularium* und *Euphorbia cyparissias* angetroffen. Diese *Lasioglossum*-Arten waren jedoch im Untersuchungsgebiet sehr selten, so daß eine Bevorzugung von Compositen, wie sie aus der Literatur hervorgeht, nicht bestätigt werden kann.

Artengruppe A II

(*Lasioglossum zonulum*, *L. villosulum*, *L. interruptum*)

In dieser Gruppe sind Arten vereinigt, die neben Compositen auch häufig Umbelliferen anfliegen. Hierher gehört auch eine Art (*L. interruptum*), die zusätzlich (sub-)mediterranean verbreitet ist.

L. villosulum wurde im Untersuchungsgebiet an *Picris hieracioides* beobachtet, *L. zonulum* – abweichend von dem nach der Literatur zu erwartenden Ergebnis – an *Helianthemum nummularium*; jedoch liegt nur eine Beobachtung dieser im Gebiet anscheinend recht seltenen Bienenart vor. Sowohl *L. zonulum* (in stärkerem Umfang) als auch *L. villosulum* (in geringerem Umfang) kommen auch in Saumgesellschaften vor (Tab. 24); dies deckt sich gut mit dem eurosibirischen Verbreitungsschwerpunkt dieser beiden Arten.

Tabelle 29. Die Breite des Nahrungspflanzen-Spektrums der euryanthen eurosibirisch (pannisch) verbreiteten *Halictus/Lasioglossum*-Arten des Untersuchungsgebietes (Artengruppe A III).

Art	Lebensweise	Nischenbreite	Anzahl Blütenbesuche
<i>L. lineare</i>	sozial	4,81	52
<i>L. pauxillum</i>	sozial	5,77	30
<i>L. laticeps</i>	sozial	7,62	36
<i>L. fulvicorne</i>	sozial	7,82	41
<i>L. calceatum</i>	sozial	8,76	58
<i>L. albipes</i>	solitär	12,45	38
<i>H. tumulorum</i>	sozial	17,44	69

Der einzige Vertreter dieser Gruppe, der in etwas höheren Individuenzahlen im Gebiet vorkam ($N = 7$), war *L. interruptum*, eine pannonisch-submediterrane verbreitete Art. Fast die Hälfte aller ihrer Blütenbesuche wurden an der submediterrane-kontinental verbreiteten Saumart *Peucedanum cervaria* festgestellt, die dem Umbelliferen-reichen Waldsteppengürtel angehört. Sehr gut ergänzt diesen Zusammenhang auch der Blütenbesuch an *Anthericum ramosum*, ebenfalls eine Art dieses Florenelementes.

Artengruppe A III

(*Lasioglossum albipes*, *L. laevigatum*, *L. fulvicorne*, *L. lineare*, *L. subfasciatum*, *L. laticeps*, *L. paucillum*, *Halictus tumulorum*, *L. calceatum*)

Diese Gruppe setzt sich vorwiegend aus Arten zusammen, die zum Teil aufgrund ihrer sozialen Lebensweise polyphag (-lectisch) sein müssen. Mit zwei Ausnahmen (*L. lineare* und *L. subfasciatum*) handelt es sich ausschließlich um eurosibirische Arten. Bezeichnend für die Vertreter dieser Artengruppe ist der häufige Blütenbesuch an Sträuchern (*Salix*, *Prunus*, *Crataegus*), was sich gut mit dem Verbreitungsschwerpunkt dieser Bienenarten vereinbaren läßt.

In Tabelle 29 sind die Nahrungs-Nischenbreiten dieser Arten angegeben. Den geringsten Nischenbreiten-Wert (= engstes Nahrungspflanzen-Spektrum) hat *L. lineare* ($N_B = 4,81$), zusammen mit *L. subfasciatum* die einzige pannonisch verbreitete Art dieser Gruppe. Sie bevorzugt im Untersuchungsgebiet *Pulsatilla vulgaris* (20 von 52 festgestellten Blütenbesuchern), die namengebende Gattung der kontinentalen Steppenwälder und Wiesensteppen des *Pulsatilla*-Waldsteppengürtels. Auch in der Tabelle 24 deutet sich an – obwohl nur wenige Angaben aus der Literatur vorliegen –, daß diese Art außer Trespenrasen auch trockene und sehr trockene Saumgesellschaften aufsucht.

Auch *L. subfasciatum* zeigt mit den Blütenbesuchen an *Peucedanum cervaria* und *Coronilla varia* (beides Saumarten der boreomeridionalen Gürtelzone mit subkontinentaler Herkunft) eine solche arealgeographische Koinzidenz an.

Daß auch eine solitär lebende Art sehr euryanth sein kann, zeigt das Beispiel von *L. albipes*. Diese Art besitzt das zweitgrößte Nahrungspflanzen-Spektrum aller *Halictus/Lasioglossum*-Arten (Nahrungs-Nischenbreite: 12,45). Auch hinsichtlich des ökologischen Verbreitungstyps (hypereuryök-intermediär) dokumentiert sie eine große ökologische Valenz in ihren Nahrungsansprüchen. Auch das große Habitat-Spektrum dieser Art deutet darauf hin (Tab. 24).

B) Euryanthe *Halictus/Lasioglossum*-Arten mit zusätzlich submediterraner Verbreitung (Tab. 30)

Artengruppe B I

(*Lasioglossum major*, *L. albocinctum*)

Die Vertreter dieser Gruppe bevorzugen Compositen und innerhalb dieser Familie die Gattung *Centaurea*. Sie unterscheiden sich dadurch sehr deutlich von den Compositen-bevorzugenden *Halictus/Lasioglossum*-Arten mit eurosibirischer Verbreitung, die vorwiegend gelbe Compositen (*Hieracium*, *Crepis*, *Tussilago*) aufsuchen. Die beiden im Untersuchungsgebiet vorkommenden *Centaurea*-

Tabelle 30. Euryanthe *Halictus/Lasioglossum*-Arten mit zusätzlich submediterraner Verbreitung (S = soziale Arten); ihre Nahrungspflanzen, ihr ökologischer Verbreitungstyp und ihre arealgeographische Verbreitung.

B I Bevorzugung einer bestimmten Pflanzenfamilie

B II Bevorzugung von zwei Pflanzenfamilien

B III Nutzung eines sehr großen Nahrungspflanzen-Spektrums.

Arten- gruppe	Art	bevorzugte Pflanzenfamilie	ökologischer Verbreitungstyp	arealgeographische Angabe
B I	<i>L. major</i>	Compositae (häufig <i>Centaurea</i>)	euryök-eremophil	mitteleuropäisch- submediterrän submediterrän- mediterrän
	<i>L. albocinctum</i>		-	
B II	<i>H. quadricinctus</i>	Compositae (häufig <i>Centaurea</i>)	-	eurosibirisch- submediterrän submediterrän
	<i>H. simplex</i> S	Compositae, Labiatae	euryök-eremophil	
B III	<i>L. morio</i> S	sehr euryanth	-	mitteleuropäisch submediterrän

Arten (*C. jacea* und *C. scabiosa*) sind auch in der submediterranen Region verbreitet. *L. albocinctum* wurde im „Scheibenbuck“ nur an *Centaurea*, *L. major* auch an *Aster linosyris* gefunden.

L. major kommt sowohl in Trespenrasen als auch in trockenen Saumgesellschaften vor (Tab. 24); von *L. albocinctum* liegen nur wenige Angaben aus der Literatur vor, dennoch darf auch diese Art als ein typischer Trockenrasen-Bewohner angesehen werden, der jedoch auch mageres Wirtschaftsgrünland nicht meidet.

Artengruppe B II

(*Halictus quadricinctus*, *H. simplex*)

Beide Arten fallen dadurch auf, daß sie außer Compositen auch Labiaten aufsuchen. Die Familie der Labiaten besitzt besonders viele mediterrane Arten. Auch bei den Bienenarten dieser Gruppe zeigt sich ebenfalls innerhalb der Compositen eine Bevorzugung der Gattung *Centaurea*. Im Untersuchungsgebiet wurde nur ein Exemplar von *H. quadricinctus* beobachtet, dieses an *Centaurea jacea*. *H. simplex* erwies sich als recht euryanth ($N_B = 7,48$), war jedoch bevorzugt an *Centaurea jacea* und *C. scabiosa* (15 Blütenbesuche) anzutreffen. Als Vertreter der Labiaten wurde *Origanum vulgare* besucht.

H. quadricinctus kommt bevorzugt in Ruderalgesellschaften und an anderen offenen Standorten (Trespenrasen, mageres Wirtschaftsgrünland) vor. Zwar meidet diese Art Saumgesellschaften nicht, läßt aber, was typisch für zusätzlich mediterrane Arten ist, keine Präferenz für diese erkennen. Auch *H. simplex* lebt vorwiegend in Trespenrasen und im mageren Wirtschaftsgrünland, scheint aber, da er eine soziale Lebensweise besitzt, auch häufig die pollenreichen Pflanzenarten trockener und sehr trockener Saumgesellschaften zu nutzen (Tab. 24).

Artengruppe B III

(*Lasioglossum morio*)

L. morio gehört innerhalb der Großgattung zu den Arten mit dem größten Nah-

rungspflanzen-Spektrum ($N_B = 10,48$) und besucht zahlreiche verschiedene Pflanzengesellschaften (Tab. 24).

Beispiele für Konkurrenzvermeidung bei Arten der Großgattung *Halictus/Lasioglossum*

Im folgenden soll die Frage erörtert werden, ob sich die stark euryanthen und in großen Individuenzahlen im Untersuchungsgebiet vorkommenden *Halictus/Lasioglossum*-Arten durch Auswahl bestimmter Nahrungspflanzen „aus dem Wege gehen“ oder ob dies bereits über eine unterschiedliche Phänologie („character displacement in time“) geschieht. Das besondere Interesse gilt den Arten, die zu gleichen Zeitpunkten im Jahr ihre Aktivitätsgipfel erreichen (s. als Beispiel die Artengruppen in Tab. 31). Die vergleichende Betrachtung soll der Reihenfolge dieser Zusammenstellung folgen.

Tabelle 31. Aktivitätsgipfel individuenstarker Arten der Großgattung *Halictus/Lasioglossum*; G = Artengruppe; 1 = 1. Monatsdekade; 2 = 2. Monatsdekade 3 = 3. Monatsdekade; L = Lebensweise (s = sozial, b = bivoltin).

G	April			Mai			Juni			Juli			Aug.			Sept.			L=Lasioglossum H=Halictus	L
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3		
I		x			x						x								L. fulvicorne	S
					x			x			x							x	H. simplex	S
II		x									x					x			H. tumulorum	b
		x												x		x			L. calceatum	S
III								x			x			x		x			L. morio	S
IV								x											L. lineare	S
								x											L. laticeps	S
								x											L. albipes	

Artengruppe I

Lasioglossum fulvicorne/Halictus simplex

Der Wert der Nahrungs-Nischenbreite ist bei beiden Arten ungefähr gleich. *L. fulvicorne* nutzt im Gebiet 11, *H. simplex* 14 Pflanzenarten. Gemeinsam sind sie nur an zwei Pflanzenarten zu finden: *Helianthemum nummularium* und *Geranium sanguineum*. Die kleinere Art, *L. fulvicorne*, besucht in der Regel Pflanzenarten, die leichten Zugang zu den Nektar- und/oder Pollenquellen ermöglichen. Schon zu Beginn des Jahres tritt sie in besonders hohen Individuenzahlen an *Pulsatilla vulgaris* oder zum Pollensammeln an *Potentilla tabernaemontani* und den kurzgriffligen *Primula veris*-Blüten auf. Gemeinsame Aktivitätsgipfel erreicht

L. fulvicorne mit *H. simplex* im Gebiet Mitte Mai und Ende Juli. *H. simplex*, die größere der beiden Arten, tritt häufig an Pflanzenarten mit weniger gut zugänglichen Nektar- und Pollenquellen auf. Während im Juni *L. fulvicorne* vor allem an *Helianthemum nummularium* zu finden ist, wurden in dieser Zeit von *H. simplex* bevorzugt *Centaurea jacea* und *C. scabiosa* besucht. *H. simplex* war unter anderem auch auf Blüten von *Trifolium montanum*, *Onobrychis viciifolia*, *Knautia arvensis* und *Scabiosa columbaria* anzutreffen, Pflanzenarten, die aufgrund ihrer Blütenmorphologie der kleineren und kurzrüsseligeren Art *L. fulvicorne* (Rüssellänge: 1,5–2 mm; nach KNUTH 1898ff.) nicht zugänglich sind. Es fällt auf, daß *L. fulvicorne* eine stärkere Präferenz für gelbe Blüten (*Potentilla*, *Primula*, *Helianthemum*), *H. simplex* für blaue Blüten (*Centaurea*, *Knautia*, *Scabiosa*) aufweist.

Das Beispiel der Artengruppe I zeigt sehr deutlich, daß zwei Arten, die aufgrund ihrer morphologischen Möglichkeiten (Rüssellänge, Körpergröße) ein unterschiedlichen Nahrungspflanzen-Spektrum besuchen, synchron nebeneinander vorkommen können, da sie nicht miteinander konkurrieren.

Artengruppe II

H. tumulorum/*L. calceatum*

Von beiden Arten hat *H. tumulorum* zweifelsohne das größere Nahrungspflanzen-Spektrum. Bei ihm ist die Anzahl der Blütenbesuche auf die verschiedenen Pflanzenarten weitgehend gleichverteilt; besondere Schwerpunkte sind nicht festzustellen. Auffällig ist jedoch der hohe Anteil von Besuchen an blauen Blüten (*Centaurea*, *Scabiosa*, *Aster amellus*, *Globularia punctata*, *Campanula*-Arten). Die Männchen von *H. tumulorum* fanden sich besonders an *Origanum vulgare* (hier ausschließlich Männchen) und an *Thymus pulegioides* (hier auch Weibchen).

L. calceatum ist in höheren Blütenbesuchs-Zahlen vor allem an *Helianthemum nummularium* und *Origanum vulgare* anzutreffen, die Männchen besuchen fast ausschließlich *Picris hieracioides*. *L. calceatum* zeigt eine höhere Präferenz für gelbe Blüten.

Immerhin werden 10 Pflanzenarten von beiden Arten gemeinsam genutzt. *L. calceatum* ist mit 8–10 mm Länge die größere Art gegenüber *H. tumulorum* (7–8 mm). *H. tumulorum* muß sehr wahrscheinlich aus diesem Grund dem Konkurrenzdruck von *L. calceatum* weichen und diesen Nachteil durch ein größeres Nahrungspflanzen-Spektrum ausgleichen. Er zeigt auch einen viel höheren Nischenbreiten-Wert ($N_B = 17,44$) als *L. calceatum* ($N_B = 8,75$).

Diese Artengruppe macht sehr deutlich, daß, obwohl sich die Nahrungspflanzen-Spektren beider Arten nicht völlig decken, es dennoch zu einer Konkurrenzsituation an 10 Pflanzenarten kommen kann. Die „schwächere“ Art – in diesem Fall *H. tumulorum* – muß bei synchronem Vorkommen mit einer Nischenerweiterung reagieren.

Artengruppe III

L. morio

Diese Biene ist mit 5–6 mm Körpergröße zwar die kleinste der im Untersuchungsgebiet vorkommenden *Halictus/Lasioglossum*-Arten, dennoch besitzt sie ein sehr

Tabelle 32. Das Verhältnis zwischen Rüsselllänge und Körpergröße bei drei verschiedenen *Lasioglossum*-Arten und die Werte ihrer Nahrungs-Nischenbreite im Untersuchungsgebiet; Rüssellängen nach KNUTH (1898 ff.), Körpergröße nach EBMER (1970, 1971).

Art	Rüsselllänge (R) in mm	Körpergröße (K) in mm	Verhältnis R:K	Nischenbreite im Gebiet
<i>L. calceatum</i>	3-4	8-9	1:2,4	8,76
<i>L. morio</i>	2,5-3	5-6	1:2	10,84
<i>L. fulvicorne</i>	1,5-2	6-7	1:3,8	7,82

breites Nahrungspflanzen-Spektrum ($N_B = 10,84$) und entgeht dem Konkurrenzdruck anderer Arten durch hohe Flexibilität in der Auswahl der Nahrungspflanzen. Bevorzugt werden Arten mit leicht zugänglichen Nektar- und Pollenquellen.

L. morio hat – verglichen mit *L. calceatum* und *L. fulvicorne* – eine besonders günstige Relation von Körpergröße zu Rüsselllänge (Tab. 32). Diese Daten legen einen kausalen Zusammenhang zwischen Körpergröße, Rüsselllänge und Größe des nutzbaren Pflanzenarten-Spektrums nahe: Je enger das Verhältnis Rüsselllänge zu Körpergröße, desto größer ist das potentiell nutzbare Nahrungspflanzen-Spektrum.

Auch aus den blütenökologischen Ergebnissen dieser Untersuchung ist eine Koinzidenz zwischen Körpergröße und genutzten Pflanzenarten feststellbar. So werden die besonders großen *Halictus/Lasioglossum*-Arten: *H. quadricinctus* (15–16 mm), *L. albocinctum* (12 mm), *L. major* (11 mm) und *H. simplex* (10 mm) sehr häufig an *Centaurea*-Arten angetroffen, wohingegen die kleineren Arten Blüten mit leicht zugänglichen Nektar- und Pollenquellen aufsuchen (z.B. *Potentilla*, *Helianthemum*, *Linum*, *Pulsatilla* u.a.).

Artengruppe IV

L. lineare, *L. laticeps*, *L. albipes*

Alle drei Arten erreichen ihren gemeinsamen Aktivitätsgipfel Ende Juni. Sie unterscheiden sich deutlich in den Werten ihrer Nahrungs-Nischenbreite. Während die ersten beiden Arten in stärkerem Umfang leichter zugängliche Blüten aufsuchen (sie sind auch die beiden kleineren Arten), nutzt *L. albipes* auch solche mit verborgenen und schwieriger erreichbaren Nektarquellen. Dies dürfte auch der Grund dafür sein, daß diese Art den größten Nischenbreiten-Wert ($N_B = 12,45$) besitzt. *L. lineare* ist im Untersuchungsgebiet durch die hohe Präferenz für *Pulsatilla vulgaris* die Art mit dem geringsten Nischenbreiten-Wert ($N_B = 4,21$); das übrige Nahrungspflanzen-Spektrum ist dem von *L. laticeps* ($N_B = 7,62$) sehr ähnlich.

Bei der Artengruppe IV kombinieren sich die Konkurrenzvermeidungs-Strategien, die für die Artengruppe I und II dargelegt wurden. Aus diesem Grund sind sie auch weniger durchsichtig als in den oben genannten Fällen. Einerseits existiert eine morphologisch bedingte Einnischung von seiten der Bienen: *L. lineare* und *L. laticeps* besuchen nur Blüten mit leicht zugänglichen Nektar- und Pollen-

quellen; *L. albipes* nutzt jedoch zusätzlich auch solche mit verborgenen. Andererseits führt jedoch auch die unterschiedliche Breite des Nahrungspflanzen-Spektrums zu einer Konkurrenzverminderung.

Die Bedeutung von *Halictus/Lasioglossum*-Arten als Bestäuber

Die Großgattung *Halictus/Lasioglossum* hat für die Bestäubung vieler im Gebiet vorkommender Pflanzenarten eine große Bedeutung. Bedingt durch die soziale Lebensweise treten viele dieser Arten in hohen Individuenzahlen auf. Der mitunter sehr geringe Aktionsradius, die durch das Brutpflegeverhalten bedingte hohe Ortstreue und die große Pollenmenge, die von diesen Bienen benötigt wird, führt zu häufigem Blütenbesuch an Pflanzenarten in unmittelbarer Umgebung der Nistkolonie.

Der Bestäubungserfolg wird für einzelne Pflanzenarten zusätzlich durch folgende Eigenschaften der *Halictus/Lasioglossum*-Arten günstig beeinflusst:

- Beschränkung auf einzelne Pflanzen-Familien im Nahrungs-Spektrum;
- Bevorzugung bestimmter Blumentypen entsprechend der Rüssellängen/Körpergrößen-Relation;
- Verteilung der Nahrungsressourcen aufgrund der bestehenden Konkurrenzverhältnisse.

Hinzu kommt bei vielen *Halictus/Lasioglossum*-Arten eine ausgeprägte Blütenstetigkeit.

Habitatansprüche der im Untersuchungsgebiet vorkommenden *Halictus/Lasioglossum*-Arten

Hinsichtlich ihrer Habitatansprüche verhalten sich die meisten dieser Arten sehr einheitlich. Eine besonders große Bedeutung als Nahrungs- und Nistautotope haben Ruderalgesellschaften, Trockenrasen und mageres Wirtschaftsgrünland (Tab. 24). Für die in hohen Individuenzahlen auftretenden, vorwiegend sozialen Arten dieser Großgattung spielen Saumgesellschaften als Nahrungshabitate eine große Rolle, da sie in der Zeit der Brutfürsorge (besonders Juli und August) ein reichhaltiges Pollenangebot liefern. Saumgesellschaften sind für *Halictus/Lasioglossum*-Arten wichtigere Lebensräume als für die früh im Jahr fliegenden *Andrena*-Arten, zu deren Flugzeit nur wenige Saumpflanzen, dafür aber viele Arten der Mantelgesellschaften blühen. Mantelgesellschaften haben dagegen für die *Halictus/Lasioglossum*-Arten nur eine untergeordnete Bedeutung (Tab. 24).

6.2.2.7 *Dasygaster*

Die Gattung *Dasygaster* gehört zur Familie der Melittidae, deren Vertreter ein zum Teil sehr ausgeprägtes stenanthes Verhalten zeigen: *Melitta haemorrhoidalis* F. besucht *Campanula*-Arten, *M. leporina* Pz. bevorzugt *Medicago*-Arten, *Macropis fulvipes* F. und *M. labiata* F. finden sich häufig an Arten der Gattung *Lysimachia* (VOGEL 1976).

D. argentata tritt bevorzugt an *Scabiosa*-Arten und *Succisa pratensis* auf (KNUTH 1898ff., BLÜTHGEN 1925, STOECKHERT 1933, 1954, STROHM 1933).

Im Untersuchungsgebiet war von dieser Art nur ein Blütenbesuch an *Onobrychis viciifolia* festzustellen.

D. hirtipes besucht mit Vorliebe Compositen (häufig *Hieracium*); sie scheint im Vergleich zu *D. argentata* jedoch ein etwas breiteres Nahrungspflanzen-Spektrum zu besitzen. Im Gebiet konnte sie an *Geranium sanguineum*, *Lotus corniculatus* und *Onobrychis viciifolia* beobachtet werden.

Auch für diese beiden Arten kann man wiederum die Nahrungspflanzen-Präferenz in einem arealgeographischen Zusammenhang sehen. *D. argentata* ist ein östlicher Steppenbewohner (STROHM 1924, GAUSS 1967) mit pannonisch-submediterraner Verbreitung. Auch die bevorzugten Nahrungspflanzen zeigen einen zusätzlichen Schwerpunkt in der submediterranen oder kontinentalen Region: *Scabiosa columbaria*/submediterran-subatlantisch; *S. canescens*/gemäßigt kontinental; *S. ochroleuca*/eurasiatisch-kontinental; *Succisa pratensis*/eurasiatisch-submediterran.

D. hirtipes – selbst eurosibirisch verbreitet – ähnelt in ihrem stananthen Verhalten den ebenfalls eurosibirisch verbreiteten Andreniden-Arten *Andrena fulvago*, *A. denticulata*, *A. humilis* und *Panurgus calcaratus* und auch den Compositen-bevorzugenden Halictiden (besonders *Hieracium* und andere Arten mit gelben Blütenköpfchen), z.B. *Lasioglossum lativentre*, *L. leucozonium* und *L. minutissimum*.

Das Lebensraum-Spektrum beider *Dasypoda*-Arten ähnelt sehr dem vieler anderer trockenheitsliebender apoider Hymenopteren: Ruderalstellen, Felsgrusgesellschaften, Trockenrasen und magere Wiesen.

6.2.2.8 *Chelostoma*

Innerhalb der Gattung *Chelostoma* ist stananthes Verhalten an Campanulaceen sehr häufig. Dies gilt auch für die beiden im Untersuchungsgebiet vorkommenden Arten *Ch. campanularum* und *Ch. nigricorne*; beide eurosibirisch verbreitet.

Ebenfalls auf Campanulaceen spezialisiert sind – wie bereits erwähnt – folgende Arten anderer Gattungen:

- *Andrena curvungula* (mitteleuropäisch verbreitet)
- *Lasioglossum costulatum* (eurosibirisch-pannonisch verbreitet)
- *Dufourea halictula* (mitteleuropäisch verbreitet)
- *Osmia mitis* (mitteleuropäisch verbreitet)

Ein anderes Beispiel einer Präferenz für Campanulaceen zeigt die nicht im Untersuchungsgebiet nachgewiesene, aber zu erwartende Art *Melitta haemorrhoidalis* F. (mittel- und nordeuropäisch verbreitet).

Diesen Beispielen ist gemeinsam, daß die Campanulaceen-bevorzugenden stananthen Bienenarten alle mitteleuropäisch bzw. eurosibirisch verbreitet sind. Keine dieser Arten zeigt zusätzlich eine Verbreitung im submediterranen Bereich.

Chelostoma nigricorne besucht im Untersuchungsgebiet ebenfalls ausschließlich *Campanula* (*C. glomerata* und *C. rotundifolia*). Bei *Ch. campanularum* wurden außer vier Beobachtungen an *Campanula rotundifolia* auch Besuche an *Linum tenuifolium* und an *Geranium sanguineum* (je ein Besuch) registriert. Campanulaceen-stanante Arten scheinen ebenfalls eine starke Bindung an *Geranium* zu besitzen. Dieser Zusammenhang zeigt sich auch am Beispiel von *Andre-*

na curvungula und *Osmia mitis*. Ob dies mit der Blütenform und/oder -Farbe zusammenhängt, die gewisse Ähnlichkeiten haben, oder ob bestimmte Inhaltsstoffe eine Rolle spielen, ist unbekannt. Das stenanthre Verhalten der *Chelostoma*-Arten, ihre Körpergröße und ihr dichtes Haarkleid lassen vermuten, daß diese Arten wichtige Bestäuber von Campanulaceen sind.

6.2.2.9 *Osmia*

Die meisten Arten der Gattung *Osmia* haben trotz solitärer Lebensweise eine sehr lange Flugzeit. Da innerhalb dieser Zeitspanne sich das Nahrungsangebot ändert, müssen auch sie polyphag (-lectisch) sein. Dennoch ist bekannt, daß viele dieser euryanthen Arten hohe Blumenstetigkeit haben können (KUGLER 1970). Eine bemerkenswerte Ausnahme bildet *Osmia mitis*, eine mitteleuropäisch verbreitete Art (nach STOECKHERT (1933): boreoalpin), mit einer deutlichen Bevorzugung von Campanulaceen. Im Gebiet wurde sie an *Campanula persicifolia* beobachtet. Auch für diese Art gilt der bereits für die Campanula-stenanthen Arten *Chelostoma campanularum* und *Andrena curvungula* herausgestellte Zusammenhang: STROHM (1924) beobachtete sie auch an *Geranium sanguineum*.

In der Nutzung des Pflanzenarten-Angebotes sehr verschieden verhalten sich die drei individuenreicheren Arten des Gebietes: *O. aurulenta*, *O. rufobirta* und *O. spinulosa*. Die ersten beiden Arten haben Mitte Mai zur selben Zeit ihr Aktivitätsmaximum, *O. spinulosa* erst Ende Juli/Anfang August. Die Flugzeiten von *O. aurulenta* und *O. spinulosa* überlappen sich nur zur Hälfte, die von *O. spinu-*

Tabelle 33. Arealgeographische Zugehörigkeit, bevorzugte Nahrungspflanze und Nahrungs-Nischenbreite von *Osmia aurulenta*, *O. rufobirta* und *O. spinulosa*.

<i>Osmia</i>	Verbreitung	bevorzugte Nahrungspflanze	Anzahl Blütenbesuche	Anzahl beobacht. Blütenbesuche insgesamt	Nahrungs-Nischenbreite
<i>aurulenta</i>	eurosib.	Hippocrepis comosa	32	60	3,27
<i>rufobirta</i>	mitteleurop.-submed.	keine Bevorzugung	-	36	8,42
<i>spinulosa</i>	mitteleurop.-submed.	Centaurea jacea	42	81	3,33

losa schließt die der beiden anderen Arten ein (Fig. 38). In der Tabelle 33 sind die bevorzugten Nahrungspflanzen und die jeweilige Nischenbreite dieser drei Arten angegeben.

Die beiden Arten mit der deutlichsten zeitlichen Staffelung ihrer Flugzeiten (*O. aurulenta* und *O. spinulosa*) zeigen zugleich auch die stärkste Präferenz für eine bestimmte Nahrungspflanze. Da *Hippocrepis comosa* und *Centaurea jacea* bereits durch zwei *Osmia*-Arten bevorzugt genutzt werden, hat *O. rufobirta*, deren Flugzeit die der beiden anderen Arten mit einschließt, anscheinend im Gebiet nur dann eine Koexistenz-Möglichkeit, wenn sie an möglichst vielen Nahrungspflanzen sammelt.

Hippocrepis comosa hat für *Osmia*-Arten als Nahrungspflanze eine außerordentlich große Bedeutung (STOECKHERT 1933). Im Untersuchungsgebiet kommen drei *Osmia*-Arten an *Hippocrepis comosa* vor: *O. aurulenta*, *O. rufobirta* und *O. bicolor*. 80 % aller Blütenbesuche entfallen hierbei auf *O. aurulenta*. Diese Art ist auch deutlich *O. rufobirta* im Blütenbesuch an *Hippocrepis comosa* überlegen und scheint diese von *Hippocrepis* verdrängt zu haben. Daß *O. rufobirta* an anderen Stellen *Hippocrepis comosa* als Vorzugspflanze nutzt, geht aus zahlreichen Literaturangaben hervor (FRIESE 1883, BLÜTHGEN 1925, SCHMIEDEKNECHT 1930, STOECKHERT 1933).

Für *O. aurulenta* und *O. rufobirta* haben Fabaceen eine besondere Bedeutung als Pollen- und Nektarquelle. So besucht *O. aurulenta* im Gebiet *Anthyllis vulneraria*, *Coronilla varia*, *Onobrychis viciifolia* und *Trifolium alpestre*, *O. rufobirta* außerdem *Trifolium montanum*. Aber auch Labiaten werden gerne aufgesucht, so im Falle von *O. aurulenta*, *Stachys recta*, im Falle von *O. rufobirta* *Thymus pulegioides* und *Origanum vulgare*.

Im Blütenbesuch anders verhält sich – mit einer deutlichen Bevorzugung von Compositen (häufig *Centaurea*) – *O. spinulosa* (FRIESE 1883, KNUTH 1898 ff., BLÜTHGEN 1916, 1925, BALLE 1927, BENOIST 1931, SCHMIEDEKNECHT 1930, STOECKHERT 1933, RAPP 1938, WARNCKE 1981). Im Untersuchungsgebiet ist *O. spinulosa* außer an *Centaurea jacea* auch an *Aster amellus*, *A. linosyris*, *Hieracium pilosella*, *H. umbellatum* und häufig an *Picris hieracioides* beobachtet worden. Eine nicht unwesentliche Rolle spielen für diese Arten als Nahrungspflanzen auch Dipsacaceen (*Knautia arvensis* und *Scabiosa columbaria*). Unbekannt ist, warum *Centaurea scabiosa* gemieden wird, die auf der Untersuchungsfläche häufiger vorkommt als *Centaurea jacea*.

Die Ergebnisse unter arealgeographischen Gesichtspunkten zu interpretieren, ist deshalb schwierig, weil diese *Osmia*-Arten ein recht großes Nahrungspflanzen-Spektrum nutzen können. Dennoch fallen einige Besonderheiten auf.

O. aurulenta mit eurosibirischer Verbreitung hat offenbar einen Konkurrenzvorteil beim Blütenbesuch der vorwiegend submediterran verbreiteten Art *Hippocrepis comosa*. *O. rufobirta* – mitteleuropäisch-submediterran verbreitet – zeigt in Gegenden, in denen wahrscheinlich *O. aurulenta* fehlt oder nur mit sehr geringer Individuendichte auftritt, ebenfalls eine Präferenz für *Hippocrepis comosa*. Im Untersuchungsgebiet liegt das Verhältnis von *O. aurulenta*- zu *O. rufobirta*-Individuen bei 2:1. *O. rufobirta* hat einen großen Wert in ihrer Nahrungs-Nischenbreite; dies könnte – infolge der Konkurrenzüberlegenheit von

O. aurulenta an *Hippocrepis comosa* — als Nischenerweiterung und damit als ein Beitrag zur Konkurrenzverminderung interpretiert werden.

O. spinulosa (mitteleuropäisch-submediterrän verbreitet) bevorzugt Compositen, hierbei jedoch insbesondere *Centaurea* und weniger die gelbblühenden Arten. Dieses Verhalten erinnert auch an die mitteleuropäisch-submediterrän verbreiteten *Halictus/Lasioglossum*-Arten (*L. major*, *L. albocinctum* und *H. quadricinctus*) (Tab. 30).

O. aurulenta ist im Gebiet mit Abstand der Hauptbestäuber von *Hippocrepis comosa*, an der in höheren Blütenbesuchs-Zahlen nur noch *Bombus lapidarius* auftritt, dessen Pflanzenarten-Spektrum jedoch recht breit ist ($N_B = 6.9$). *O. spinulosa* hat als Bestäuber für *Centaurea jacea* eine, aber nicht die ausschlaggebende Bedeutung, da die Wiesen-Flockenblume zusätzlich von sieben weiteren Hummelarten, die zum Teil in hohen Individuenzahlen auftreten, besucht wird.

Der Verbreitungsschwerpunkt dieser *Osmia*-Arten liegt vorwiegend in Trockenrasen-Gesellschaften; sie kommen aber auch häufig an Ruderalstellen und in Saumgesellschaften vor (Tab. 24).

6.2.2.10 *Megachile*

Die Gattung *Megachile* ist im Gebiet mit vier Arten vertreten, wobei die drei mitteleuropäisch verbreiteten Arten (*M. circumcincta*, *M. versicolor* und *M. centuncularis*) recht einheitlich viele verschiedene Blütenpflanzen besuchen, so besonders Fabaceen, Compositen, gelegentlich auch Labiaten. Mit einer Rüssellänge von etwa 4–5 mm (KUGLER 1970) können sie gut die verborgenen Nektarien der dorsiventralen Blumen erreichen. Die einzige im Untersuchungsgebiet vorkommende submediterrane *Megachile*-Art, *M. pilidens*, bevorzugt nach der Literatur *Lotus corniculatus*, *Thymus pulegioides* und *Ononis*-Arten (FRIESE 1883, BALLE 1927, STOECKHERT 1954, WESTRICH 1980, 1983). Im Untersuchungsgebiet konnte sie an *Ononis spinosa* beobachtet werden, eine submediterransubatlantische Art. Auf die zusätzlich submediterrane Verbreitung von *Lotus corniculatus* wurde bereits hingewiesen, *Thymus pulegioides* ist auf Kaukasien und das temperate Europa beschränkt (JALAS & KALEVA 1970).

Im folgenden seien die drei mitteleuropäisch verbreiteten Arten kurz miteinander verglichen. — *M. circumcincta* besuchte im Untersuchungsgebiet *Anthyllis vulneraria*. Nach der Literatur tritt sie sehr häufig an *Lotus corniculatus*, *Genista tinctoria* und auch *Vicia*-Arten auf (s. u.a. BALLE 1927, SCHMIEDEKNECHT 1930, RAPP 1938). Im Vergleich zu den beiden anderen Arten, *M. centuncularis* und *M. versicolor*, bevorzugt sie stärker Fabaceen. Diese besuchen dagegen häufiger Compositen. Im Untersuchungsgebiet wurde *M. centuncularis* an *Centaurea scabiosa* und *Geranium sanguineum*, *M. versicolor* an *Aster amellus* und *Lotus corniculatus* nachgewiesen. Nach der Literatur spielen für beide Arten auch *Cirsium* und *Carduus* eine wesentliche Rolle (STOECKHERT 1933, BLÜTHGEN 1916).

Die Frage, ob die *Megachile*-Arten eine Bedeutung als Bestäuber haben, ist schwer zu beantworten. Ihr zum Teil recht stenantes und blumenstetes Verhal-

ten, ihre Körpergröße und ihre starke Behaarung sprechen für eine solche, ihr Auftreten – zumindest im Gebiet – in sehr geringen Individuenzahlen spricht dagegen. Manchmal sind *Megachile*-Arten auch „illegitime“ Blütenbesucher (SCHREMMER 1941b).

Megachile benötigt bestimmte Pflanzenarten nicht nur als Nektar- und Pollenquelle sondern auch zur Gewinnung von Nistbaustoffen. Blüten- und Laubblätter werden „ausgeschnitten“ und zur Auskleidung der Niströhren verwendet. Ihr deutscher Name „Blattschneiderbiene“ bezieht sich auf dieses Verhalten. Ähnlich wie bei der Nahrungsquelle beschränkt sich auch hier die Auswahl nur auf wenige Pflanzenarten (BISCHOFF 1927).

6.2.2.11 *Eucera*

Die Langhornbienen (Gattung *Eucera*) sind in Mitteleuropa mit drei Arten vertreten. Neben *E. longicornis* L., die in Mitteleuropa weit verbreitet ist und nur in den nördlichen Breiten fehlt, kommen ferner mit zusätzlich ponto-mediterraner Verbreitung *E. interrupta* Baer und auch die im Untersuchungsgebiet festgestellte *E. tuberculata* vor. Mit einer Rüssellänge von 7,6 mm (KUGLER 1970) können diese Arten auch sehr tief verborgenen Nektar aufnehmen. *E. tuberculata* besucht nach der Literatur mit Vorliebe Fabaceen (besonders *Lathyrus montanus*, *Lotus corniculatus* und *Trifolium*-Arten), gelegentlich aber auch Labiaten. Ihr Nahrungspflanzen-Spektrum scheint recht breit zu sein, wobei sie durch den Bau der Mundwerkzeuge besonders die schwer zugänglichen, tiefkronigen Blüten nutzen kann. Ihre stärksten Konkurrenten dürften vor allem verschiedene Hummelarten sein.

Im Untersuchungsgebiet war *E. tuberculata* ausschließlich an *Anthyllis vulneraria* zu finden, die jedoch auch häufig von *Osmia aurulenta* und einigen Hummelarten (besonders *Bombus pascuorum*) beflogen wurde. Nach den Beobachtungen im Untersuchungsgebiet kann *E. tuberculata* blumenstet sein.

6.2.2.12 *Bombus*

Allgemeines

Die Vertreter der Hummeln (Gattung *Bombus*) sind außerordentlich euryanth. Aufgrund ihres großen Lernvermögens können sie ein sehr großes Pflanzenarten-Spektrum nutzen. Zwar gibt es auch bei den einzelnen Hummelarten – nach den Rüssellängen gestaffelt – Unterschiede, da nicht jede Nektarquelle gleich gut zugänglich ist, dennoch können alle Hummeln an fast jeder melittophilen Blüte Pollen sammeln. So dürften sich Unterschiede im Nahrungspflanzen-Spektrum wohl überwiegend bei den Nektarpflanzen bemerkbar machen.

Das zum Teil sehr blumenstete Verhalten der Hummeln macht sie zu den wichtigsten Bestäubern unter den apoiden Hymenopteren.

Die fast unübersehbare Fülle an Blütenbesuchs-Daten von Hummeln in der Literatur ließ in der zur Verfügung stehenden Zeit keine Auswertung zu. Dies schien auch nicht so lohnend zu sein, da die meisten Angaben Pollen- und Nektarquellen bzw. Arbeiterinnen-/Männchen-Besuche nicht differenzieren.

Die Breite des Nahrungspflanzen-Spektrums der verschiedenen im Gebiet vorkommenden Hummelarten

Obwohl das Blütenbesuchs-Verhalten der Hummeln im Rahmen dieser Arbeit nicht mit derselben Gründlichkeit wie bei den anderen apoiden Hymenopteren ausgewertet werden konnte, liefern einige Ergebnisse dennoch wertvolle Hinweise. Aus den Beobachtungen geht deutlich hervor, daß sich Hummelarten in der Auswahl und in der Breite des genutzten Nahrungspflanzen-Spektrums unterscheiden. Hierauf deuten auch die Ergebnisse von WOLF (1983), die verschiedene Hummelarten in einem Rasen-Vegetationskomplex im Naturschutzgebiet „Taubergießen“ (Oberrheingebiet) untersuchte. Auch üben die Hummeln allein schon durch ihre Größe und die großen Nektar- und Pollenmengen, die sie aufnehmen, einen starken Konkurrenzdruck auf die übrigen Blütenbesucher aus. Da mit Ausnahme von *B. pratorum* alle anderen Hummelarten im Juli ihre höchste Individuendichte im Gebiet erreichen – zur Zeit der höchsten Bienen-Aktivität – ist besonders in diesem Monat eine starke Konkurrenzsituation gegeben.

In der Tabelle 34 ist die Nahrungs-Nischenbreite der verschiedenen Hummelarten angegeben. Berücksichtigung fanden nur Arten mit mehr als zehn Blütenbesuchen.

Tabelle 34. Die Nahrungs-Nischenbreiten der häufig im Gebiet vorkommenden Hummelarten und ihre Rüssellängen (Angaben nach KNUTH 1898 ff.).

Bombus	Nischenbreite	Anzahl Blütenbesuche	Rüssellänge		
			♀	♂	♂
<i>pascuorum</i>	10,56	135	13-15	12-13	10-11
<i>sylvarum</i>	8,68	43	12-14	10-12	9-10
<i>terrestris</i>	8,15	106	9-10	8-9	-
<i>lapidarius</i>	6,90	90	12-14	10-12	8-10
<i>humilis</i>	5,84	51	14-15	10-12	10
<i>pratorum</i>	5,71	75	12-14,5	8-12	8-10
<i>lucorum</i>	5,34	83	9-10	8-9	-
<i>hortorum</i>	5,14	12	19-21	14-16	15

Eine ganz bedeutende Rolle spielen im Untersuchungsgebiet zwei Pflanzenarten als Hummelweide: *Coronilla varia* und *Centaurea scabiosa*. Zum selben Ergebnis kommt auch STRIE (1980) nach der Untersuchung von Pollenhöschchen und deren Pollenanteil an verschiedenen Pflanzenarten. Die Tabelle 35 faßt die Haupt- und Neben-Futterpflanzen der im Gebiet häufigeren Hummelarten für die Jahre 1979 und 1980 zusammen. Das breiteste Nahrungspflanzen-Spektrum im Gebiet besitzt *B. pascuorum*, das engste haben *B. lucorum* und *B. hortorum*. Die in der Tabelle 34 angegebenen Rüssellängen zeigen, daß es keine Koinzidenz zwischen Nahrungs-Nischenbreite und Rüssellänge gibt.

Im Untersuchungsgebiet wurden 11 Pflanzenarten besonders von Hummeln aufgesucht: *Anthyllis vulneraria*, *Centaurea jacea*, *C. scabiosa*, *Coronilla varia*,

Tabelle 35. Die Haupt- und Neben-Futterpflanzen der im Untersuchungsgebiet häufigeren Hummelarten (in den Jahren 1979 und 1980).

Art	Hauptfutterpflanze	wichtige Nebenfutterpflanze
<i>B. lucorum</i>	<i>Coronilla varia</i>	<i>Centaurea scabiosa</i> <i>Centaurea jacea</i> <i>Origanum vulgare</i>
<i>B. terrestris</i>	<i>Coronilla varia</i>	<i>Centaurea scabiosa</i> <i>Trifolium alpestre</i> <i>Primula veris</i>
<i>B. pratorum</i>	<i>Salvia pratensis</i>	<i>Knautia arvensis</i>
<i>B. sylvarum</i>	<i>Centaurea scabiosa</i>	<i>Origanum vulgare</i> <i>Primula veris</i>
<i>B. lapidarius</i>	<i>Centaurea scabiosa</i>	<i>Hippocrepis comosa</i> <i>Centaurea jacea</i> <i>Coronilla varia</i>
<i>B. humilis</i>	<i>Centaurea scabiosa</i>	<i>Centaurea jacea</i> <i>Coronilla varia</i>
<i>B. pascuorum</i>	<i>Centaurea scabiosa</i>	<i>Anthyllis vulneraria</i> <i>Origanum vulgare</i> <i>Centaurea jacea</i>
<i>B. hortorum</i>	<i>Centaurea scabiosa</i>	<i>Stachys officinalis</i>

Knautia arvensis, *Origanum vulgare*, *Primula veris*, *Salvia pratensis*, *Stachys officinalis*, *Trifolium alpestre*, *Vicia sepium*. Für diese stellen auch Hummeln im Gebiet die wichtigsten Bestäuber dar.

Strategien zur interspezifischen Konkurrenz-Verminderung

B. pratorum erreicht im Juni als erste der Hummelarten ihr Aktivitäts-Maximum und nutzt als Haupt-Futterpflanze *Salvia pratensis*. Zu dieser Zeit blühen *Centaurea scabiosa* und *Coronilla* noch nicht. Sie scheint kaum – so wenigstens in den beiden Untersuchungsjahren – mit vielen Nahrungs-Konkurrenten rechnen zu müssen. Durch ihr jahreszeitlich frühes Erscheinen geht sie den anderen Hummelarten zeitlich aus dem Wege. Auch verhindern die morphologisch hauptsächlich auf Hummelbesuch eingerichteten *Salvia*-Blüten den Besuch durch andere Insekten.

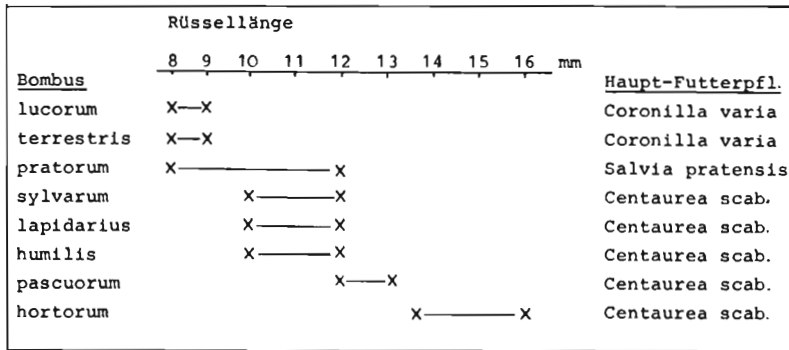


Fig. 58. Rüssellängen der Arbeiterinnen (nach KNUTH 1898 ff.) und die Hauptfutterpflanzen der jeweiligen Hummelarten.

Alle anderen Hummelarten lassen sich nach der jeweiligen Haupt-Futterpflanze in zwei Gruppen einordnen: solche, die *Coronilla varia* bevorzugen (*B. lucorum*, *B. terrestris*) und solche, die vorwiegend *Centaurea scabiosa* aufsuchen (*B. sylvarum*, *B. lapidarius*, *B. humilis*, *B. pascuorum* und *B. hortorum*). Bemerkenswert ist, daß sich die Artengruppen mit gleicher Haupt-Futterpflanze deutlich in den Neben-Futterpflanzen unterscheiden (Tab. 35).

Zwischen den Vertretern beider Gruppen besteht nun ein wesentlicher Unterschied in den Rüssellängen. In Figur 58 sind die Rüssellängen der einzelnen Hummelarten abgetragen und ihre jeweilige Haupt-Futterpflanze angegeben; zugrundegelegt wurden dabei die Rüssellängen der Arbeiterinnen, da sie in ihrer Individuenzahl überwiegen und ihnen somit die größte Bedeutung bei der Bestäubung einzelner Pflanzenarten zukommt. Die Unterschiede zu den Weibchen (Königinnen) und Männchen sind der Tabelle 34 zu entnehmen; in der Regel ist der Rüssel der Königinnen länger, der der Männchen kürzer.

Aufgrund des altersunabhängigen intraspezifischen Größen-Polymorphismus bei Hummeln (FREE & BUTLER 1959) variieren die Rüssellängen zum Teil beträchtlich (MORSE 1977). Unterschiede von 3–4 mm sind in einer Population die Regel. Die in Figur 58 dargestellten Werte geben eine solche durchschnittliche Variationsbreite an. Über die Strategie der innerartlichen Rüssellängen-Variation wird die intraspezifische Nahrungskonkurrenz stark verringert.

Die beiden Hummelarten mit der geringsten Rüssellänge besuchen vorwiegend *Coronilla varia*, die mit der größten *Centaurea scabiosa*. Dieses Ergebnis steht in unmittelbarem Zusammenhang mit der Erreichbarkeit des Nektars. Die Kronröhre von *Coronilla varia* hat eine Tiefe von 5–8 mm, die von *Centaurea scabiosa* ist 11–12 mm tief.

Bereits das Neben-Pflanzenspektrum (Tab. 35) zeigt, daß es keine völlige Festlegung: langrüsselige Hummelarten/tiefkronige Blüten, kurZRüsselige/wenig tiefkronige Blüten gibt, wie dies manche Autoren annehmen (z.B. BRIAN 1957, PRICE 1975, INOUE 1980). Dagegen stimmt dieses Ergebnis gut mit den Befunden von WILSON (1975), HEINRICH (1976b), RANTA & LUNDBERG (1980) und RANTA (1982) überein, die für die meisten und besonders die längerrüsse-

ligen Hummelarten ein breiteres Nahrungspflanzen-Spektrum nachweisen. Eine Verteilung der Nahrungsressourcen erfolgt bei den einzelnen Hummelarten nach Konkurrenz und Sammelerfolg. Zwar kann eine längerrüsselige Hummelart fast jede Blüte besuchen, dennoch ist sie in ihrem Sammelerfolg an Blüten mit einer geringeren Kronentiefe kurzzüsseligeren Hummeln, die diese ökonomischer, mit weniger Energieaufwand, nutzen können, unterlegen (INOUE 1980, RANTA & LUNDBERG 1982). Je enger das Verhältnis Rüssellänge/Krontiefe, desto geringer ist der Energieaufwand bei der Nahrungsaufnahme. Aus diesem Grund sind kurzzüsselige Hummelarten langrüsseligen keinesfalls Konkurrenz-unterlegen.

Da die verschiedenen Hummelarten recht polyphag bzw. -lectisch sind, scheint die Nahrungs-Nischenbreite weitgehend von der Flugzeit und von dem in dieser Zeit vorhandenen Nahrungspflanzen-Angebot abhängig zu sein.

Die meisten Hummelarten haben ihre höchste Aktivitätsdichte im Juli. Für diese Zeit ist zu vermuten, daß der zwischenartliche Konkurrenzdruck um die Nahrungsressourcen besonders groß ist. Eine Möglichkeit zur Konkurrenzverminderung besteht in einer zeitlichen Verlagerung der Sammelaktivität. Deutlich ist dieses Phänomen an *B. terrestris* und *B. lucorum* zu erkennen. Beide nutzen dieselbe Haupt-Futterpflanze und unterscheiden sich auch kaum in dem sonst genutzten Pflanzen-Spektrum. Die Rüssellängen beider Arten sind gleich. *B. lucorum* verlagert seine Haupt-Sammelaktivität im Gebiet auf Anfang bis Mitte Juli (1980 sogar auf den Juni), *B. lucorum* auf Ende Juli. Auch diejenigen *Bombus*-Arten, die *Centaurea scabiosa* als Haupt-Futterpflanze nutzen, gehen sich zeitlich möglichst aus dem Wege (Tab. 36).

Tabelle 36. Haupt-Futterpflanze, Aktivitätsmaximum, Nahrungs-Nischenbreite (N_B) und Rüssellänge (RL) einiger Hummelarten des Untersuchungsgebietes.

Haupt-Futterpflanze	Art mit einem Aktivitätsmaximum					
	Anfang bis Mitte Juli			Ende Juli		
	Bombus	N_B	RL	Bombus	N_B	RL
<i>Coronilla varia</i>	<i>terrestris</i>	8,15	8-9	<i>lucorum</i>	5,34	8-9
<i>Centaurea scabiosa</i>	<i>sylvarum</i>	8,68	10-12	<i>humilis</i>	5,8	10-12
	<i>lapidarius</i>	6,9	10-12	<i>pascu-</i>	10,56	12-13
	<i>hortorum</i>	5,14	14-16	<i>orum</i>		

Arten, die dennoch zum selben Zeitpunkt mit ihrer Haupt-Sammelaktivität im Gebiet zusammentreffen, zeigen wesentliche Unterschiede in ihren Rüssellängen und dadurch bedingt in der Nutzung des übrigen Nahrungspflanzen-Spektrums (s. Tab. 35 und 36). *B. lapidarius* entgeht dem Konkurrenzdruck von *B. sylvarum* durch Ausweichen auf *Centaurea jacea*, *B. humilis* nutzt im Nebenpflanzenspektrum *Coronilla varia*, *B. pasuorum* *Origanum vulgare*.

Konkurrieren die sozialen *Halictus/Lasioglossum*- und *Bombus*-Arten um die Nahrungsquellen?

Ein Phänologievergleich der Jahre 1979 und 1980 für die Gattungen *Bombus* und *Halictus/Lasioglossum* (s. Fig. 35) ergibt, daß die unterschiedlichen Blüten-

besuchs-Häufigkeiten beider Gattungen miteinander korrelieren: Von der Gattung *Bombus* konnten im Juli 1979 sehr hohe, von der Großgattung *Halictus/Lasioglossum* nur sehr niedrige Blütenbesuchs-Zahlen festgestellt werden; im Juli 1980 hingegen lagen die Verhältnisse genau umgekehrt (Kap. 5.1.6.2, s. auch Fig. 35). Dieses Ergebnis legt den Schluß nahe, die hohe Konkurrenzüberlegenheit der Gattung *Bombus* als Ursache für die geringen Blütenbesuchs-Aktivitäten der Großgattung *Halictus/Lasioglossum* im Juli 1979 anzunehmen, zumal viele *Halictus/Lasioglossum*-Arten aufgrund ihrer sozialen Lebensweise ein großes Nahrungspflanzen-Spektrum nutzen können. Eine nähere Analyse der blütenökologischen Ergebnisse zeigt jedoch, daß nur wenige Pflanzenarten von beiden Gattungen in größerem Ausmaß gemeinsam besucht werden. In diesen Fällen führen die geringeren Blütenbesuchs-Zahlen der Gattung *Bombus* im Jahr 1980 nicht gleichzeitig zu einer Erhöhung der der Großgattung *Halictus/Lasioglossum*.

6.2.3 Lepidopteren

Die Lepidopteren besuchten 48 Pflanzenarten und damit 67,6 % der entomophilen Arten des Untersuchungsgebietes. Die Tabelle 37 führt die einzelnen Lepidopteren-Arten auf und gibt die Anzahl der festgestellten Blütenbesuche an. Diese Ergebnisse werden im folgenden – nach den verschiedenen Lepidopteren-Familien aufgegliedert und der Tabelle 37 folgend – besprochen. Berücksichtigt sind hier nur die arten- und/oder individuenreicheren Familien (Beschreibung und Diskussion der Ergebnisse der übrigen Familien s. KRATOCHWIL 1983a).

Erstaunlicherweise gibt es über Blütenbesuche von Lepidopteren nur sehr wenige Angaben (z.B. KNUTH 1898ff.) und mit wenigen Ausnahmen (z.B. STEFFNY 1982) so gut wie überhaupt keine blütenökologisch-quantitativen Studien über Falter-Zönosen. Vergleichsdaten finden sich verstreut in zahlreichen Einzelarbeiten, eine Literaturlauswertung ist entsprechend schwierig. Die meisten Lepidopterologen schenken den Larvalpflanzen besondere Aufmerksamkeit und nicht den Nektarpflanzen der adulten Falter. Aus diesem Grund war ein Literaturvergleich, wie er bei den apoiden Hymenopteren durchgeführt wurde, kaum möglich.

Dennoch soll auch hier über die pflanzensoziologische Zuordnung der Nektarpflanzen in Verbindung mit den Futterpflanzen der Raupen eine genauere Kennzeichnung der Habitatansprüche einzelner Arten erfolgen.

6.2.3.1 Pieridae

Im Untersuchungsgebiet kommen sowohl Pieriden-Arten mit einem recht breiten Nahrungspflanzen-Spektrum vor (z.B. *Artogeia napi* $N_B = 7,86$) als auch solche, die – zumindest nach den vorliegenden Daten – als stenanth einzustufen sind (z.B. *Anthocharis cardamines* $N_B = 1,34$).

Arten mit einem bivoltinen Zyklus (*Artogeia napi*, *Colias australis*, *Pieris brassicae*) und solche, die als Adultüberwinterer im Jahr zweimal im Falterstadium zu verschiedenen Jahreszeiten vorkommen (*Gonepteryx rhamni*), zeichnen sich durch höhere Werte in der Nahrungs-Nischenbreite aus. Dagegen hat die monovoltine Art *Anthocharis cardamines* eine starke Nahrungspflanzen-Präferenz für *Globularia punctata*. Diese Bevorzugung resultiert jedoch sicher nicht aus einer sehr starken Bindung an diese Nahrungspflanze, sondern hat ihre Ur-

sache wohl eher darin, daß die sonst von *A. cardamines* genutzten Nektarquellen (vorwiegend Cruciferen) im Untersuchungsgebiet und auch in der unmittelbaren Umgebung fehlen. Eine für diese Art besonders große Bedeutung hat *Cardamine pratensis*. Sie dient außer als Nektarquelle gleichzeitig auch als Futterpflanze für die Raupen, die an ihr oligophag leben. Als einzige Crucifere blüht zur Flugzeit von *A. cardamines* im Gebiet nur *Arabis hirsuta*, diese jedoch in geringer Blumdichte. An ihr konnte der Falter ebenfalls beobachtet werden.

Nach dem ökologischen Verbreitungstyp gehört *A. cardamines* zu den mesophilen Arten des Übergangsbereiches Wald/Offenland mit ausschließlich eurosibirischer Verbreitung. Bei der Futterpflanze *Cardamine pratensis* läßt sich sehr gut die Entstehung der Wiesensippen aus Waldsippen cytotaxonomisch ableiten: Im Wald kommen di- und tetraploide Cytotypen vor, auf Wiesenstandorten nur tetraploide (DERSCH 1969). Es ist sehr wahrscheinlich, daß *A. cardamines* ursprünglich ebenfalls eine Falterart lichter, feuchter Wälder oder auch von Buchenwäldern mit eingestreuten kleinen Feuchtstandorten war.

Zu den bevorzugten Nektarpflanzen gehören weiterhin *Viola*-Arten (im Untersuchungsgebiet: *Viola hirta*; nach KNUTH (1898ff.): *Viola reichenbachiana* und *V. canina*).

An *Globularia punctata* konnte noch eine weitere Pieriden-Art in hohen Blütenbesuchs-Zahlen festgestellt werden: *Leptidea sinapis*. Dies ist um so erstaunlicher, als diese Art in anderen Gebieten völlig andere Nahrungspräferenzen besitzt; so fand STEFFNY (1982) *L. sinapis* am Schönberg bei Freiburg und auch bei Hartheim südlich Breisach vorwiegend an *Lotus corniculatus*; WIKLUND (1977) in Schweden wies die Art an *Lathyrus montanus* nach.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Ursache für diese lokalen Unterschiede in der Phänologie der Nektarpflanzen liegt. *Lotus corniculatus* ist zur Flugzeit von *L. sinapis* im Untersuchungsgebiet nur in geringer, *Globularia punctata* dagegen in sehr hoher Blumdichte vorhanden. Dennoch fällt auf, daß *L. sinapis* im Untersuchungsgebiet auch gerne gelbe Fabaceen anfliegt (so z.B. neben *Lotus corniculatus* auch *Hippocrepis comosa* und *Anthyllis vulneraria*), keine dieser Arten jedoch häufiger besucht.

L. sinapis ist die einzige im Gebiet vorkommende Pieriden-Art mit zusätzlich submediterraner Verbreitung. Sehr auffällig ist, daß sie viele Pflanzenarten nutzt, die fast ausschließlich auf den submediterranen Bereich beschränkt sind (*Hippocrepis comosa*, *Orchis simia*, *Euphorbia cyparissias*, *Anthyllis vulneraria*). Auch *Globularia punctata* ist vorwiegend submediterran verbreitet (JÄGER 1970). In diesen arealgeographischen Zusammenhang passen auch die Ergebnisse von STEFFNY (1982) und WIKLUND (1977): *Lotus corniculatus* ist eurosibirisch-subozeanisch-submediterran verbreitet und *Lathyrus montanus* mit subatlantischem Schwerpunkt reicht auch bis in den submediterranen Bereich.

Alle anderen im Untersuchungsgebiet vorkommenden Pieriden-Arten haben ein recht weites Nahrungspflanzen-Spektrum. Sehr deutlich unterscheidet sich von den bivoltinen Arten das von *Gonepteryx rhamni*. Mit dem längsten Rüssel innerhalb der mitteleuropäischen Tagfalter (17 mm nach STEFFNY 1982) kann diese Art auch den Nektar sehr tiefkroniger Blüten noch erreichen. Im Unter-

suchungsgebiet war *Gonepteryx rhamni* häufig an *Primula veris* und an *Dianthus carthusianorum* anzutreffen. *Primula veris* wird im Gebiet vorwiegend von Bombyliiden besucht, *Dianthus carthusianorum* von Hesperiden, die ebenfalls sehr lange Rüssel besitzen (s. Kap. 6.2.3.5 HesperIIDae).

Die Arten *Pieris brassicae* und *Artogeia napi* können ein sehr breites Nahrungspflanzen-Spektrum nutzen. Die bivoltine Lebensweise und die Tatsache, daß beide Arten Wanderfalter sind (Binnenwanderer 1. Ordnung; EITSCHBERGER & STEININGER 1980), lassen keine Nahrungsspezialisierung der Adulttiere zu. Sehr auffällig ist besonders bei der zweiten Generation die große Bedeutung von Saum-Pflanzenarten, insbesondere von *Origanum vulgare*. Dies gilt auch für *Colias australis*, eine ebenfalls bivoltine Pieriden-Art, die im Gebiet ein recht breites Nahrungspflanzen-Spektrum hat.

BLAB & KUDRNA (1982) ordnen *Artogeia napi* bei den mesophilen Offenlandarten ein, ebenso *Colias australis*. STEFFNY (1982) stuft *A. napi* nach Transektuntersuchungen als Art offenlandbestimmter Übergangsbereiche ein, und auch die dort zitierten Autoren (BERGMANN 1952, OSHAKI 1979, 1980) geben eine stärkere Bindung an buschiges Gelände, Waldwiesen und Waldlichtungen an. Das im Untersuchungsgebiet für *A. napi* festgestellte Nahrungspflanzen-Spektrum wird zu 60 % von Rasen-, zu 40 % von Saum-Pflanzenarten gebildet, was eher dafür spricht, *A. napi* als Art offenlandbestimmter Übergangsbereiche einzustufen. Ähnliches dürfte auch für *Colias australis* gelten, eine Art, die bei BLAB & KUDRNA (1982) als xerothermophile Offenlandart bezeichnet wird und die im Untersuchungsgebiet fast zu 50 % Saum-Pflanzenarten besuchte.

Gonepteryx rhamni, eine Waldart mit eurosibirischer Verbreitung, war am häufigsten an *Primula veris* anzutreffen, welche nach ZOLLER (1954) ihre primären Vorkommen auf Waldstandorten der boreomeridionalen Gürtelzone hat. Leider läßt sich in diesem Falle die Herkunft nicht wie bei *Cardamine pratensis* cytotenetisch beweisen; die Unterart *Primula veris* ssp. *canescens* kommt jedoch vorwiegend in Säumen und lichten Wäldern vor. Die Mehrzahl der von KNUTH (1898ff.) für *G. rhamni* angegebenen Nektarpflanzen gehört ebenfalls zu den Waldarten.

6.2.3.2 Nymphalidae

Obwohl die im Gebiet auftretenden Nymphaliden-Arten nur in geringen Individuenzahlen vorkommen, ergeben sich dennoch im Vergleich mit Literaturangaben einige sehr aufschlußreiche Befunde. STEFFNY (1982) stellte z.B. an *Inachis io*, eine Art, die im allgemeinen als Ubiquist eingestuft wird, deutliche Biotop-Präferenzen fest, die in diesem Fall sogar jahreszeitlich Veränderungen unterliegen: Im Sommer trat *Inachis io* im Schönberg-Gebiet bei Freiburg häufig an Waldwegen auf, im September und Oktober ausschließlich in Offenland- bzw. Übergangsbereichen Offenland/Wald. Auch im „Scheibenbuck“ flog *I. io* erst Ende September/Anfang Oktober in höheren Individuenzahlen auf der Halbtrockenrasen-Fläche, zu einem Zeitpunkt, an dem nur noch wenige andere Falterarten aktiv waren. Eine Begründung für diesen Habitatwechsel liefert das Nektarpflanzen-Spektrum: im Schönberggebiet sind *Eupatorium cannabinum*, *Senecio erucifolius* und *Stachys officinalis*; im „Scheibenbuck“-Gebiet *Solidago virgaurea* und *Hieracium umbellatum* die Nektarpflanzen. Die meisten dieser häufig von *I. io* besuchten Blumen lassen sich den Saum-Pflanzenarten zuordnen,

die früher in den durch den Menschen durch Waldweide und Niederwaldbetrieb licht gehaltenen Wäldern sicherlich verbreitet waren, heute jedoch in den dunkleren Hochwäldern weitgehend fehlen. Die Versaumung der Offenlandstandorte führt zu einer Anreicherung mit solchen Nektarpflanzen und „erzwingt“ einen Ortswechsel der Falterart, die im Wald keine zusagenden Nektarpflanzen mehr findet.

Zwar ebenfalls meistens als Ubiquisten eingestuft, aber keinesfalls überall anzutreffen, sind *Aglais urticae*, *Cynthia cardui* und *Vanessa atalanta*; Arten, die sowohl phänologisch als auch hinsichtlich ihres Nahrungspflanzen-Spektrums (Bevorzugung oder sehr häufiger Blütenbesuch an Saum-Pflanzenarten) *Inachis io* sehr ähneln. Diese Arten haben alle eine eurosibirische Verbreitung und sind primär wohl als Arten lichter Wälder und ihrer Randbereiche (z.B. Hochstaudensäume und Waldmäntel an Flußläufen) einzuordnen. Auch ihr heutiges Verhalten hinsichtlich Habitatwahl, Habitatwechsel und ihr bevorzugtes Pflanzenarten-Spektrum gibt uns zumindest Hinweise auf die Habitate der Urlandschaft. Die Bezeichnung Ubiquist sollte auf jeden Fall bei diesen Arten nur mit Einschränkung verwendet werden.

Auch *Araschnia levana* ist in diese Faltergruppe mit einzubeziehen, zumal sie – wie viele der oben genannten Arten auch – im Raupenstadium monophag an einer Pflanzenart frißt, die in ihrem ursprünglichen Vorkommen für Ufersäume und lichte Stellen von Auwäldern charakteristisch ist: *Urtica dioica*.

Fluß- und Bachläufe werden sehr häufig von Hochstauden-reichen Gesellschaften begleitet und sind reich an verschiedenen Umbelliferen-Arten (z.B. *Angelica sylvestris*, *Torilis japonica*, *Aegopodium podagraria* u.a.). *A. levana* besucht sehr häufig Umbelliferen und kann die Nektar-reichen Disci mit ihrem für Lepidopteren recht kurzen Rüssel nutzen. Da der Nektar auf dem Diskus nur in sehr konzentrierter, dickflüssiger Form abgeschieden wird, muß ihn der Falter zunächst verflüssigen, um ihn über den Rüssel aufnehmen zu können. Hierzu dienen Labialdrüsen, die Speichel absondern und den zum Teil sogar kristallinen Zucker auflösen (STOBER 1927).

Als typische Waldart, aber häufig auch an Waldrändern und in Übergangsbereichen zum Offenland zu finden, kann *Argynnis paphia* gelten. Dieser Falter ist ebenfalls wie die anderen bisher erwähnten Nymphaliden-Arten eurosibirisch verbreitet. Im Untersuchungsgebiet wurde er bei der Nektaraufnahme nur an *Origanum vulgare*, einer Saumart, beobachtet. Die deutliche Bevorzugung von Saum-Pflanzenarten geht auch aus den Beobachtungen von KNUTH (1898ff.), MAGNUS (1950, 1954), VIELMETTER (1958) und STEFFNY (1982) hervor.

Besondere Bedeutung haben für die bisher genannten Nymphaliden-Arten Feuchtwiesen-Pflanzenarten, die sich zum Teil auch in Staudenfluren häufig anreichern (*Cirsium palustre*, *C. oleraceum*, *Angelica sylvestris*, *Peucedanum palustre*) und ferner Arten frischer Saum-Gesellschaften (*Aegopodium podagraria*, *Sambucus ebulus*). Auch Arten der Mantelgesellschaften spielen häufig eine Rolle (z.B. *Rubus fruticosus*).

Die übrigen Nymphaliden-Arten besuchen im Gebiet ausschließlich Rasen-Pflanzenarten; leider liegen von diesen Faltern jedoch nur wenige Beobachtungen vor. Dennoch fällt auf, daß viele von ihnen nach BLAB & KUDRNA (1982) als Arten des Offenlandes bezeichnet werden. *Melitaea phoebe* und *Mellicta parthenoides* sind darüber hinaus zusätzlich submediterran verbreitet, in einer Region, die reich an lichten Wäldern und auch offenen Trockenstandorten ist.

6.2.3.3 Satyridae

Von dieser Familie liegen besonders von zwei Arten hohe Blütenbesuchs-Zahlen vor: *Melanargia galathea* und *Maniola jurtina*. Die Flugzeiten und die Aktivitätsmaxima beider Arten decken sich weitgehend. Wie zu erwarten, verhalten sich beide Arten hinsichtlich ihrer bevorzugten Nektarpflanzen sehr verschieden.

M. galathea war am häufigsten an *Centaurea scabiosa* anzutreffen, *M. jurtina* an *Origanum vulgare*. Nach den Nischenbreite-Werten können beide Arten zumindest für das Untersuchungsgebiet als stenanth eingestuft werden, wobei *M. galathea* die stärkere Präferenz zeigt ($N_B = 2,82$). Ein Grund für diese Einnischung ist in der unterschiedlichen Rüssellänge beider Arten zu suchen. *M. galathea* mit einem längeren Rüssel (11–13 mm nach KNUTH 1898 ff., STEFFNY 1982) besucht mit Vorliebe die tiefkronigeren *Centaurea*-Arten, *M. jurtina* mit einem kürzeren Rüssel (9,5–10 mm) die weniger tiefen Blüten von *Origanum vulgare*. Die zusätzlich von beiden Arten im Untersuchungsgebiet besuchten Nektarpflanzen (s. Tab. 37) entsprechen den Angaben in der Literatur (KNUTH 1898ff., SONNTAG 1981, STEFFNY 1982).

BLAB & KUDRNA (1982) ordnen beide Arten in die Gruppe der mesophilen Offenlandarten ein. Aus den im Untersuchungsgebiet gewonnenen Daten läßt sich nur *M. galathea* als Offenlandart einstufen; dies stimmt auch mit den Angaben von ZINNERT (1966) gut überein. *M. jurtina* besuchte zu einem hohen Anteil Saum-Pflanzenarten und ist wohl eher eine Art offenlandbestimmter Übergangsbereiche (s. auch ZINNERT 1966). Dieses Ergebnis deckt sich auch mit der ausschließlich eurosibirischen Verbreitung dieser Art. *Melanargia galathea* ist zusätzlich pannonisch verbreitet, kommt jedoch auch im submediterranen Bereich vor.

Leider liegen für die anderen Satyriden-Arten nur wenige Beobachtungen vor. Unter Berücksichtigung der Literatur lassen sich jedoch – nach dem oben angeführten Beispiel – ähnliche Tendenzen feststellen, die einen Zusammenhang zwischen arealgeographischer Verbreitung und genutztem Nahrungspflanzen-Spektrum erkennen lassen.

Ein bevorzugter Besuch von Saum-Pflanzenarten kommt bei *Coenonympha pamphilus*, *Aphantopus hyperanthus* und *Lasiommata maera* vor, Arten, die bei BLAB & KUDRNA (1982) als Offenlandarten eingestuft werden. Alle drei Arten sind eurosibirisch verbreitet, *Lasiommata maera* zusätzlich pannonisch. Auch die Transektuntersuchungen von STEFFNY (1982) lassen zumindest für *Aphantopus hyperanthus* eine stärkere Bindung an Saum- und Mantelgesellschaften erkennen. Nach ZINNERT (1966) kommen alle diese Arten mit Ausnahme von *Coenonympha pamphilus* auch an Waldrändern und in lichten Wäldern vor.

Anders liegen die Verhältnisse bei *Lasiommata megera*: Der Falter war im Untersuchungsgebiet vorwiegend an Rasen-Pflanzenarten anzutreffen, was mit der zusätzlichen submediterranen Verbreitung gut übereinstimmt. Nach ZINNERT (1966) meidet diese Art auch Wälder.

Ein Vergleich der Arten bezüglich ihrer arealgeographischen Verbreitung und dem vorwiegend genutzten Nahrungspflanzen-Spektrum macht die bereits an anderer Stelle dargelegten Zusammenhänge deutlich:

- Arten mit zusätzlicher submediterraner Verbreitung sind im wesentlichen Offenlandarten und zeigen eine Blütenbesuchs-Präferenz an Rasen-Pflanzenarten.
- Arten mit eurosibirischer und zum Teil auch pannonischer Verbreitung sind im wesentlichen Arten offenlandbestimmter Übergangsbereiche oder Arten lichter Wälder. Sie lassen vor allem eine stärkere Bindung an Saum-Pflanzenarten erkennen.

6.2.3.4 Lycaenidae

Gegenüber den mesophilen Satyriden sind viele der im Gebiet vorkommenden Lycaeniden-Arten xerothermophil. Ein großer Prozentsatz dieser Arten hat eine zusätzlich submediterrane und pannonische Verbreitung. Sehr auffällig ist die große Bedeutung von gelben Fabaceen einerseits (besonders *Hippocrepis comosa*, die auch für viele Arten die Raupen-Futterpflanze ist, in geringerem Umfang auch *Anthyllis vulneraria* und *Lotus corniculatus*) und andererseits die Bedeutung der Saum-Pflanzenart *Origanum vulgare*. Solche Saum-Pflanzenarten (z.B. auch *Aster amellus*, in geringerem Umfang *Coronilla varia*, *Peucedanum cervaria* und *Geranium sanguineum*) werden besonders häufig von Schmetterlingsarten mit zusätzlich pannonischer Verbreitung besucht: *Heodes tityrus* und *Lysandra bellargus*. Dennoch konnten von diesen Arten auch Blütenbesuche an gelben Fabaceen festgestellt werden. Alle zusätzlich pannonisch verbreiteten Lycaeniden-Arten kommen auch im submediterranen Raum vor. So ist auch der Blütenbesuch an *Hippocrepis comosa* – ebenfalls submediterran verbreitet – arealgeographisch zu deuten.

Wie verhalten sich nun die holarktisch und eurosibirisch verbreiteten Arten blütenökologisch? Von *Lycaena phlaeas* mit holarktischer Verbreitung liegt aus dem Untersuchungsgebiet nur die Beobachtung eines Blütenbesuchs an *Hippocrepis comosa* vor. Die Angaben in KNUTH (1898ff.) lassen auf ein recht euryanthes Verhalten schließen. Besucht werden von diesem Falter auch zahlreiche Saum-Pflanzenarten (*Origanum vulgare*, *Hieracium umbellatum*), ferner auch Arten von Hochstauden-Gesellschaften frischer Standorte (z.B. *Angelica sylvestris*).

Auch die Anzahl der beobachteten Blütenbesuche bei den folgenden Arten ist recht gering. Dies gilt sowohl für das Untersuchungsgebiet als auch für die Angaben, die in der Literatur zu finden waren. Aus diesem Grund haben die folgenden Interpretationen einen stark hypothetischen Charakter. Da sie sich jedoch zum Teil mit den bei den Apidofauna gewonnenen Ergebnissen decken, soll auf die folgende weitere Analyse nicht verzichtet werden.

Callophrys rubi trat im Untersuchungsgebiet häufiger an *Hippocrepis comosa* und *Euphorbia cyparissias* auf. Durch den kurzen Rüssel (5,5 mm nach STEFFNY 1982, 8 mm nach KNUTH 1898ff.) kann der Falter nur Pflanzenarten erfolgreich besuchen, die ihre Nektarquellen nicht allzu tief verborgen haben. Die Aufnahme von Nektar an den Nektardrüsen von *Euphorbia cyparissias* scheint auf ähnliche Weise zu erfolgen, wie es bereits für *Araschnia levana* an Umbelliferen beschrieben wurde. *C. rubi* ist sicher auch in der Lage, sich an Umbelliferen zu ernähren; diese fehlen jedoch blühend im Untersuchungsgebiet zur Zeit des Auftretens der

Art im Frühjahr. *C. rubi* wird von BLAB & KUDRNA (1982) als Falter offenlandbestimmter Übergangsbereiche eingeordnet. Nach seiner Verbreitung ist er auf die eurosibirische Region beschränkt. Für den Nachweis einer stärkeren Bindung an Rasen-, Saum-, Mantel- oder Wald-Pflanzenarten liegen noch zu wenige Beobachtungen von Blütenbesuchen vor. Besuche wurden nach Literaturangaben u.a. an *Cardamine pratensis* (s. das Beispiel von *Anthocharis cardamines*) und an *Sorbus aucuparia* beobachtet.

Auch für die anderen Lycaeniden-Arten mit eurosibirischer Verbreitung (*Cupido minimus*, *Glaucopsyche alexis* und *Cyaniris semiargus*) liegen nur wenige Beobachtungen vor, die keine eindeutige Koinzidenz aufzeigen. Erstaunlich ist, daß *Cupido minimus* und *Glaucopsyche alexis* trotz eurosibirischer Verbreitung als xerothermophile Offenlandarten eingestuft werden. *Cyaniris semiargus* besitzt eine größere ökologische Amplitude, auffällig ist jedoch auch ein Vorkommen an offenen Standorten. Solche Habitate waren in der „Urlandschaft“ sicher nicht häufig und großflächig verbreitet (s. dazu auch die Bemerkungen von MALICKY 1970). Als häufig im Untersuchungsgebiet aufgesuchte und in der Literatur ebenfalls genannte Nektarpflanzen fallen auf:

- bei *Cupido minimus*: *Anthyllis vulneraria* (3 von 5 Besuchen); s. auch KNUTH 1898ff.;
- bei *Glaucopsyche alexis*: im Untersuchungsgebiet nur *Hippocrepis comosa*;
- bei *Cyaniris semiargus*: 13 von 24 festgestellten Blütenbesuchen an *Lotus corniculatus* (STEFFNY 1982), ebenso Angabe von Blütenbesuchen an *Anthyllis vulneraria* und *Lotus corniculatus* bei KNUTH (1898ff.).

Cupido minimus kommt in den Alpen bis in Höhen von 3000 m vor und besiedelt hochalpine Rasen und Zwergstrauchheiden (MALICKY 1970). Als Futterpflanze der Raupen dient vorwiegend *Anthyllis vulneraria*. Auch *Cyaniris semiargus* läßt sich bis in die subalpine Stufe (bis 2200 m) nachweisen. Als Raupen-Futterpflanze kommt auch hier *Anthyllis vulneraria* in Betracht. Auch *Glaucopsyche* tritt noch in Höhenlagen bis gut 2000 m auf. *Lysandra bellargus* und *L. coridon* kommen in den Kalkalpen bis zu einer Höhe von 2000 m vor (s. ZINNERT 1966).

In diesem Zusammenhang sei auf die Sippenentstehung von zahlreichen unserer Wiesenpflanzen aus einerseits submediterranen, andererseits auch alpinen diploiden Arten hingewiesen (EHRENDORFER 1970, LANDOLT 1970). Beispiele hierfür sind: *Lotus corniculatus*, *Onobrychis vicifolia*, *Anthyllis vulneraria*, aber auch *Scabiosa columbaria* und *Centaurea scabiosa*.

Anthyllis vulneraria und *Lotus corniculatus* haben offenbar natürliche Standorte auf Kiesinseln (so z.B. im *Epilobietum fleischeri*, s. MOOR 1958). So schreibt z.B. FURRER (1919) über Flußläufe im Bormiesischen: „... auf den noch vegetationslosen Bachkieswüsten sind zwischen 1200 und 1300 m immer und immer wieder anzutreffen ... *Anthyllis vulneraria* s.l. ...“

Auch *Glaucopsyche alexis* und *Cyaniris semiargus* sind an solchen Standorten zu finden. MALICKY (1970) nennt zwei andere Lycaeniden-Arten, *Plebejus argus* und *P. idas*, als typische Flußgeröll-Bewohner. Außerdem ist ein weiterer Hinweis von FURRER (1919) wertvoll, der das häufige Vorkommen von Ameisen auf diesen Kiesinseln betont, denn viele Lycaeniden-Arten leben mit diesen im Larvenstadium in Symbiose (MALICKY 1969). Auf die Bedeutung von Kiesinseln für apoide Hymenopteren wurde bereits hingewiesen.

6.2.3.5 Hesperiiidae

Ein besonderes Merkmal der Vertreter dieser Familie ist ihre Rüsselllänge, die im Durchschnitt größer ist als die der meisten Tagfalterarten. So wird *Ochlodes venatus* mit einer Rüsselllänge von 16 mm im Untersuchungsgebiet nur noch von *Gonepteryx rhamni* mit 17 mm übertroffen. Aus diesem Grund verwundert es auch kaum, daß die Arten dieser Familie gut in der Lage sind, auch Nektar aus sehr tiefkronigen Blüten aufnehmen zu können. *Ochlodes venatus* konnte im Untersuchungsgebiet häufig an *Dianthus carthusianorum* beobachtet werden und besuchte ebenfalls *Centaurea*-Arten und die sonst nur von langrüsseligen Hummelarten genutzte *Stachys officinalis*. Das Pflanzenarten-Spektrum von *O. venatus* ist recht breit ($N_B = 6,05$), eindeutige Präferenzen für bestimmte Pflanzenarten sind nicht festzustellen. Nur zwei weitere Lepidopteren-Arten konnten im Untersuchungsgebiet noch höhere Nahrungs-Nischenbreiten verzeichnen (*Artogeia napi* $N_B = 7,86$ und *Lictoria achilleae* $N_B = 9$). Sehr auffällig ist bei *O. venatus* die Bevorzugung rotvioletter (zu 64 %) und blauvioletter Blüten (zu 21 %). Für die anderen Hesperiiiden-Arten liegen für eine Interpretation sowohl aus dem Untersuchungsgebiet als auch in der Literatur kaum Daten über Blütenbesuche vor.

Für *O. venatus*, eine Art mit ausschließlich eurosibirischer Verbreitung, kann ebenfalls keine Bevorzugung von Saum-Pflanzenarten festgestellt werden, eher eine solche für Rasenarten.

6.2.3.6 Zygaenidae

Die größte Bedeutung als Nektarpflanzen haben für die im Untersuchungsgebiet vorkommenden Arten dieser Familie *Centaurea scabiosa*, *Knautia arvensis* und *Scabiosa columbaria*. Die Blütenbesuche an diesen drei Pflanzenarten verteilen sich jedoch sehr gleichmäßig, eine Bevorzugung einzelner dieser Arten konnte nicht festgestellt werden. Auch sind die Werte der Nahrungs-Nischenbreiten bei den Zygaeniden, von denen höhere Blütenbesuchs-Zahlen vorliegen, recht hoch (*Lictoria achilleae* $N_B = 9,0$; *Zygaena filipendulae* $N_B = 5,26$). Als entscheidend für die Auswahl bestimmter Nektarpflanzen scheint bei den Zygaeniden der Blumentyp (Köpfchenblume) und die Blütenfarbe (rot-blauviolett) zu sein.

Erstaunlich ist nun die Tatsache, daß alle Zygaeniden-Arten zum gleichen Zeitpunkt im Jahr im Untersuchungsgebiet ihr Aktivitätsmaximum erreichen. Vielleicht liegt die Konkurrenzvermeidung in dem unterschiedlichen Ausmaß der Nektarnutzung begründet, auf die die verschiedenen Rüssellängen der im Gebiet vorkommenden Zygaeniden-Arten hinweisen (Tab. 38).

Tabelle 38. Rüssellängen verschiedener Zygaeniden-Arten des Untersuchungsgebietes (Maße nach STEFFENY 1982).

	Rüssellänge
<i>Zygaena filipendulae</i>	11 mm
<i>Burgeffia transalpina</i>	9,5 mm
<i>Thermophila meliloti</i>	8,5 mm
<i>Lictoria achilleae</i>	8,0 mm
<i>Agrumenia carniolica</i>	6,5 mm

Sehr auffällig ist, daß die überwiegende Mehrzahl der Blütenbesuche an Rasen-Pflanzenarten festzustellen ist (94 %). Mit Ausnahme von *Thermophila meliloti* (nach BLAB & KUDRNA 1982 als Waldart eingestuft) und *Zygaena filipendulae* (mesophile Art offenlandbestimmter Übergangsbereiche) gehören alle anderen im Gebiet vorkommenden Zygaeniden der Gruppe der xerothermophilen Offenlandarten an. Alle Vertreter der „Blutströpfchen“ sind zusätzlich auch submediterran und pannonisch verbreitet. Eine zusätzlich submediterrane Verbreitung haben auch die Nektarpflanzen *Centaurea scabiosa* und *Scabiosa columbaria*. *Knautia arvensis* selbst ist eurosibirisch verbreitet; an anderer Stelle wurde im Zusammenhang mit der an *Knautia arvensis* stenanthen *Andrena hattorfiana* auf die Herkunft der Ausgangssippen hingewiesen, die ebenfalls im mediterranen Bereich liegt. REISS & TREMEWAN (1967) nehmen an, daß die stammesgeschichtlich ältesten Zygaeniden in der Mittelmeerregion und den Randgebieten entstanden sind. Eine große Bedeutung kommt auch dem iranoturansischen Raum als Mannigfaltigkeitszentrum zu.

Es gibt Hinweise darauf, daß diese Region zu den wichtigen Entstehungszentren der Zygaeniden gehörte, darauf deuten z.B. auch die Raupen-Futterpflanzen: Eine der ältesten Untergattungen (*Agrumenia*) lebt in der Regel im Raupenstadium an hartblättrigen, sklerophyllreichen Fabaceen (REISS & TREMEWAN l.c.). Als solche kommen besonders manche *Astragalus*-Arten in Betracht, von denen sehr alte, isoliert stehende Sippen (Sektion *Caragenella*) ausschließlich im Südost-Iran, in Afghanistan bis ins angrenzende Pakistan in den dortigen Igelstrauch-Heiden vorkommen (PODLECH 1973; s. auch GAMS 1956). Das Mannigfaltigkeitszentrum der Gattung *Astragalus* ist mit über 700 Arten der Iran (RECHINGER 1951). Die jüngere Untergattung *Zygaena* lebt im Raupenstadium an weichblättrigen Fabaceen, die erst seit dem Miozän vorhandene Untergattung *Mesembrynus* an Umbelliferen, Compositen und Labiaten.

Die Bindung an Fabaceen kann u.a. auch eine Erklärung darin finden, daß viele Arten dieser Pflanzenfamilie zur Cyanogenese befähigt sind (s. z.B. BRIGGS & WALTERS 1969, URBANSKA 1982, URBANSKA-WORYTKIEWIEZ, SCHWANK & FOSSATI 1979). Zygaeniden schützen sich durch über die Raupen-Futterpflanze aufgenommene Cyan-Verbindungen (cyanogene Glycoside) vor Fraß-Feinden. Ihr buntes Kleid dient darüberhinaus auch als Warntucht. Aus diesem Grund zeigen Zygaeniden auch kein Fluchtverhalten, wenn sie an Blüten gestört werden.

Auch Schmetterlingsarten anderer Familien fressen im Larvenstadium an „cyanogenen“ Fabaceen, so z.B. *Polyommatus icarus* an *Lotus corniculatus*. Die Larven können ein Enzym synthetisieren, die Rhodanase, das Cyanide in unschädliche Thiocyanate umwandelt (LANE 1962).

6.3 Die Größe des Blütenbesucher-Spektrums und ihre möglichen Ursachen

Da den apoiden Hymenopteren unter allen blütenbesuchenden Insektentaxa für die Bestäubung die größte Bedeutung zukommt, wird die folgende Analyse nur für diese Insektengruppe und die von ihnen bestäubten Pflanzenarten durchgeführt. Die apoiden Hymenopteren besuchen und nutzen mit wenigen Ausnahmen alle entomophilen Pflanzenarten des Untersuchungsgebietes als Nektar- und/oder Pollenquelle. Daher kann auf eine nähere Charakterisierung dieser Pflanzenarten nach Familienzugehörigkeit, pflanzensoziologischer Zugehörigkeit, Arealtyp, Blumentyp u.a. an dieser Stelle verzichtet und auf die Ergebnisse und die Auswertung im botanischen Teil (Kap. 4.2) verwiesen werden.

Manche Pflanzenarten werden nur von wenigen Bienenarten besucht, andere zeigen einen sehr großen Blütenbesucher-Kreis (Tab. 23). Neben der Bienenarten-Zahl sind auch die Individuenzahlen zu berücksichtigen.

Zur Erfassung der Größe und der Spezifität des Blütenbesucher-Spektrums kann die Formel zur Berechnung der Nischenbreite (COLWELL & FUTUYMA 1971; s. ausführlich Kap. 3.6) verwendet werden. Hier bedeutet ein kleiner Wert ein sehr enges Blütenbesucher-Spektrum von Bienenarten, die eine hohe Präferenz im Blütenbesuch zeigen, ein hoher Wert ein sehr großes Blütenbesucher-Spektrum mit zahlenmäßig weitgehend gleichverteilten Blütenbesuchs-Zahlen der einzelnen Insektenarten.

Berücksichtigt werden im folgenden nur Pflanzenarten, bei denen mehr als zehn Blütenbesuche vorliegen (38 Pflanzenarten). Im Durchschnitt gab es etwa 40 Blütenbesuche apoider Hymenopteren pro Pflanzenart. Da die Blütenmorphologie einen wesentlichen Einfluß auf die Größe des Blütenbesucher-Kreises hat, ist zu erwarten, daß ein kausaler Zusammenhang zwischen Blumentyp und Größe des Blütenbesucher-Spektrums besteht. Eine Aufschlüsselung der Pflanzenarten nach ihrem Blumentyp und ein Vergleich der Werte ihrer „Blütenbesucher-Breite“ innerhalb einzelner Artengruppen gleichen Blumentyps läßt große Unterschiede erkennen (Tab. 23).

Als eine Ursache für unterschiedlich große Blütenbesucher-Kreise muß der Blühzeitpunkt der Pflanzenarten angesehen werden (Tab. 39).

Nur von Anfang Mai bis Ende August sind hohe Arten- und Individuenzahlen apoider Hymenopteren im Gebiet vorhanden. So haben Pflanzenarten mit Schalenblumen, die im März und April blühen (*Pulsatilla vulgaris* und *Potentilla tabernaemontani*) erwartungsgemäß auch einen wesentlich geringeren Wert in der „Blütenbesucher-Breite“ als solche, die zu Zeiten großen Insektenfluges im Juni und Juli blühen (*Geranium sanguineum*, *Helianthemum nummularium*). Pflanzenarten mit Werten der Größe 10 kommen nur in den Monaten Mai bis August im Untersuchungsgebiet vor. Diese Arten verteilen sich phänologisch recht gleichmäßig auf diese vier Monate höchster Bienenaktivität: Im Mai bietet sich *Euphorbia cyparissias* (eine Scheibenblume) unspezialisierten Bienenarten, im Juni *Geranium sanguineum* und im Juli *Helianthemum nummularium* an. *Linum tenuifolium* und *Anthericum ramosum* erreichen im Juli ebenfalls ihr Blühmaximum, ihr Wert der „Blütenbesucher-Breite“ liegt jedoch deutlich unter dem von *Helianthemum nummularium*; die Blütendichte beider Arten ist auch wesentlich geringer als bei der letztgenannten Art. Im August blüht *Origanum vulgare*, das aufgrund seiner recht kurzen Blütenröhre (4–6 mm) trotz Dorsiventralität (Lippenblume) zahlreichen Bienenarten zugänglich ist. Der Prozentsatz kurzrüsseliger Bienenarten ist jedoch in dieser Jahreszeit schon recht gering. Vor allem Hummelarten besuchen in besonders großer Anzahl *Origanum*-Blüten; daneben auch einige soziale *Halictus/Lasioglossum*-Arten wie *Halictus simplex*, *Lasioglossum calceatum* u.a. Die geringen Werte von „Blütenbesucher-Breiten“ bei spät im Jahr blühenden Scheibenblumen erklären sich daraus, daß zu dieser Zeit bereits weniger Bienen fliegen.

Die meisten der Lippen- und der Schmetterlingsblumen zeigen, obwohl viele von ihnen auch in sehr großer Blumendichte vorkommen (*Hippocrepis comosa* und *Coronilla varia* sogar Blumenwellen-bestimmend), sehr geringe Werte in der

Tabelle 39. Die nach Blumentypen aufgeschlüsselten Pflanzenarten, der Monat ihres Blühmaximums und die Breite ihres Blütenbesucher-Spektrums (nähere Erläuterungen s. Text); x—x: Zeit größter Bienenaktivität; ●: Saum-Pflanzenarten.

	Schalenblumen	Scheibenblumen	Lippenblumen	Schmetterlingsblumen	Köpfchenblumen	Glockenblumen	Stieltellerblumen
März	<i>Pulsatilla vulgaris</i> 5,42						
April	<i>Potentilla tabern.</i> 5,06		<i>Viola hirta</i> 5,8 ●				<i>Primula veris</i> 6,03
Mai	X	<i>Euphorbia cyparissias</i> 15,02		<i>Anthyllis vulneraria</i> 4,06 <i>Vicia sepium</i> 4,0 ● <i>Hippocrepis comosa</i> 2,78	<i>Cleburnaria punctata</i> 7,35 <i>Hieracium pilosella</i> 6,48		
Juni	<i>Ceranium sanguineum</i> 14,16 ●		<i>Salvia pratensis</i> 2,60	<i>Trifolium alpestre</i> 2,36 ● <i>Onobrychis viciifolia</i> 2,0	<i>Scabiosa columbaria</i> 7,04 <i>Knautia arvensis</i> 9,0	<i>Campanula rotundifolia</i> 4,63	
Juli	<i>Helianthemum nummularium</i> 12,36 <i>Linum tenuifolium</i> 5,12 <i>Anthericum ramosum</i> 7,25 ●		<i>Stachys recta</i> 3,9 <i>Stachys officinalis</i> 3,12 <i>Teucrium chamaedrys</i> 2,32	<i>Coronilla varia</i> 4,21 ●	<i>Achillea millefolium</i> 5,76 <i>Centaurea jacea</i> 6,13	<i>Campanula glomerata</i> 4,57 <i>Campanula persicifolia</i> 2,77 ●	
August		<i>Feucedanum cervaria</i> 5,48 ● <i>Hieracium sphondylium</i> 3,78 <i>Daucus carota</i> 5,28	<i>Origanum vulgare</i> 0,49 ●		<i>Centaurea scabiosa</i> 9,26		
September		<i>Eupleurum falcatum</i> 4,0 ●			<i>Picris hieracoides</i> 3,45 <i>Aster amellus</i> 7,36 ● <i>Aster linosyris</i> 5,21		

„Blütenbesucher-Breite“, obwohl sie zu Zeiten größer Bienenarten-Zahl und -Aktivität blühen. Bei diesen Arten ist allen kurzrüsseligen Bienen durch den Blütenbau der Zugang zu den Nektarquellen verwehrt. Als Blütenbesucher kommen nur wenige langrüsselige große Bienen und Hummeln in Frage; letztere können darüberhinaus aufgrund ihrer großen Lernfähigkeit solche komplizierteren Blumen gut „handhaben“. Mit Ausnahme der wenig tiefkronigen Arten *Origanum vulgare*, *Thymus pulegioides* und *Onobrychis viciifolia* liegen die Werte der „Blütenbesucher-Breite“ bei allen anderen Pflanzenarten mit Lippen- und Schmetterlingsblumen unter fünf.

Arten mit Köpfchenblumen besitzen dagegen höhere Werte. Diese liegen etwa zwischen denjenigen Arten mit Schalen- und Lippen- oder Schmetterlingsblumen, die zur Haupt-Flugzeit der meisten Bienenarten ihr Maximum erreichen.

Ein recht enges Blütenbesucher-Spektrum finden wir bei den *Campanula*-Arten. Ihr durchschnittlicher Wert der „Blütenbesucher-Breite“ ist dem der Lippen- und Schmetterlingsblumen sehr ähnlich.

In Tabelle 39 sind die Saum-Pflanzenarten besonders gekennzeichnet. Vor der Versaumung der Fläche vor etwa 40 Jahren fehlten diese Arten oder sie waren nur in geringer Blumdichte vorhanden. Es stellt sich die Frage, ob sich Blumentypen-analoge Pflanzenarten in der Sukzession ablösen und damit für die im Gebiet vorhandene Blütenbesucher-Zönose adäquate Nahrungsquellen weiterhin bestehen bleiben, oder ob es zu einer wesentlichen Veränderung des Blumentypen-Spektrums kommt. Der erste Fall (Blumentyp-analoge Pflanzenarten in der Sukzession) trifft wohl nur für die Schalenblumen zu, bedingt auch für die Scheibenblumen. Dies ist auch zu erwarten, da Pflanzenarten mit einem solchen Blühsyndrom auch bei einer Änderung der Zusammensetzung der Blütenbesucher-Gemeinschaft immer mit Bestäubern (in der Regel Arten mit wenig spezialisierten Mundwerkzeugen) rechnen können. Als Beispiel sind unter den Schalenblumen im Untersuchungsgebiet *Helianthemum nummularium* als Rasenart und *Geranium sanguineum* als Saumart zu nennen; beide haben einen annähernd gleichen Zeitpunkt des Blühmaximums im Juni, gleiche Werte in der „Blütenbesucher-Breite“ und sind fast auf der gesamten Mesobrometum-Fläche verteilt.

Als weiteres Beispiel sei das Artenpaar *Linum tenuifolium* (Rasenart) und *Anthericum ramosum* (Saumart) genannt, die neben gleichen Werten in der Blütenbesucher-Breite und gleicher Blühzeit beide auf das versaumte Mesobrometum globularietosum beschränkt sind. Am Beispiel der Scheibenblumen des Untersuchungsgebietes läßt sich aufzeigen, daß sich in verschiedenen pflanzensoziologischen Einheiten Pflanzenarten blütenökologisch ersetzen und sich somit stellenäquivalent verhalten. *Euphorbia cyparissias* besitzt bezeichnenderweise keine Blumentyp-gleiche Saumart, die zur selben Zeit blüht. Sie selbst kommt jedoch häufig auch in Saumgesellschaften vor. Ähnliches gilt auch für *Heracleum sphondylium* und *Daucus carota*. *Heracleum* tritt im Gebiet ausschließlich in der Arrhenatheretum-Brache, *Daucus* im Mesobrometum primuletosum auf. Beide Arten korrespondieren im Blumentyp mit *Peucedanum cervaria*, das auf das Mesobrometum globularietosum beschränkt ist und auch erst mit der Versaumung auftritt. Alle drei zuletztgenannten Arten bilden zum selben Zeitpunkt im Jahr ihr Blühmaximum aus, unterscheiden sich jedoch standörtlich und – dadurch bedingt – auch durch ihre kleinräumige Verteilung auf der Fläche.

Eine Veränderung durch die Versaumung fällt besonders bei den Schmetterlingsblumen (mit der Zunahme von *Coronilla varia*) und bei den Lippenblumen (*Origanum vulgare*) ins Gewicht, Arten, die mit ihrer hohen Blumdichte die dritte und vierte Blumenwelle im Gebiet bestimmen. Das Blütenbesucher-Spektrum von *Origanum vulgare*, dessen Blüten auch von kurzrüsseligen Insekten noch genutzt werden können, ist sehr groß (so hohe Werte in der „Blütenbesucher-Breite“ $N_B = 10,49$ werden sonst nur von Pflanzenarten mit Schalen- oder Scheibenblumen erreicht). Die meisten Blütenbesucher von *Origanum* sind Hummeln. Für sie hat die durch die Versaumung bedingte Blumenmengen-Zunahme

von *Origanum vulgare* zu einer wesentlichen Vergrößerung des Nahrungsangebotes geführt. Ähnliches gilt zumindest für die erste der drei folgenden Saumpflanzenarten: *Coronilla varia*, *Vicia sepium*, *Trifolium alpestre*. Alle drei Arten werden fast ausschließlich von Hummeln besucht. Während *Trifolium alpestre* und *Vicia sepium* auf die Randbereiche der Fläche im Kontakt mit Mantelgesellschaften beschränkt bleiben, ist es besonders durch die flächenhafte Ausdehnung von *Coronilla varia* zu einer bemerkenswerten Erhöhung der Nektar- und Pollentracht für Hummeln gekommen. Zwar konnten Hummelarten aufgrund ihrer großen Lernfähigkeit auch vor der Versaumung zahlreiche Pflanzenarten nutzen, unter quantitativen Aspekten kam es jedoch erst durch die Versaumung zu einer beträchtlichen Erhöhung der Nahrungsressourcen²⁸, vor allem deshalb, weil in gemähten Beständen Gräser einen Konkurrenzvorteil haben. Die Zunahme sowohl von *Aster amellus* unter den Köpfchenblumen als auch von *Campanula persicifolia* unter den Glockenblumen hat zu keiner wesentlichen Veränderung im jahreszeitlichen Blumentypen-Spektrum geführt, zumal keine dieser Arten eine hohe Blumdichte aufweist und Pflanzenarten mit ähnlichen Blumentypen bereits im Rasenstadium vorkommen.

Die Pflanzenarten-Gruppe mit einem hohen Wert in der „Blütenbesucher-Breite“ (in der Regel Arten mit Scheiben- und Schalenblumen) besitzt ein großes Blütenbesucher-Spektrum und die Insektenarten sind zahlenmäßig weitgehend gleichverteilt; Präferenzen sind nicht feststellbar. Eine Bestäubung solcher Pflanzenarten ist zwar ebenfalls gewährleistet, Zeitpunkt und Umfang jedoch von zahlreichen Faktoren abhängig. Auch sind viele Insekten, die diese Pflanzen besuchen, individuenarm, ein Anflug ein und derselben Art weniger häufig. Hingegen läßt ein geringerer Wert der „Blütenbesucher-Breite“ zwar auf ein enges Blütenbesucher-Spektrum mit hoher Präferenz schließen, jedoch bedeutet dies keinesfalls immer, daß Pflanzenarten mit solch niedrigen Werten auch einen zuverlässigen Blütenbesucher-Kreis besitzen. Letzterer ist im Falle von *Hippocrepis* (s.u.) vorhanden, im Falle von *Coronilla varia* nicht (s.u.).

An der Bestäubung von *Hippocrepis comosa* sind im Untersuchungsgebiet ausschließlich *Osmia*-Arten (i.d.R. *O. aurulenta*) beteiligt. Sowohl die Blütezeit von *Hippocrepis comosa* als auch die Flugzeit von *Osmia aurulenta* fallen im wesentlichen auf den Monat Mai. Der Zeitpunkt des Blühmaximums von *Hippocrepis comosa* und auch der Zeitpunkt der Hauptaktivität von *Osmia aurulenta* variieren im Vergleich der Jahre nicht. Große Blumdichte-Schwankungen und Unterschiede in der Blühdauer bei *Hippocrepis comosa* und Veränderungen in der Individuendichte bei *Osmia aurulenta* sind ebenfalls im Vergleich der Jahre nicht zu erkennen. Diese geringe Variation (Zeitpunkt Blühmaximum, Blumdichte, Blühdauer bei *Hippocrepis comosa*; Hauptaktivitätszeit, Flugzeit und Individuendichte bei *Osmia aurulenta*) spricht für ein recht „stabiles“ System.

Auch *Coronilla varia* besitzt einen recht geringen Wert in der „Blütenbesucher-Breite“. Als Bestäuber treten fast ausschließlich Hummelarten auf, die aufgrund ihrer größeren Vagilität und ihres großen Lernvermögens auch sehr viele andere

²⁸ Zur Bedeutung dieser brachliegenden Halbtrockenrasen für blütenbesuchende Insekten als Lizenz-Biotop gefährdeter Tierarten s. KRATOCHWIL 1983b, im Druck, à parâître; s. dazu auch WILMANN & KRATOCHWIL 1983.

Pflanzenarten nutzen können und somit in vielen Fällen nur „unsichere“ Bestäuber darstellen. Flugzeit und Individuendichte der verschiedenen im Untersuchungsgebiet vorkommenden Hummelarten variieren im Vergleich der Jahre beträchtlich (Fig. 35, 36), und auch *Coronilla varia* zeigt eine große jährliche Variation in Blumenmenge (Tab. 6) und Zeitpunkt des Blühmaximums (Fig. 13, 14).

7. Aspekte der Co-Phänologie, Biogeographie und Co-Evolution

Die Artenzusammensetzung einer Biozönose und damit auch ihrer Teil-Zönosen ist in vielen Fällen nur aus der Floren- und Faunengeschichte zu verstehen. Wenn Arten unterschiedlichen Arealtyps syntop vorkommen – wie dies z.B. für die versaumten Kaiserstühler Halbtrockenrasen gilt – „paust“ sich häufig ihre Geschichte „durch“. Diese ist einerseits eng mit bestimmten abiotischen Faktoren verknüpft, z.B. mit dem jahreszeitlichen Klimaverlauf im Herkunfts- und Hauptverbreitungsgebiet, andererseits aber auch mit zahlreichen biotischen Faktoren, so mit der Bindung einzelner Pflanzenarten an eine bestimmte Bestäuberfauna und einzelner Insektenarten an die Pollen- und Nektarnahrung der von ihnen besuchten Pflanzenarten.

Damit Arten unterschiedlichen Arealtyps überhaupt syntop vorkommen können, müssen bestimmte Voraussetzungen erfüllt sein, die auch die Kaiserstühler Halbtrockenrasen bieten: Der jahreszeitliche Klimagang schafft sowohl für xerothermophile (in der Regel submediterran und subkontinental verbreitete) als auch

	März	April	Mai	Juni	Juli	August	September
VEGETATION	<i>boreomeridionale</i> eurosibirisch getönte BLUMENWELLE		<i>submeridionale</i> submediterran getönte BLUMENWELLE		<i>boreomeridionale</i> kontinental getönte BLUMENWELLE		
APIDOFAUNA	<i>eurosibirisches</i> FAUNENELEMENT		<i>submediterran</i> getöntes FAUNENELEMENT		<i>eurosibirisches</i> FAUNENELEMENT <i>submediterran</i> und <i>pannonisch</i> getönt		
LEPIDOFAUNA	<i>eurosibirisches</i> FAUNENELEMENT		<i>submediterran</i> getöntes FAUNENELEMENT		<i>eurosibirisches</i> FAUNENELEMENT <i>submediterran</i> und <i>pannonisch</i> getönt		
	I		II		III		IV

Fig. 59. Vergleich von phänologischen und arealgeographischen Zusammenhängen von Vegetation, Apido- und Lepidofauna.

- I = eurosibirische Phase
- II = submediterrane Phase
- III = eurosibirische Phase
- IV = eurosibirische Phase, subkontinental getönt mit submediterranen Elementen.

für hygrophile Arten (in der Regel eurosibirische Arten) günstige, jahreszeitlich gestaffelte Lebensmöglichkeiten.

Ein Vergleich der unter arealgeographischen Gesichtspunkten aufgeschlüsselten Phänologie von Vegetation, Apido- und Lepidofauna macht folgende Zusammenhänge deutlich (Fig. 59): Im Jahresverlauf lassen sich vier phänologische Abschnitte voneinander abgrenzen, die im folgenden nach dem arealgeographischen Schwerpunkt der sie aufbauenden Arten benannt werden:

1. eurosibirische Phase (I):
im März und April (bei der Lepidofauna im April und Mai)
2. submediterrane Phase (II):
im Mai und Juni
3. eurosibirische Phase (III):
im Juli
4. eurosibirische Phase, subkontinental getönt mit submediterranen Elementen (IV):
im August und September.

Da sich Vegetation, Apido- und Lepidofauna nach der arealgeographischen Zuordnung und Phänologie weitgehend identisch verhalten, liegt es nahe, dieses Ergebnis im Zusammenhang mit den in den Verbreitungsgebieten der Arten vorherrschenden Klimabedingungen zu sehen:

- lange Vegetationsperiode im gemäßigten eurosibirischen Bereich
- Beschränkung der Vegetationsperiode im submediterranen und pannonischen Bereich auf Frühjahr/Frühsummer und Herbst, da Sommer und Hochsummer zu hohe Temperaturen aufweisen.

Die Bindung einzelner Arten an bestimmte klimatisch begünstigte Jahreszeiten in ihrem Hauptverbreitungsgebiet spiegelt sich auch im Untersuchungsgebiet wider. Auf diese zeitlichen Abschnitte sind wesentliche Entwicklungsabläufe beschränkt (Blühzeit und Bestäubung, Haupt-Aktivitätszeit der Insektenarten, Fortpflanzung, in einzelnen Fällen auch Brutpflege). Bemerkenswert ist, daß sich die einzelnen Arten anscheinend innerhalb ihres Gesamt-Verbreitungsgebietes weitgehend einheitlich verhalten. Bestimmte phänologische Rhythmen sind offenbar so stark fixiert, daß auch an den Arealgrenzen kaum Variationen auftreten (s.S. 507ff., 561). So herrschen für submediterrane Pflanzenarten in unseren Breiten zwar im Sommer – abgesehen von ausgesprochenen Sonderstandorten wie z.B. Xerobrometen – ebenfalls günstige Bedingungen, dennoch reagieren sie phänologisch ähnlich wie in der sommerariden submediterranen Region: sie meiden in bezug auf ihre Blühzeit die Monate Juli und August.

Auch die Mahd kann kaum als wesentlicher Phänologie-bestimmender Faktor bei entomophilen Pflanzenarten angesehen werden, da sich nach dem Brachfallen kaum phänologische Veränderungen ergeben, wohl aber Änderungen in der Artenzusammensetzung.

Ähnliches gilt auch für die submediterran verbreiteten Bienen- und Schmetterlingsarten des Untersuchungsgebietes; auch sie beschränken ihre Aktivitätszeit auf Frühjahr/Frühsummer und Herbst. Eine Ausnahme machen nur einige wenige Arten mit fakultativem Bivoltinismus und mit sozialer Lebensweise. Die lokalen Witterungsverhältnisse ermöglichen es ihnen, in Mitteleuropa weitere Generationen zu bilden.

Neben diesem – zum Teil auf klimatische Ursachen zurückführbaren – recht einheitlichen phänologischen Verhalten der Arten eines Arealtyps haben jedoch auch rezent wirkende Konkurrenzverhältnisse, die besonders in einer artenreichen Biozönose wirken, einen Einfluß: z.B. die Konkurrenz einzelner Pflanzenarten untereinander um eine bestimmte Bestäuberfauna oder die Konkurrenz der Insektenarten untereinander um bestimmte und zeitlich nur in einer begrenzten Menge zur Verfügung stehende Pollen- und Nektarnahrung.

Eine Koexistenzmöglichkeit von Arten verschiedenen Arealtyps ist besonders dann gegeben, wenn bereits bestimmte Adaptationen vorhanden sind, über die ein Konkurrenzausschluß existiert (Präadaptationen zur Koexistenz). Als Präadaptation zur Koexistenz von entomophilen Pflanzenarten verschiedenen Arealtyps kann die Bindung einer Pflanzenart an einen bestimmten Blütenbesucher-Kreis und die bestimmter Insektenarten an Pflanzenarten des gleichen Arealtyps angenommen werden. So existieren neben der arealgeographisch bedingten phänologischen Sonderung auch Unterschiede in den Blüten-/Blütenbesucher-Bindungen der arealgeographischen Teilsysteme. Diese beruhen in der Regel auf eigenen, co-evolutiv entstandenen Beziehungen in den Zönosen der Ursprungsgebiete (Fig. 60). Das Arealtypen-Spektrum und viele der im blütenökologischen Teil angesprochenen Phänomene sind häufig nur aus der nach-eiszeitlichen Vegetations- und Faunengeschichte zu verstehen.

Bevor die in Kapitel 6.2 und 6.3 im einzelnen besprochenen blütenökologischen Ergebnisse in einer synoptischen Übersicht nach arealgeographischen Gesichtspunkten gesondert dargestellt werden, seien zunächst einige phylogenetische Aspekte zur Stenanthie und Euryanthie angeführt, die Hinweise über die Entstehung von Blüten-/Blütenbesucher-Bindungen und deren Fort(Höher)-entwicklung geben können.

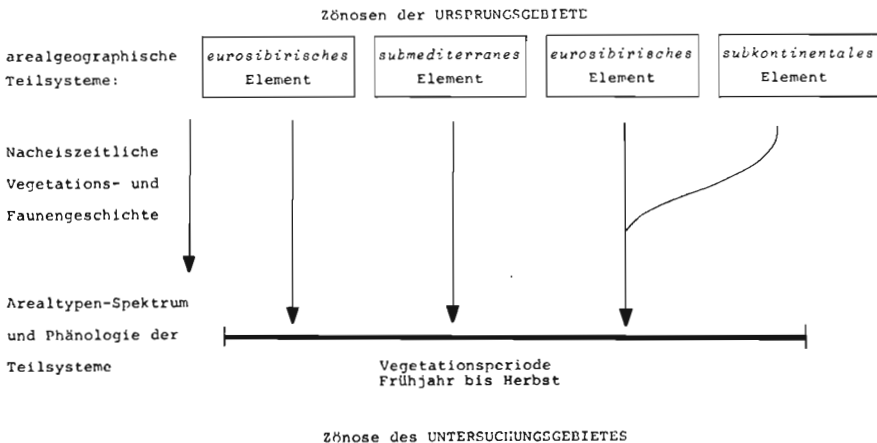


Fig. 60. Die arealgeographischen Teilsysteme des Untersuchungsgebietes und ihr Einfluß auf die Phänologie.

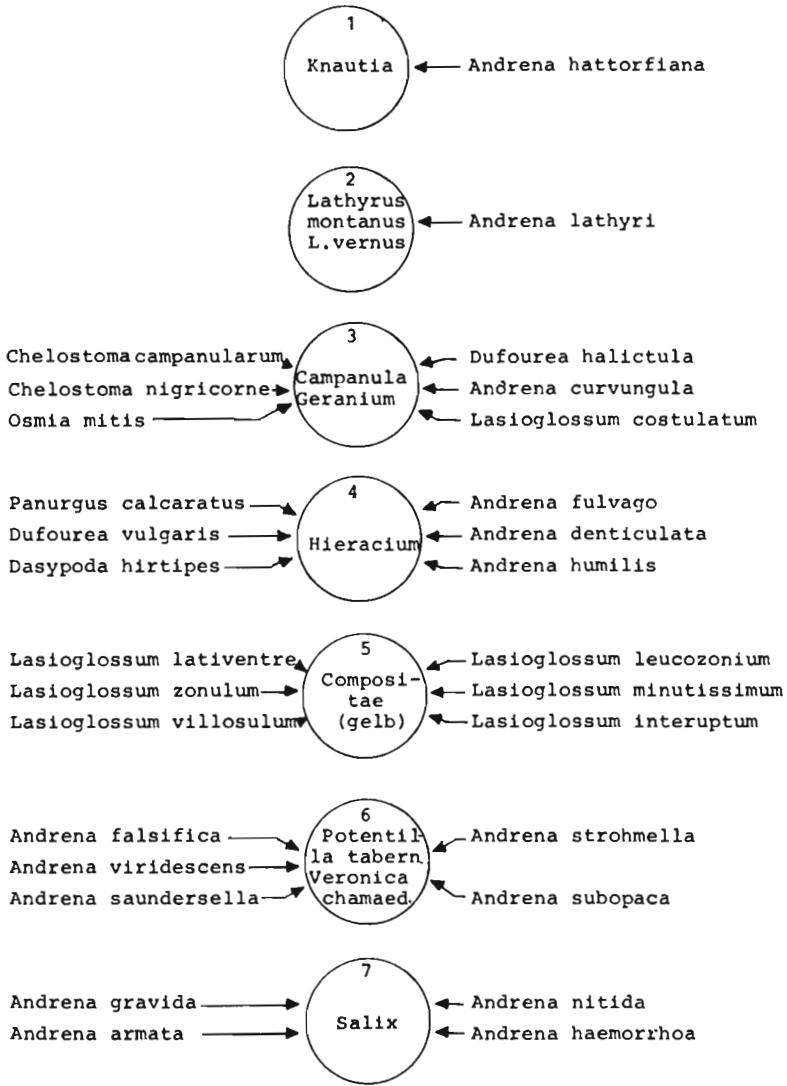
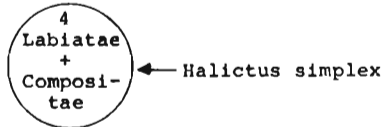
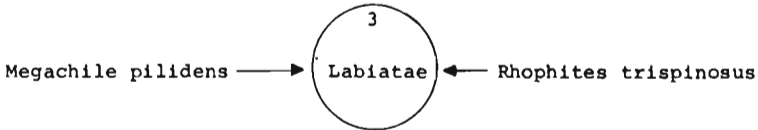
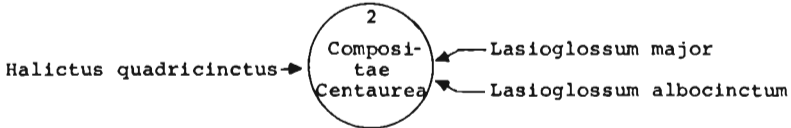
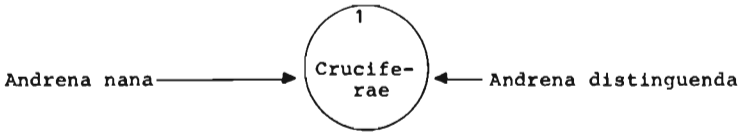
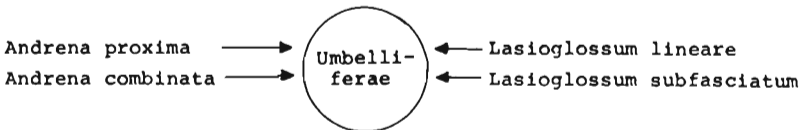
a) EUROSIBIRISCHER BEREICHb) SUBATLANTISCHER BEREICH

Fig. 61. Stenante Bienenarten und solche mit einer hohen Präferenz für bestimmte Pflanzenarten.

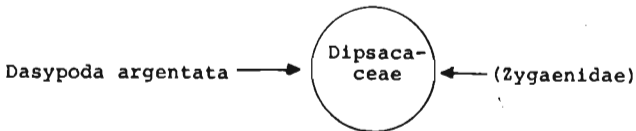
c) SUBMEDITERRANER BEREICH



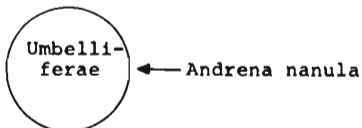
d) PANNONISCHER BEREICH



e) PANNONISCHER UND SUBMEDITERRANER BEREICH



f) BOREALPINER BEREICH



Wie viele Beispiele in dieser Arbeit zeigen, muß Stenanthie an wenige, nah verwandte Pflanzenarten und -gattungen oder eine Pflanzenfamilie als ursprüngliches, euryanthes Verhalten hingegen als abgeleitetes Merkmal angesehen werden. Dies wurde in der Literatur bisher nicht eindeutig herausgestellt.

Eine Entwicklungsreihe läßt sich sehr gut am Beispiel der Gattung *Andrena*²⁹ aufstellen: vom ursprünglichen stenanthen zum abgeleiteten euryanthen Verhalten, d.h. von genetisch fixierter Bindung an bestimmte Pflanzenarten zu einem höheren Maß an Flexibilität in der Nutzung verschiedener Nahrungsquellen durch größere Lernfähigkeit (s. Kap. 6.2.2.3). Letztere bildet auch das „präadaptive Plateau“ für eine längere Flugzeit einzelner Arten im Jahr³⁰ und innerhalb der Andrenidae in einigen Fällen auch für einen bivoltinen Entwicklungszyklus, der – da sich das Blumenangebot im Laufe des Jahres stetig ändert – nur bei euryanthen Arten möglich ist.

Innerhalb anderer Familien stellt die Loslösung von stenanthem Verhalten und damit das Erschließen einer großen Anzahl von Pflanzenarten verschiedenster Morphologie und Blumenfarbe auch das „präadaptive Plateau“ für eine soziale Lebensweise, die Euryanthie voraussetzt, dar (Großgattung *Halictus/Lasioglossum*, Gattung *Bombus*).

Im einfachsten Falle wird nur eine Pflanzenart oder werden wenige Arten einer Pflanzengattung als Nahrungsquelle genutzt. Hierbei ist es notwendig, daß die bevorzugte Pflanzenart als Nektar- und Pollenspender dient (s. Fig. 61a, 1–4). Solche stenanthen Bienenarten besitzen ein angeborenes Suchbild (TINBERGEN 1960), das neben Blütenmorphologie, Duft, Blüten- bzw. Blütenstandshöhe u.a. auch eine bestimmte Blumenfarbe beinhaltet. Je stenanth der Blütenbesuchs-Verhalten einer Art, desto stärker ist auch die Bindung an bestimmten Blumenfarben: *Andrena lathyri* kommt z.B. fast nur an – für das menschliche Auge – rotvioletten und violetten Blüten vor (*Lathyrus montanus*, *L. vernus*) und zieht im Untersuchungsgebiet die violetten *Vicia sepium*-Blüten den gelben von *Lathyrus pratensis* vor. Auch bei den in Figur 61a, 5 genannten, an Compositen stenanthen Bienenarten, ist eine Präferenz für gelbe Blüten- bzw. Blütenstände einheitlich feststellbar. Rotviolette Compositen-Blütenstände (z.B. *Centaurea*) werden von ihnen gemieden.

Als Höherentwicklung muß die gleichrangige Nutzung von zwei Vorzugspflanzen angesehen werden (Fig. 61a, 6), wobei die eine Pflanzenart (hier: *Potentilla tabernaemontani*) vorwiegend als Pollenspender, die andere (hier: *Veronica cbamaedrys*) als Nektarquelle dient. In diesem Falle ist es sehr wahrscheinlich, daß den jeweiligen Farben auch eine Signalbedeutung zukommt: gelb = Pollenblume, blau = Nektarblume.

Pflanzenarten, die von solchen stenanthen Bienenarten besucht werden, besitzen in der Regel Radiärsymmetrie und leicht zugängliche Nektar- und Pollen-

²⁹ Innerhalb der Familie der Andrenidae ist stenanthes Verhalten die Regel. Dies trifft besonders für die ursprünglichere Unterfamilie Panurginae zu, bei der über zwei Drittel aller Arten sich stenanth verhalten (s. z.B. ROBERTSON 1922); bei der Unterfamilie Andreninae ist mindestens die Hälfte aller Arten stenanth (s. z.B. PITTIONI & SCHMIDT 1943); s. auch Kap. 6.2.2.1 und 6.2.2.2.

³⁰ Stenanthie Bienenarten besitzen im Vergleich zu euryanthen Arten eine wesentlich kürzere Flugzeit (GRAENICHER 1909, ROBERTSON 1922).

quellen. Die Nutzung von komplizierteren Blumentypen erfordert meist anstelle genetisch fixierter Verhaltensmuster ein größeres Lernvermögen.

Mit zunehmender Lernfähigkeit löst sich die enge genetisch festgelegte Bindung an Signalfarben. Anstelle der „angeborenen“ Stenanthie tritt häufig eine „erlernte“ Stenanthie, die wir als Blumenstetigkeit bezeichnen (s. Kap. 6.1). Hierbei werden auf der Grundlage individueller Erfahrungen nur bestimmte Pflanzenarten von euryanthen Bienenarten besucht, die ausreichend Nahrung bieten und an denen es die einzelnen Individuen gelernt haben, die Blüten möglichst energiesparend und gewinnbringend auszubeuten. Signalfarben haben hier eine zeitlich begrenzte Bedeutung je nach Sammelerfolg, der sich mit der jeweiligen Farbe der Vorzugspflanze verknüpft.

Innerhalb der monovoltinen *Andrena*-Arten nutzen z.B. *Andrena fulvata*, *A. angustior* und *A. wilkella* mit ihrer Bevorzugung für Fabaceen kompliziertere Blumentypen, an denen nur solche Bienenarten erfolgreich sammeln können, die sich von festgelegten genetischen Verhaltensmustern gelöst haben.

Bei den bivoltinen *Andrena*-Arten des Untersuchungsgebietes verhält sich mit einer Ausnahme (*A. bicolor*) die erste Generation euryanth, die zweite Generation zeigt eine starke Präferenz für Umbelliferen, obwohl zur selben Zeit auch genügend Pflanzenarten anderer Familien (z.B. Compositen) mit blühenden Arten vertreten sind.

Es hat den Anschein, daß sich in der zweiten Generation in stärkerem Umfang das ursprünglichere Verhalten „durchpaust“, daß die erste die „eingeschobene“ Generation in den gemäßigten Breiten mit längerer Vegetationsperiode ist, die eine stärkere Plastizität in der Nahrungspflanzen-Nutzung besitzt. Da die Unterschiede nur eine phänotypische, jedoch keinesfalls eine genotypische Grundlage in der Generationenfolge haben können, muß einerseits nach bestimmten Auslösemechanismen für dieses unterschiedliche Verhalten der beiden Generationen (Signalfaktoren), andererseits auch nach Gründen gefragt werden. Während die Frage nach Steuermechanismen derzeit kaum zu beantworten ist, mag folgender Gedankengang einige Hinweise auf mögliche Gründe geben:

Bemerkenswert ist, daß es sich bei einigen dieser Arten um solche mit zusätzlich oder ausschließlich submediterraner Verbreitung handelt; in dieser Region sind bivoltine Arten aufgrund der durch den heißen Sommer verkürzten Vegetationsperiode selektionsbenachteiligt. Blühende Umbelliferen oder auch Blumentyp-gleiche Euphorbiaceen sind in der Regel dort nur in der ersten Jahreshälfte vorhanden. Es ist zu erwarten, daß im submediterranen Bereich in der Regel nur eine Generation fliegt und diese stenanth auf Umbelliferen ist. Gehen wir von der Annahme aus, daß die sommerariden Gebiete als Mannigfaltigkeitszentren gleichzeitig auch Entstehungszentren darstellen, so ist es sehr wahrscheinlich, daß hier – ausgehend von stenanthem Verhalten – Euryanthie erworben wurde. Diese war einerseits eine Präadaptation, die in den gemäßigt eurosibirischen Breiten mit langer Vegetationsperiode bivoltine Entwicklungszyklen ermöglichte, und andererseits schaffte sie die Voraussetzung für soziales Verhalten innerhalb der aculeaten Hymenopteren.

In vielen Fällen ist jedoch eine Generationenfolge ein und derselben Art durch Zuchtexperimente noch nachzuweisen; auch besteht die Möglichkeit, daß

es sich um zwei „Stämme“ einer Art handelt, die neben einer unterschiedlichen Flugzeit im Jahr sich auch blütenökologisch verschieden verhalten.

Auffällig ist nun, daß – zumindest für die untersuchten Arten – stenanthes Verhalten weit häufiger bei eurasisch verbreiteten Bienenarten und ihren ebenfalls nur eurasisch verbreiteten Nahrungspflanzen vorkommt. Dieses Phänomen ist nur unter historisch-arealgeographischen Aspekten unter Berücksichtigung der jüngeren Vegetations- und Faunengeschichte zu verstehen. Bei den von den stenanthes Bienenarten genutzten Nahrungspflanzen (z.B. *Knautia arvensis*, *Campanula rotundifolia*, *Potentilla tabernaemontani*, viele *Hieracium*-Arten u.a.) handelt es sich zumeist um polyploide Sippen, die erst seit dem Spät-/Postglazial existieren. Nach den cytotaxonomischen Untersuchungen von EHRENDORFER (1962a, 1962b, 1970) z.B. für die Gattungen *Knautia*, *Campanula*, *Potentilla*, *Veronica* und den Bemerkungen von MERXMÜLLER (1975) über diploide Hieracien kommen in den Gebirgen des Mediterran-Raumes die Ausgangssippen dieser heute mitteleuropäisch verbreiteten Pflanzenarten vor. Dieser Raum dürfte auch bestimmten Bienenarten als Glazialrefugium oder -residuum gedient haben. Wenn die Annahme richtig ist, daß Stenanthie ein ursprüngliches Merkmal ist, dann muß auch davon ausgegangen werden, daß diese bereits bei den Ausgangssippen bestanden hat. Nach der Eiszeit sind – so die Hypothese – die Bienen den durch Hybridisierung und Allopolyploidisierung entstandenen Pflanzenarten gefolgt. Nach Angaben der Literatur fehlen diese Bienenarten heute im submediterranen Raum, die Ausgangssippen ihrer Vorzugspflanzen sind dort jedoch zumeist an Sonderstandorten zu finden.

Polyploide Pflanzenarten besitzen in der Regel eine große ökologische Plastizität. Viele dieser Pflanzenarten blühen sehr lange; hierdurch entfällt für den Blütenbesucher die Notwendigkeit zu einer genauen zeitlichen Synchronisation seiner Aktivitätszeit mit der Blühzeit seiner Nahrungspflanze. Viele von ihnen sind überdies Apomikten und benötigen keine Insektenbestäubung mehr, im Gegensatz zu den Ausgangssippen (EHRENDORFER 1970). Es liegt nahe, die Bindung bestimmter stenanthes Bienenarten, die heute auf den eurasischen Bereich beschränkt sind, als Produkte ehemaliger co-evolutiver Prozesse zu interpretieren, wobei nacheinander der eine „Partner“ – hier die Pflanzenart – sich aus dieser Symbiose gelöst hat, der andere „Partner“ jedoch – in einer noch ungeklärten Abhängigkeit – weiter an seine Nahrungsquelle gebunden bleibt („Relikte einer Co-Evolution“).

Als mögliche Ursache für diese Bindungen könnten bestimmte Inhaltsstoffe (Alkaloide, ätherische Öle, Gerbstoffe, Harze) vermutet werden, die z.B. als Fraßschutz der Larven vor Parasitoiden, zur Pollenkonservierung u.a. dienen. Auch bestimmte Kombinationen im Nahrungspflanzen-Spektrum (*Campanula*-stenanthes Bienenarten besuchen sehr häufig immer wieder *Geranium*-Arten) könnten unter diesem Gesichtspunkt eine Erklärungsmöglichkeit finden.

Eine ähnliche Entwicklungsreihe läßt sich auch innerhalb der Familie der Halictidae aufstellen. Die in die Unterfamilie Dufoureae gehörenden Gattungen *Dufourea* und *Rhopites* besitzen in Mitteleuropa nur stenanthes Arten. Innerhalb der phylogenetisch höher stehenden Großgattung *Halictus/Lasioglossum* ist stenanthes Verhalten sehr selten und tritt nur bei einigen solitär lebenden Arten auf (EBMER 1969). Die Entstehung der semisozialen und sozialen Lebensweise bei vielen Arten dieser beiden Gattungen war nur auf der Basis einer poly-

phagen Ernährungsweise möglich. Soziales Verhalten ist sicherlich abgeleitet; die Stufen in der Entwicklung einer sozialen Lebensweise können an vielen Beispielen innerhalb dieser Großgattung aufgezeigt werden (EBMER 1969). Es gibt zahlreiche Anzeichen, die dafür sprechen, daß mit zunehmendem sozialen Verhalten (hemisozial/sozial) auch eine Abnahme in der Stärke der Nahrungspräferenz einhergeht.

Im folgenden werden die blütenökologischen Ergebnisse (Kap. 6.2 und 6.3) in einer synoptischen Übersicht nach arealgeographischen Gesichtspunkten zusammengefaßt, die „p h ä n o l o g i s c h e n P h a s e n“ im Untersuchungsgebiet charakterisiert und – wenn möglich – Aussagen über die Geschichte der Blüten/Blütenbesucher-Bindung angefügt.

Eurosibirisches Element

Die blütenbesuchenden Insektenarten mit eurosibirischer Verbreitung besuchen vorwiegend eurosibirisch verbreitete Pflanzenarten. Dies gilt sowohl für die Vertreter der verschiedenen Bienengattungen als auch für die der Schmetterlinge. Dies wurde an zahlreichen Einzelbeispielen in Kapitel 6.2 gezeigt.

Bei den entomophilen Pflanzenarten handelt es sich um:

- a) Wald-, Mantel-, Saum-Pflanzenarten außerhalb der Flußauen;
- b) Wiesen-Pflanzenarten
 - mit ehemaliger Verbreitung in Wäldern
 - polyploide Wiesensippen, die nacheiszeitlich aus diploiden Ausgangssippen entstanden sind;
- c) Pflanzenarten, deren natürliche Standorte im Bereich der Vegetationskomplexe von Flußauen gelegen haben oder gelegen haben können (häufig auch Arten der Ruderalgesellschaften, Felsgrusfluren, Staudengesellschaften).

Charakteristisch für den eurosibirischen Bereich sind z.B. die im Untersuchungsgebiet vorkommenden Arten der Gattung *Hylaeus*. Sie besuchen einerseits Blüten von Pflanzenarten der Mantel- und Saumgesellschaften, andererseits auch solche von Felsgrus-, Unkraut- und Ruderalgesellschaften, bei denen als natürliche Standorte Vegetationskomplexe von Flußauen in Frage kommen. Die hypergäische Nistweise in Holz und sklerenchymreichen Pflanzenstengeln spiegelt gut die Habitatansprüche dieser Bienenarten wider: staudenreiche Säume, Waldmäntel und lichte Waldgesellschaften.

Vegetationskomplexe von Flußauen spielen besonders für viele Arten der Gattung *Andrena* eine große Rolle. Einige *Andrena*-Arten (s. Fig. 61a, 6) nutzen z.B. bevorzugte Pflanzenarten, die ihren Verbreitungsschwerpunkt in *S e d o - S c l e r a n t h e t e a*-Gesellschaften haben, so *Potentilla tabernaemontani* mit natürlichem Vorkommen auf bewegten Kiesinseln und im Uferbereich von Flüssen (z.B. im *C e r a s t i e t u m p u m i l i*). Auch der kleinräumige Wechsel von trockenen zu frischen Standorten (Bevorzugung von *Veronica chamaedrys*) ist in Flußauen gegeben. Eine besondere Bedeutung für die zeitig im Jahr fliegenden *Andrena*-Arten haben als Pollen- und Nektarquelle *Salix*-Arten (s. Fig. 61a, 7). Auch diese sind vorwiegend in Flußauen heimisch.

Solche Standorte boten – zumindest in der Urlandschaft – auch genügend Nistgelegenheiten für endogäische Bienenarten, da im Einflußbereich der Flüsse in der Regel vegetationsfreie Stellen, z.T. auch Abbruchkanten vorhanden waren.

Die Bindung vieler Bienenarten an Pflanzen, die in Flußauen vorkommen, ist auch unter dem Gesichtspunkt der nacheiszeitlichen Wiederbesiedlung von Bedeutung, da für viele Bienenarten Rhône/Rhein und Donau als wichtige Wanderwege angenommen werden (s. z.B. STOECKHERT 1954).

Ähnliche Zusammenhänge ergeben sich auch für die vorwiegend eurosibirisch verbreiteten Lepidopteren. So zeigen viele der eurosibirisch verbreiteten Nymphaliden (z.B. *Aglais urticae*, *Cynthia cardui*, *Vanessa atlanta*) und auch einige Pieriden (z.B. *Artogeia napi*) eine deutliche Bevorzugung von Saum-Pflanzenarten. Häufig werden solche Schmetterlinge auch an zahlreichen Umbelliferen angetroffen, so z.B. *Araschnia levana*. In Verbindung mit der von diesen Nymphaliden-Arten genutzten Larval-Futterpflanze *Urtica dioica* läßt sich der ursprüngliche Lebensraum dieser Falter gut rekonstruieren: Ufersäume und Auen. Eine besondere Bedeutung haben für viele Nymphaliden auch Feuchtwiesen-Pflanzenarten, die sich z.T. auch in Staudenfluren anreichern (z.B. *Cirsium palustre*) oder in frischen Saumgesellschaften (z.B. *Aegopodium podagraria*) vorkommen können.

Zahlreiche eurosibirisch verbreitete Bienen- und Schmetterlingsarten besuchen Wiesen-Pflanzenarten. Der Bezug zwischen stenanthen Bienenarten und bestimmten Wiesen-Pflanzenarten (s. auch Fig. 61a) ist – wie bereits ausführlich diskutiert – nur aus der Floren- und Faunengeschichte zu verstehen. Einige der heutigen Wiesen-Pflanzenarten (z.B. *Cardamine pratensis*; DERSCH 1969) lassen sich auch von Waldsippen herleiten. Die an ihnen stenanthen Blütenbesucher (z.B. im Falle von *Cardamine pratensis* der Falter *Anthocharis cardamines*) dürften in der Urlandschaft Waldtiere gewesen sein. Darauf deuten auch das übrige Nektarpflanzen-Spektrum, die frühe Flugzeit des Falters (Nutzung von Frühlings-Pflanzenarten vor Laubausbruch der Bäume) und auch die monophage Lebensweise der Larven (ebenfalls an *Cardamine*). Dies gilt z.B. auch für andere Lepidopteren, die zwar nicht als stenanth einzustufen sind, dennoch aber deutliche Präferenzen im Blütenbesuch zeigen: So ist z.B. *Gonepteryx rhamni* häufig an *Primula veris* anzutreffen. *Primula elatior* ist eine Waldart, eine Unterart von *Primula veris* (ssp. *canescens*) kommt in Säumen vor. Bezeichnenderweise sind im Untersuchungsgebiet Bombyliiden (*Bombylius major*) die wichtigsten Bestäuber von *Primula veris*, von denen ebenfalls viele Arten Waldstandorte im eurosibirischen Bereich besiedeln.

Bei fast allen eurosibirisch verbreiteten Schmetterlingsarten weist der Besuch von Saum-Pflanzenarten auf den ursprünglichen Lebensraum dieser Arten hin. Bei fast allen eurosibirisch verbreiteten Schmetterlingsarten handelt es sich entweder um Waldarten oder solche offenlandbestimmter Übergangsbereiche. Dies gilt z.B. auch für die eurosibirisch verbreiteten Satyriden-Arten *Coenonympha pamphilus*, *Aphantopus hyperanthus* und *Lasiommata maera*, die Pflanzenarten von Saum- und Mantelgesellschaften sehr häufig als Nektarquelle nutzen.

Eine Ausnahme machen unter den eurosibirisch verbreiteten Lepidopteren die Lycaeniden: So sind *Glaucopsyche alexis*, *Cyaniris semiargus* und *Cupido minimus* Offenlandarten mit vorwiegendem Blütenbesuch an Rasen-Pflanzenarten.

Diese Schmetterlinge kommen bis in die alpine Stufe vor. Den beiden ersten Arten bieten auch Kiesinseln mit *Lotus corniculatus* und *Anthyllis vulneraria* (beides auch Larval-Futterpflanzen) günstige Bedingungen für die wärmeliebenden Adulttiere.

Für den eurosibirischen Bereich besonders charakteristisch sind die sozialen Bienenarten (Großgattung *Halictus/Lasioglossum* und *Bombus*). Ihre euryanthe Lebensweise und das zumindest bei der Gattung *Bombus* vorhandene sehr große Lernvermögen (die Arten der Gattung *Bombus* können fast jede melittophile Pflanzenart nutzen) ermöglichen es ihnen, insbesondere zur Zeit der Brutpflege das überaus große Pollenangebot der Saum-Pflanzenarten zu nutzen. Da diese sozialen Arten in besonderem Umfang um die begrenzten Nahrungsressourcen konkurrieren, sind zahlreiche Strategien der Konkurrenzverminderung entwickelt worden. Auf einige dieser Aspekte, zu denen diese Arbeit Ergebnisse liefert, sei nach der arealgeographischen Charakterisierung hingewiesen.

Subatlantisches Element

Eine Koinzidenz zwischen arealgeographischer Verbreitung und Nahrungspflanzen-Präferenz für Fabaceen ist bei den vorwiegend subatlantisch verbreiteten *Andrena*-Arten *A. fulvata* und *A. angustior* zu erkennen (Fig. 61b). Ihr Lebensraum liegt dort im Bereich der Fabaceen-reichen Ginsterheiden (C a l l u n o - U l i c e t a l i a), die auch in der Urlandschaft im Mantelbereich von Eichenwäldern vorkommen.

Submediterranes Element

Die stenanthen submediterran verbreiteten Bienenarten bevorzugen entweder Cruciferen, Labiaten oder blaue Compositen (z.B. *Centaurea*); s. Figur 61c. In der Regel handelt es sich um Pflanzenarten, die auch in der submediterranen Region verbreitet sind. Sowohl die Cruciferen (s. z.B. RYTZ 1936, HEYWOOD 1978) als auch die Labiaten (HEYWOOD 1978) sind im submediterranen Bereich besonders artenreich. Einen Schwerpunkt haben Cruciferen an Küsten und Flußläufen (z.B. in Spülsäumen und Dünen) sowie an Fels- und Ruderalstandorten. Viele der an diesen Pflanzenarten stenanthen Bienenarten dürften auch in der alten Rheinaue-Landschaft zuzugende Nahrungsautotope vorgefunden haben; auch hier bietet sich ein Bezug zu nacheiszeitlichen Wanderwegen dieser stenanthen Bienenarten an. Eine besondere Bedeutung haben Pflanzenarten von Ruderalstandorten.

Neben dem Nahrungsautotop charakterisieren diese Pflanzenarten vielfach auch günstige Nistautotope für die endogäisch nistenden Kleinbienen (lückige Standorte mit vegetationsfreien Stellen).

Alle submediterran und auch zusätzlich submediterran verbreiteten Bienen- und Schmetterlingsarten meiden weitgehend Saum-, Mantel- und Wald-Pflanzenarten als Nahrungsquelle (unter den Lepidopteren z.B. *Leptidea sinapis* und *Lasiommata megera*). Alle submediterran verbreiteten Arten sind in der Regel auch charakteristische Offenlandarten mit bevorzugtem Blütenbesuch an ebenfalls submediterran verbreiteten Rasen-Pflanzenarten.

Pannonisches Element

Die zusätzlich pannonisch verbreiteten Bienenarten (Fig. 61d) zeigen eine hohe Präferenz für Umbelliferen und dabei besonders für solche mit zusätzlich pannonischer Verbreitung. Diese Pflanzenfamilie ist auch mit besonders vielen Arten in der subkontinentalen Waldsteppe vertreten. Viele der pannonisch verbreiteten Bienenarten ähneln in ihrem Blütenbesuchs-Verhalten den eurosibirischen Arten: sie besuchen ebenfalls Saum-Pflanzenarten. Im Unterschied zu den eurosibirisch verbreiteten Arten, die im wesentlichen dem euryök-hylophilen Verbreitungstyp angehören, sind sie als euryök-eremophil einzustufen. Nach dem Nahrungspflanzen-Spektrum scheint ebenfalls Flußläufen und warmen Felsstandorten eine wichtige Bedeutung zuzukommen. So konnte auch das Donautal mit den Umbelliferen-reichen Steppenheide-Komplexen der Jura-Felsen gut als nacheiszeitlicher Wanderweg für pannonische Bienenarten dienen.

Zusätzlich pannonisch verbreitete Schmetterlingsarten (z.B. *Melanargia galathea*, *Heodes tityrus* und *Lysandra bellargus*) zeigen ähnlich wie auch die eurosibirisch verbreiteten Schmetterlingsarten eine Präferenz für Saum-Pflanzenarten.

Boreoalpines Element

Andrena nanula mit boreoalpiner Verbreitung bevorzugt Umbelliferen, die in der borealen Region besonders reich in Hochstaudenfluren vorkommen.

Submediterrann-pannonisches Element

Unter den Bienen besitzt *Dasygaster argentea* mit submediterrann-pannonischer Verbreitung eine deutliche Präferenz für Dipsacaceen (*Knautia*, *Scabiosa*, *Succisa*). Eine ähnliche Bevorzugung lassen auch viele Zygaeniden-Arten mit ähnlicher arealgeographischer Verbreitung erkennen (*Lictoria achilleae*, *Mesembrynus purpuralis* u.a.). Auch bei vielen Dipsacaceen-Arten liegt eine submediterrane und/oder kontinentale Verbreitung vor: *Scabiosa columbaria*/submediterrann-subatlantisch, *S. canescens*/gemäßigt kontinental, *S. ochroleuca*/eurasiatisch-kontinental, *Succisa pratensis*/eurasiatisch-submediterrann. Jedoch wird von dieser Biene auch die ausschließlich eurosibirisch verbreitete *Knautia arvensis* besucht. Die Bindung scheint – wie an diesem Beispiel zu sehen ist – nicht so stark zu sein wie im Falle der an *Knautia stenantha* *Andrena hattorfiana*, die heute auf den eurosibirischen Bereich beschränkt ist.

„Stabile“ und „labile“ Blumen/Bestäuber-Systeme

Die einzelnen im blütenökologischen Teil der Arbeit ausführlich diskutierten Beispiele machen deutlich, daß die Insektenarten eines bestimmten Arealtyps diejenigen Pflanzenarten bevorzugen, die demselben Arealtyp angehören. Auch euryanthe Bienen- und Schmetterlingsarten lassen sehr deutliche Unterschiede im Blütenbesuch von Rasen- und Saum-, Mantel- und Wald-Pflanzenarten erkennen, wobei diejenigen Insektenarten mit eurosibirischer (in einigen Fällen auch zusätzlich mit pannonischer Verbreitung) Saum-, gelegentlich auch Mantel- und Wald-Pflanzenarten mit nutzen, die (zusätzlich) submediterrann verbreiteten Insektenarten hingegen diese meiden und in der Regel nur Rasen-Pflanzenarten aufsuchen.

Diese Ergebnisse legen nahe, daß sowohl bei Pflanzen- als auch bei blütenbesuchenden Insektenarten desselben Arealtyps häufig mehr oder weniger enge Bindungen bestehen, die sich auch an den Arealgrenzen nicht lösen. Diese sind das Ergebnis einer gemeinsamen „Geschichte“ (Co-Evolution) in ihrem Herkunfts- und Hauptverbreitungsgebiet. Die in dieser Arbeit dargelegte Nahrungspräferenz von Seiten der Blütenbesucher setzt eine *Synchronisation* mit den jeweiligen Nahrungspflanzen voraus. Der Rahmen für die gemeinsame Phänologie (Co-Phänologie) wird durch den im Hauptverbreitungsgebiet vorherrschenden jahreszeitlichen Klimaverlauf bestimmt. Diese Phänologie bleibt – wie wir am Beispiel des Untersuchungsgebietes gesehen haben – bei vielen Arten auch an der Arealgrenze erhalten (s.S. 644ff.).

Die phänologische Feinregulation wird durch einen Faktorenkomplex bestimmt, der im einzelnen nur schwer auflösbar ist. Für die Pflanzen – setzt man Fremdbestäubung durch Insekten als notwendig voraus – ist der Bestäuber ein wichtiger selektierender und die Phänologie bestimmender Faktor, für das Insekt ist es die Verfügbarkeit der Nahrungspflanze.

Je enger die Bindungen der einen oder der anderen Seite in diesem symbiotischen System sind, desto stärker ist der Selektionsdruck zur Synchronisation. Eine gleichmäßige Abhängigkeit einer Pflanzenart von einer bestäubenden Insektenart und umgekehrt ist sicher der seltenste Fall. In der Regel ist Stenanthie häufig, die Beschränkung auf einen bestimmten Blütenbesucher von seiten der Pflanzenart selten. Meist muß für eine entomophile Pflanzenart ein bestimmtes Bestäuber-Spektrum vorhanden sein; innerhalb dieses Spektrums können verschiedene Insektenarten als Bestäuber fungieren. Die Phänologie der Pflanzenart entspricht der Zeitspanne, innerhalb derer – auch unter Berücksichtigung der Konkurrenzsituation – die größtmögliche Bestäubungs-Wahrscheinlichkeit gewährleistet ist. Die Bestäubungs-Wahrscheinlichkeit hängt einerseits von den zur Verfügung stehenden Insektenarten, deren Aktivitätsdichte, Stenanthiegrad und Blumenstetigkeit ab, andererseits von den zur selben Zeit blühenden pflanzlichen Konkurrenten gleichen Blühsyndroms und damit häufig auch gleichen Besucherspektrums. Als Maß für die Sicherheit, die eine Pflanzenart hinsichtlich ihres Bestäuberkreises hat, kann die jährliche Variation von Blühzeit-Maximum und jährlichen Blumdichte-Schwankungen dienen. Arten mit großer Bestäubungssicherheit variieren weniger als solche, deren Bestäubung „unsicherer“ ist. Hieraus ist auch der folgende im Untersuchungsgebiet festgestellte Zusammenhang zu verstehen:

Die erste und die zweite Jahreshälfte unterscheiden sich in blütenökologischer Hinsicht grundsätzlich voneinander: in der ersten Jahreshälfte (April, Mai, Juni) ist in der *euro-sibirischen Phase (I)* und in der *submediterranen Phase (II)* ein recht „stabile s“ Blüten/Blütenbesucher-System vorhanden. Bestimmt wird es im wesentlichen durch solitär lebende Bienenarten, von denen viele ein sehr spezifisches Nahrungspflanzen-Spektrum nutzen (s. z.B. Vertreter der Gattung *Andrena* und *Osmia*; s. ausführlich Kap. 6.2.2.3 und 6.2.2.9). Viele dieser Arten, insbesondere die, die in höheren Individuenzahlen vorkommen, sind aufgrund ihrer hohen Nahrungspräferenz im Unter-

suchungsgebiet sehr sichere Bestäuber. Ein Vergleich der Figuren 9 und 33 zeigt, daß im April und Mai im Monatsdurchschnitt mehr apoide Hymenopteren-Arten im Gebiet fliegen als Pflanzenarten blühen. Der Konkurrenzdruck der Pflanzenarten untereinander um die Bestäuber ist zu dieser Jahreszeit wesentlich geringer als in der zweiten Jahreshälfte, in der eine hohe Zahl verschiedener Pflanzenarten blüht. Aus diesem Grund ist auch die Blühdauer der in den Monaten Mai bis Juni blühenden Pflanzenarten recht kurz, eine Insektenbestäubung ist alljährlich weitgehend gesichert.

In der zweiten Jahreshälfte (ab Juli) hingegen liegt in der *e u r o s i b r i s c h e n P h a s e* (III, IV) ein in der Regel „*l a b i l e s*“ Blüten/Blütenbesucher-System vor. Dieses wird im wesentlichen von sozial lebenden Bienenarten (Großgattung *Halictus/Lasioglossum*, Gattung *Bombus*) bestimmt. Zwar kommen sie in viel höheren Individuenzahlen im Untersuchungsgebiet vor, aufgrund ihres polyphagen bzw. polylectischen Verhaltens und ihrer von Jahr zu Jahr variierenden Individuendichte und Aktivitätszeit sind sie für die zu dieser Zeit blühenden Pflanzenarten nicht immer in jedem Jahr „sichere“ Bestäuber. Dies trifft besonders für die verschiedenen Hummelarten im Gebiet zu. Neben der großen Variation in den jährlichen Blumenmengen und dem Zeitpunkt des Blühmaximums fällt bei den Pflanzenarten, die in der zweiten Jahreshälfte blühen, eine sehr lange Blühdauer auf, durch welche die Bestäubungswahrscheinlichkeit erhöht wird.

Die beiden Systeme („stabiles“ Blüten/Blütenbesucher-System in der ersten Jahreshälfte; „labiles“ in der zweiten) spiegeln sich besonders gut in der unterschiedlichen Populationsdynamik der entomophilen Pflanzenarten der ersten und der zweiten Jahreshälfte wider:

- Im Vergleich der Jahre variiert bei den Pflanzenarten, die im April, Mai und Juni blühen, der Zeitpunkt ihres Blühmaximums nur sehr wenig; bei Arten, die im Juli und August ihr Blühmaximum erreichen sehr stark (Fig. 26).
- Blumendichte-Schwankungen sind bei Arten, die im Juni blühen, im Vergleich der Jahre am geringsten, die der Arten mit einer Blüte im Juli und August am größten (Fig. 25).

Die Stabilität des submeridionalen Systems dürfte wie folgt zu erklären sein:

Hier stellen vor allem die Rasen-Pflanzenarten der *F e s t u c o - B r o m e t e a*, die auch im submediterranen Bereich artenreiche Pflanzengesellschaften aufbauen, die Nahrungsressourcen. Die engeren Bindungen zwischen den einzelnen Blütenbesuchern und ihren Nahrungspflanzen beruhen auf einer stammesgeschichtlich „alten“ Beziehung. Die Zahl der im Blütenbesuch stärker spezialisierten, z.T. sogar oligophagen Insektenarten ist – wie bereits hervorgehoben wurde – im submediterranen Bereich besonders hoch.

Auch bei Pflanzenarten gibt es zahlreiche Sonderanpassungen an die Bestäubung. So dominieren Arten mit dorsiventralen Einzelblumen, wie sie z.B. die Fabaceen und Labiaten haben, die ebenfalls im submediterranen Bereich weit verbreitet sind. Ebenso sind aber auch Arten mit radiären Einzelblumen für den submediterranen Bereich typisch, z.T. auch solche mit verborgenen Blütenteilen (Trichterblumen).

Aufgrund dieser festen Beziehungen war es im Laufe der Evolution möglich, den Konkurrenzdruck, der auf den Pflanzen- und Insektenarten lastete, in weiten Bereichen durch Spezialisierung, d.h. Einnischung, gering zu halten.

Die Ergebnisse dieser Untersuchung zeigen, daß bei einer näheren Analyse der Blüten/Blütenbesucher-Gemeinschaft einer versauerten Trockenrasen-Biozönose Teilsysteme (Subzönosen) abgrenzbar sind. Diese können nach der areal-geographischen Zugehörigkeit der sie phänologisch kennzeichnenden Pflanzen- und Tierarten charakterisiert werden. Der Rahmen für die gemeinsame Phänologie (Co-Phänologie) wird durch den im Herkunfts- bzw. Hauptverbreitungsgebiet vorherrschenden jahreszeitlichen Klimaverlauf bestimmt. Die Bindungen zwischen den Blütenbesuchern und ihren Pflanzenarten beruhen zum Teil auf eigenen co-evolutiv entstandenen Beziehungen in den Zönosen der Ursprungsgebiete. Phänologie, Nahrungspräferenzen bestimmter Insektenarten, Blütenbesucher-Spektren einzelner Pflanzenarten spiegeln „Geschichte“ und damit „Gewordenes“ wider.

Die Geschichtlichkeit lebendiger Ordnung erweist sich auch hier als eines ihrer fundamentalen Charakteristika.

Zusammenfassung: Das Hauptziel dieser Arbeit ist die Untersuchung der Beziehungen zwischen Blumen und Insekten auf der komplexen Ebene von Pflanzengesellschaften und Blütenbesucher-Gemeinschaften. Hierbei stellte sich die Aufgabe, diese Teil-Biozönose möglichst genau zu beschreiben: in ihrer Artenzusammensetzung, ihrem Arealtypenspektrum, ihrer populationsbiologischen Rhythmik u.a. Die Auflösung dieses komplexen Gefüges sollte schließlich Fragen nach der Entstehung von Pflanzen/Blütenbesucher-Bindungen (Co-Evolution) beantworten helfen.

Als Untersuchungsgebiet wurde eine 0,4 ha große Fläche im Naturschutzgebiet „Scheibenbuck“/Kaiserstuhl (Südwestdeutschland) ausgewählt. Hierbei handelt es sich im wesentlichen um ein artenreiches, brachliegendes *Mesobrometum* in Südost-exponierter Hanglage, das nach der pflanzensoziologischen Analyse den Subassoziationen *Mesobrometum globularietosum* und *primuletosum* zugeordnet werden konnte. Kleinflächig kommen ein *Xerobrometum* und ein brachliegendes *Arrhenatheretum* vor. Durch das Aussetzen der Mahd sind in die Rasengesellschaften höherwüchsige Saumpflanzen eingedrungen (z.B. *Peucedanum cervaria*, *Geranium sanguineum*). In den Jahren 1979 und 1980 konnten auf der Fläche 3600 Blütenbesuche von Vertretern der apoiden Hymenopteren, Lepidopteren, Dipteren, Coleopteren und nicht-apoiden Hymenopteren festgestellt werden. Bei den Bienen handelt es sich um 102 Arten, bei den Schmetterlingen um 56 Arten, die insgesamt an 71 Pflanzenarten angetroffen wurden.

Nach den physisch-geographischen Grundlagen, die auch eigene Klimamessungen mit einem Thermohygrographen und Aktinographen während der drei Untersuchungsjahre einschließen, folgt eine ausführliche Darstellung der Methode einschließlich der Diskussion einiger methodischer Probleme (phänologische Aufnahmetechnik, Analyse pflanzensoziologischer Ergebnisse, Methodik in der Erfassung der Blütenbesucher-Spektren, Berechnung der Nahrungs-Nischenbreite einzelner Insektenarten u.a.).

Besonderer Wert wurde auf eine pflanzensoziologisch genaue Analyse des Untersuchungsgebietes gelegt; diese ist in der pflanzensoziologischen Tabelle und dem daraus entwickelten Schema festgehalten (Tab. 2, 3). Das Phänomen der „Versauung“ wird ausführlich behandelt.

Von den im Gebiet vorkommenden entomophilen Pflanzenarten werden Angaben über systematische Stellung, pflanzensoziologische Zugehörigkeit, Zuordnung Rasen-/Saumpflanzenart, Arealtyp und Blumentyp zusammengestellt, um diese Daten später mit den

faunistischen Ergebnissen unter blütenbiologischen Gesichtspunkten in Beziehung setzen zu können.

Eine zentrale Rolle spielt die Behandlung der Phänologie. Es schien besonders lohnend zu sein, die Frage zu prüfen, ob es Koinzidenzen zwischen der Phänologie von Pflanzen und ihrer arealgeographischen Zugehörigkeit gibt. Es wurden daher phänologische Aufnahmen nach einer neu entwickelten Zählmethode von März bis Oktober in den Jahren 1979 und 1980 durchgeführt. Es zeigte sich eine auch im Vergleich der Jahre konstante Staffelung der Blühzeiten. Sehr auffällig sind im Jahresverlauf vier Blumenwellen: Zeitpunkte, an denen bestimmte Arten in so hoher Blumdichte auftreten, daß sie im Gebiet den Aspekt bestimmen. Es sind dies: *Primula veris*, *Hippocrepis comosa*, *Coronilla varia* und *Origanum vulgare*. Die pflanzengeographische Analyse ergab in Kombination mit der Phänologie, daß an den von Rasen-Pflanzenarten bestimmten Blumenwellen im April boreomeridionale, im Mai/Juni vorwiegend submeridionale Pflanzen beteiligt sind, an den von Saumpflanzen beherrschten Blumenwellen vom Juli bis September/Oktober hingegen nur boreomeridionale Arten. Der Juni hat, obwohl die meisten Arten hier ihr Blühmaximum erreichen, nur eine geringe Blumdichte; hier ließ sich eine „phänologische Lücke“ feststellen.

Vergleiche zwischen den Jahren zeigten z.T. große Variabilität der Blühmaxima, der Blühdauer und der Blumdichte. Arten, die in der ersten Jahreshälfte blühen, haben im Vergleich der beiden Jahre in Bezug auf diese Merkmale eine nur geringe Variation, solche der zweiten Jahreshälfte eine sehr große.

Bei der Erfassung der Blühdauer wurden zwei Werte unterschieden: der „g-Wert“ erfaßt die Gesamtblühdauer, der „h-Wert“ die Zeitspanne, innerhalb der mindestens die Hälfte der maximal erreichten Blumenzahl vorliegt. Eine Zu- bzw. Abnahme der Blumenzahl im Vergleich der Jahre muß nicht immer zu einer Erhöhung bzw. Verringerung der Blühdauer führen. Viele Arten erhöhten trotz Blumenzahl-Abnahme den g-Wert oder den g- und h-Wert.

Im zoologischen Teil der Untersuchung wurde ebenfalls neben der Charakterisierung der blütenbesuchenden Insektenarten (systematische Stellung, ökologischer Verbreitungstyp, Habitatzugehörigkeit, Nist- und Lebensweise) der Phänologie und Arealgeographie besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Fragen der Populationsdynamik werden gesondert bei den einzelnen Arten behandelt.

Analog zu den Blumenwellen gibt es Zeitpunkte im Jahr, an denen bestimmte apoide Hymenopteren den Aspekt bilden:

- a) Frühlingsaspekt: „Welle“ der solitären Arten;
- b) Sommeraspekt: „Welle“ der solitären und sozialen Arten;
- c) Hochsommeraspekt: „Welle“ der parasitierenden Arten.

Zwischen dem jahreszeitlichen Erscheinen der Bienenarten und ihrem ökologischen Verbreitungstyp gibt es einen kausalen Zusammenhang: Während euryök-hylophile Arten auf das Frühjahr beschränkt bleiben, nimmt bis in den Juli hinein der Anteil euryök-eremophiler Arten zu. Insbesondere für die vagileren Lepidopteren gilt dieser Zusammenhang nicht; sie können durch entsprechende Ortswahl eher klimatisch günstige Lokalitäten aufsuchen als die ortsgebundeneren Kleinbienen mit ihrem kleineren Flugareal.

Auch zwischen arealgeographischem Verbreitungstyp und Phänologie bestehen Zusammenhänge. Im zeitigen Frühjahr kommen vorwiegend eurosibirisch verbreitete Arten vor, im Mai und Juni submediterrane Arten, von Juli bis September vermischen sich die Faunenelemente: neben den vorwiegend eurosibirisch verbreiteten Arten treten im August und September auch submediterrane und pannonische Arten auf. Dies gilt sowohl für die apoiden Hymenopteren als auch für die Lepidopteren.

Für die meisten Bienen- und Schmetterlingsarten kann das Untersuchungsgebiet mit seinem Mosaik von lückigen Rasen, Stauden-reichen Partien und den randlich gelegenen Mantel- und Waldgesellschaften die Habitatansprüche aller Lebensabschnitte erfüllen. Diese Vielgestaltigkeit ist für ortstreuere Kleinbienen essentiell.

Im blütenökologischen Teil werden sowohl die Blütenbesucher-Spektren einzelner Pflanzenarten als auch die Blütenbesucher genauer charakterisiert.

Um die Größe des Blütenbesucher-Spektrums einer Pflanzenart zu beschreiben und eventuelle Präferenzen in deren Zusammensetzung aufzeigen zu können, wurde die sogenannte Blütenbesucher-Breite der einzelnen Pflanzenarten berechnet, der die Nischenbreiten-Formel von COLWELL & FUTUYMA (1971) zugrunde liegt. Über die Größe des

Blütenbesucher-Kreises entscheiden im wesentlichen der Blühzeitpunkt und der Blumentyp. Am Beispiel der Schalen- und Scheibenblumen kann gezeigt werden, daß sich Pflanzenarten in verschiedenen soziologischen Einheiten blütenökologisch ersetzen und sich somit blütenökologisch stellenäquivalent verhalten. Die Bestäubungs-Sicherheit einzelner Pflanzenarten spiegelt sich in einer unterschiedlichen Variation von Zeitpunkt des Blühmaximums, Blumdichte und Blühdauer im Vergleich der Jahre wider. Arten mit einem „sicheren“ Blütenbesucher-Kreis zeigen kaum, solche mit einem „unsicheren“ starke jährliche Schwankungen.

Bei den blütenbesuchenden Insektenarten wird besonders die Frage nach der Stenanthie/Euryanthie und nach ihrer Habitatzugehörigkeit diskutiert. Stenanthie kann bei den meisten Bienenarten als ursprüngliches Verhalten angesehen werden, Euryanthie als abgeleitetes, das – verbunden mit großer Lernfähigkeit – das „präadaptive Plateau“ für soziales Verhalten und Polyvoltinismus darstellte.

Nach einer Auflistung eigener Blütenbesucher-Beobachtungen und Literaturlauswertung wurden für Bienen die besuchten Pflanzenarten pflanzensoziologisch zugeordnet (s. Tab. 24). Es zeigte sich, daß Ruderalgesellschaften neben Felsgrusfluren, Trockenrasen und verschiedenen Saumgesellschaften frischer und trockener Standorte für Bienen eine besonders große Bedeutung haben. Das besuchte Pflanzenarten- und Gesellschafts-Spektrum vieler Bienenarten läßt vermuten, daß oftmals Flußläufe und ihr Vegetationsmosaik natürliche Standorte darstellen. Dies trifft in hohem Maße für die Gattung *Andrena* zu.

Besondere Aufmerksamkeit wird der Frage gewidmet, ob Insektenarten eines bestimmten Arealtyps Pflanzenarten desselben Geoelementes bevorzugen. Eurosibirisch verbreitete Insektenarten besuchen vorwiegend Blüten von Wald-, Mantel- und Saum-Pflanzenarten, Wiesen-Pflanzenarten mit ehemaliger Verbreitung in Wäldern oder polyplioide Wiesensippen, die nacheiszeitlich aus diploiden Ausgangssippen der Mediterrangebirge entstanden sind. Submediterrane Bienen- und Schmetterlingsarten bevorzugen Rasen- und meiden Saumpflanzenarten. Submediterran verbreitete stenanthie Bienenarten sind entweder an Cruciferen, Labiaten oder blauen Compositen anzutreffen. Zusätzlich pannonisch verbreitete Arten ähneln in ihrem Blütenbesuchs-Verhalten eurosibirisch verbreiteten, jedoch besitzen sie eine stärkere Präferenz für Umbelliferen. Submediterran-pannonisch verbreitete Arten bevorzugen Dipsacaceen. Vielfach gehören die besuchten Pflanzenarten demselben Arealtyp wie die Insekten an. Stenanthie tritt außerordentlich häufig bei eurosibirisch verbreiteten Bienenarten auf; dies ist nur im Zusammenhang mit der Faunen- und Florengeschichte erklärbar (z.B. *Knautia/Andrena hattorfiana*). Es gibt Hinweise, diese Bindung als das Ergebnis ehemaliger co-evolutiver Prozesse zu interpretieren, bei der sich der eine „Partner“ (hier die Pflanzenart) aus der Symbiose gelöst hat, der andere (hier das Insekt) weiter an seine Nahrungsquelle gebunden bleibt. Solche „Relikte einer Co-Evolution“ wurden für einige Arten aufgezeigt.

Neben verschiedenen Konkurrenzschluß-Mechanismen (Staffelung der Flugzeiten, Nutzung eines unterschiedlichen Nahrungspflanzen-Spektrums bei synchron fliegenden Arten, unterschiedliche Rüssellängen und Körpergrößen, Nahrungsrischen-Verengung/-Erweiterung u.a.) spielt die Vegetations- und Faunengeschichte eine große Rolle. Es lassen sich vier co-phänologische Abschnitte Pflanze/blütenbesuchendes Insekt im Jahresverlauf unterscheiden (I eurosibirische, II submediterrane, III eurosibirische, IV eurosibirische, subkontinental und submediterran getönte Phase). Es zeigt sich, daß für die evolutionsbiologische Deutung von Blütenbesucher-Gemeinschaften nicht allein rezent herrschende Konkurrenzbedingungen eine Rolle spielen, sondern sich auch die der Lebensgemeinschaft eigene Floren- und Faunengeschichte „durchpaust“, wie z.B. die Bindung von blütenbesuchenden Insekten an die Pflanzenarten desselben Geoelementes beweist. Bestimmte phänologische Rhythmen unterliegen einer recht starken Festlegung, die auch an Arealgrenzen bestehen bleibt und dort nur feinnivelliert wird. Die Geschichte kann somit eine entscheidende oder sogar die entscheidende Bedeutung für die Zusammensetzung, die phänologische Rhythmik und bestimmte Beziehungen Pflanze/Blütenbesucher in einer solchen Lebensgemeinschaft haben.

Dank. Meinem Doktorvater, Herrn Prof. Dr. H.F. PAULUS, danke ich für seine vielfältige Unterstützung, insbesondere bei zoologischen und evolutionsbiologischen Fragen.

Frau Prof. Dr. Otti WILMANNNS verdanke ich die vegetationskundliche Ausbildung; sie förderte mit großem persönlichen Einsatz diese Arbeit und vermittelte auch einen finanziellen Zuschuß des „Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft, Umwelt und Forsten Baden-Württemberg“ im Rahmen des „Wissenschaftlichen Begleitprogramms zur Biotop-Kartierung“. Zudem sei ihr für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und die vielen Anregungen ganz herzlich gedankt.

Mein ganz besonderer Dank gilt Frau Dr. Angelika SCHWABE für Hilfen bei der pflanzensoziologischen Auswertung und viele Diskussionen.

Herrn Diplom-Biologe H. STEFFNY gab mir wertvolle Hinweise auf lepidopterologischem Gebiet; auch ihm sei herzlich dafür gedankt.

Literatur

- Aerts, W. (1949): Die Bienenfauna der Kölner Bucht. — *Wiss. Mitt. Vereins Natur-Heimatk. Köln*. 2 (1): 3–35.
- (1960): Die Bienenfauna des Rheinlandes. — *Decheniana* 112: 181–208.
- Alfken, J.D. (1934/35): Die Bienen Nordwestdeutschlands als Blütenbesucher. — *Abh. Naturwiss. Vereins Bremen* 29 (3/4): 193–206.
- Anderson, E. & Hulbriht, L. (1940): A method for describing and comparing blooming-seasons. — *Bull. Torrey Bot. Club* 67: 639–648.
- Baker, H.G. & Baker, I. (1973a): Amino acids in nectar and their evolutionary significance. — *Nature* 241: 543–545.
- (1973b): Some anthecological aspects of the evolution of nectar-producing flowers, particularly amino acid production in nectar. — In: V.H. Heywood (Ed.): *Taxonomy and Ecology*: 243–264. — London.
- (1975): Studies of nectar-constitution and pollinator-plant coevolution. — In: L.E. Gilbert & P.R. Raven (Ed.): *Coevolution of animals and plants*: 100–140. — Austin and London.
- (1977): Intraspecific constancy of floral nectar amino acid complements. — *Bot. Gaz.* 138: 183–194.
- Baker, I. & Baker, H.G. (1976): Analysis of amino acids in flower nectars of hybrids and their parents, with phylogenetic implications. — *New Phytologist* 76: 87–98.
- Balles, L. (1926): 2. Beitrag zur Kenntnis der badischen Bienen. — *Mitt. Bad. Landesvereins Naturk. N.F.* 2: 3–8.
- (1927a): 3. Beitrag zur Kenntnis der badischen Bienen. — *Mitt. Bad. Landesvereins Naturk. N.F.* 2 (4): 161–198.
- (1927b): 4. Beitrag zur Kenntnis der badischen Bienen. — *Mitt. Bad. Landesvereins Naturk. N.F.* 2 (4): 199–210.
- Balogh, J. (1958): *Lebensgemeinschaften der Landtiere*. — Berlin, 960 pp.
- Barkman, J.J., Doing, H. & Segal, S. (1964): Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur quantitativen Vegetationsanalyse. — *Acta Bot. Neerl.* 13: 394–419.
- Beláková, A. (1972): Attraktivität einiger Pflanzen für solitäre Bienen (Apoidea). — *Biológia (Bratislava)* 27 (5): 391–400.
- Bellmann, H. (1981): Zur Ethologie mitteleuropäischer Bauchsammlerbienen (Hymenoptera, Megachilidae: *Osmia bicolor*, *O. aurlenta*, *O. rufohirta*, *Anthidium punctatum*, *Anthidiellum strigatum*, *Trachusa byssina*). — *Veröff. Naturschutz Landschaftspfl. Bad.-Württ.* 53/54: 477–540.
- Benedek, P. (1969): A study on the Sphecoid (Hymenoptera) fauna of marshy meadows, its zoogeographical and ecological aspects. — *Opusc. Zool. Budapest* 9: 77–86.
- Benoist, R. (1931): Les Osmies de la Faune Française. — *Ann. Soc. Entomol. France* 6. Ser. 100: 23–60, Paris.

- Bergmann, A. (1952): Die Großschmetterlinge Mitteldeutschlands. Bd. II. Tagfalter. — Jena, 495pp.
- Berndt, R. & Winkel, W. (1974): Ökoschema, Rivalität und Dismigration als öko-ethologische Dispersionsfaktoren. — *J. Ornithol.* **115** (4): 398–417.
- (1978): Zur Definition der Begriffe Biotop, Zootop, Ornitop — Ökoschema, Monoplex, Habitat. — *Vogelwelt* **99** (4): 141–146.
- Bischoff, H. (1927): Die Biologie der Hymenopteren. — Berlin, 598pp.
- Blab, J. & Kudrna, O. (1982): Hilfsprogramm für Schmetterlinge. — *Naturschutz aktuell*, Greven, 135pp.
- Blasche, P. (1955): Raupenkalender für das mitteleuropäische Faunengebiet. — Stuttgart, 149pp.
- Blüthgen, P. (1916): Ein Beitrag zur Bienenfauna Nordwestthüringens. — *Mitt. Entomol.-Ges. Halle*: 10–40.
- (1925): Beiträge zur Kenntnis der Hymenopterenfauna des Saaletales. — *Stettin. Entomol. Ztg.*: 137–172.
- Brandes, D. (1983): Flora und Vegetation der Bahnhöfe Mitteleuropas. — *Phytocoenologia* **11** (1): 31–115.
- Braun-Blanquet, J. (1964): Pflanzensoziologie. — 3. Aufl. Wien u.a., 865pp.
- Brian, A. (1957): Differences in the flowers visited by four species of bumblebees and their causes. — *J. Anim. Ecol.* **26**: 71–96.
- Briggs, D. & Walters, M. (1969): Die Abstammung der Pflanzen. — World University Library, München, 254pp.
- Brown, J.H. & Kodric-Brown, A. (1979): Convergence, competition, and mimicry in an temperate community of hummingbird-pollinated flowers. — *Ecology* **60**: 1022–1035.
- Colwell, R.K. & Futuyma, D.J. (1971): On the measurement of niche breadth and overlap. — *Ecology* **52**: 567–576.
- Corbet, S.A. et al. (1979): Humidity, nectar and insect visits with special reference to *Crataegus*, *Tilia* and *Echium*. — *Ecol. Entomol.* **4**: 9–22.
- Croat, T.B. (1969): Seasonal flowering behavior in Central Panama. — *Ann. Missouri Bot. Garden* **56**: 295–307.
- Cruden, R.W. (1972): Pollination in high-elevation ecosystems: relative effectiveness of birds and bees. — *Science* **176**: 1438–1440.
- Dathe, H. (1980): Die Arten der Gattung *Hylaeus* F. in Europa. (Hymenoptera: Apoidea, Colletidae). — *Mitt. Zool. Mus. Berlin* **56** (2): 207–294.
- Delpino, F. (1868 ff.): Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. I–II. — *Atti. Soc. Ital. Sci. Nat. Milano*: 11–12.
- Dersch, G. (1969): Über das Vorkommen von diploidem Wiesenschaumkraut (*Cardamine pratensis* L.) in Mitteleuropa. — *Ber. Dt. Bot. Ges.* **82**: 201–207.
- Dierschke, H. (1972): Zur Aufnahme und Darstellung phänologischer Erscheinungen in Pflanzengesellschaften. — In: E.v.d. Maarel & R. Tüxen (Ed.): *Grundlagen und Methoden in der Pflanzensoziologie*. — *Ber. Int. Symp. Int. Vereinig. Vegetationsk. Rinteln 1970*: 291–311, Den Haag.
- (1974): Saumgesellschaften im Vegetations- und Standortgefälle an Waldrändern. — *Scripta Geobot.* **6**, Göttingen, 246pp.
- (1982): *Teucro scorodoniae-Geranietum sanguinei*, a new saum association of the *Trifolio-Geranietea* in Ireland. — *J. Life Sci.* **3**: 175–179, Dublin.
- Dylewska, M. (1975): The distribution of the species of the genus *Bombus* Latr. in Poland. — *Acta Zool. Cracov.* **2**: 259–278.
- Ebmer, A.W. (1969): Die Bienen des Genus *Halictus* Latr. s. l. im Großraum von Linz (Hymenoptera, Apidae). — *Naturk. Jahrb. d. Stadt Linz*: 133–183.
- (1970): Die Bienen des Genus *Halictus* Latr. s. l. im Großraum von Linz (Hymenoptera, Apidae). Teil II. — *Naturk. Jahrb. Stadt Linz*: 19–82.
- (1971): Die Bienen des Genus *Halictus* Latr. s. l. im Großraum von Linz (Hymenoptera, Apidae). Teil III. — *Naturk. Jahrb. Stadt Linz*: 63–156.
- (1973): Die Bienen des Genus *Halictus* Latr. s. l. im Großraum von Linz (Hymenoptera, Apidae). Nachtrag und zweiter Anhang. — *Naturk. Jahrb. Stadt Linz*: 123–158.
- (1976): Liste der Mitteleuropäischen *Halictus*- und *Lasioglossum*-Arten. — *Linzer Biol. Beitr.* **8** (2): 393–405.

- Ehrendorfer, F. (1962a): Cytotaxonomische Beiträge zur Genese der mitteleuropäischen Flora und Vegetation. — Ber. Dt. Bot. Ges. 75 (5): 137–152.
- (1962b): Beiträge zur Phylogenie der Gattung *Knautia* (Dipsacaceae), I. Cytologische Grundlagen und allgemeine Hinweise. — Österr. Bot. Z. 109: 276–343.
- (1970): Mediterran-mitteleuropäische Florenbeziehungen im Lichte cytotaxonomischer Befunde. — Feddes Repert. 81 (1–5): 3–32.
- Ehrlich, P.R. et al. (1975): Checkerspot butterfly: a historical perspective. — Science 188: 221–228.
- Eickwort, G.L. & Ginsberg, H.S. (1980): Foraging and mating behaviour in Apoidea. — Ann. Rev. Entomol. 25: 421–446.
- Eitschberger, U. & Steininger, H. (1980): Neugruppierung und Einteilung der Wanderfalter für den europäischen Bereich. — Atalanta 11 (4): 254–261.
- Ellenberg, H. (1956a): Wuchsklimakarte von Südwestdeutschland 1 : 200.000, nördlicher und südlicher Teil. — Stuttgart.
- (1956b): Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. — Einführung in die Phytologie IV (1), Stuttgart, 136pp.
- (1974): Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. — 2. Aufl. Scripta Geobot. 9, Göttingen, 122pp.
- Enslin, E. (1952): Alpine Hymenopterenfunde aus dem Allgäu. — Nachr. Bayer. Entomol. 1 (4): 31.
- Faegri, K. & v.d. Pijl, L. (1979): The principles of pollination ecology. — 3rd ed., New York, 244pp.
- Ford, E.B. & Ford, H.D. (1930): Fluctuations in numbers and its influence on variation in *Melitaea aurinia* Rott. (Lepidoptera). — Trans. Entomol. Soc. London 78: 345–351.
- Forster, W. & Wohlfahrt, T.A. (1955): Die Schmetterlinge Mitteleuropas. — Stuttgart, 202pp.
- Frankie, G.W., Baker, H.G. & Opler, P.A. (1974): Tropical plant phenologie: application for studies in community ecology. — In: J. Jacobs et al. (Ed.): Ecological studies. Analysis and Synthesis 8: 287–296, New York, Heidelberg, Berlin.
- Free, J.B. & Butler, C.G. (1959): Bumblebees. — London, 208pp.
- Friese, H. (1883): Beitrag zur Hymenopterenfauna des Saaletales. — Z. Ges. Naturwiss.: 185–218.
- (1895ff.): Die Bienen Europas. — 6 Bde., Berlin, Innsbruck.
- (1923): Die europäischen Bienen. — Berlin, Leipzig, 466pp.
- (1926): Die Bienen, Grab- und Wegwespen. — In: Schröder, C. (Ed.): Die Insekten Mitteleuropas, insbesondere Deutschlands. Hymenopteren, Teil 1. — Stuttgart, 192pp.
- Füllekrug, E. (1967): Phänologische Diagramme aus einem Melico-Fagetum. — Mitt. Flor.-Soziol. Arbeitsgem. N.F. 11/12: 142–158, Todenmann/Rinteln.
- (1969): Phänologische Diagramme von Glatthaferwiesen und Halbtrockenrasen. — Mitt. Flor.-Soziol. Arbeitsgem. N.F. 14: 255–273, Todenmann/Rinteln.
- Furrer, E. (1914): Vegetationsstudien im Bormiesischen. — Mitt. Bot. Mus. Univ. Zürich 68: 1–78, Zürich.
- Gams, H. (1956): Die *Tragacantha*-Igelheiden der Gebirge um das Kaspische, Schwarze und Mittelländische Meer. — Veröff. Geobot. Inst. Rübel 31: 217–243, Zürich.
- Gauckler, K. (1962): Regensburger Sandbiene, Regensburger Heufalter und Regensburger Geißklee in ihrem süddeutschen Lebensraum. — Denkschr. Regensburg. Bot. Ges. 25, N.F. 19: 26–34.
- Gauss, R. (1967): Verzeichnis der im badischen Gebiet bekanntgewordenen aculeaten Hautflügler und Goldwespen (Hymenoptera) sowie von styloptisierten Arten. — Mitt. Bad. Landesvereins Naturk. N.F. 9 (3): 529–587.
- Geol. Landesamt Bad.-Württ. (Ed.) (1957–1959): Geologische Exkursionskarte des Kaiserstuhls 1 : 25000. — Dazu: Erläuterungen. — Freiburg i.Br.
- Gilbert, L.E. (1972): Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* butterfly. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA 69: 1403–1407.
- Gilbert, L.E. & Singer, M.C. (1973): Dispersal and gene flow in a butterfly species. — Amer. Naturalist 107: 58–72.
- Gluch, W. (1970): Wuchsformstudien an zentraleuropäischen Fabaceen. IV. Die Stauden der Gattungen *Lathyrus* L. und *Vicia* L. — Feddes Repert. 81 (1–5): 539–575.

- Graenicher, S. (1909): Wisconsin flowers and their pollination. — Bull. Wisconsin Nat. Hist. Soc. 7: 9–77.
- Grant, V. (1955): Cross-fertilization. — *Encycl. Amer.* 8: 230–234.
- Haeseler, V. (1972): Anthropogene Biotope (Kahlschlag, Kiesgrube, Stadtgärten) als Refugien für Insekten, untersucht am Beispiel der Hymenoptera Aculeata. — *Zool. Jahrb. Syst.* 99: 133–212.
- (1974): Aculeate Hymenopteren über Nord- und Ostsee nach Untersuchungen auf Feuerschiffen. — *Entomol. Scand.* 5: 123–136.
- (1976): Zur Aculeatenfauna der Nordfriesischen Insel Amrum — (Hymenoptera). — *Schr. Naturwiss. Vereins Schleswig-Holstein* 46: 59–78.
- (1978a): Zur Fauna der aculeaten Hymenopteren der Nordseeinsel Mellum. Ein Beitrag zur Besiedlung küstennaher Inseln. — *Zool. Jahrb. Syst.* 105: 368–385.
- (1978b): Zum Auftreten aculeater Hymenopteren in gestörten Hochmoorresten des Fintlandmoores bei Oldenburg. — *Drosera* 2: 57–76.
- Hamann, H.H.F. & Koller, F. (1956): Die Wildbienen der Linzer Umgebung und ihre Flugpflanzen. — *Naturk. Jahrb. Stadt Linz*: 327–361.
- Heinrich, B. (1972): Energetics of temperature regulation and foraging in a bumblebee, *Bombus terricola* Kirby. — *J. Comp. Physiol.* 77: 49–64.
- (1975a): Energetics of pollination. — *Annual Rev. Ecol. Syst.* 6: 139–170.
- (1975b): Bee flowers: a hypothesis on flower variety and blooming times. — *Evolution* 29 (2): 325–334.
- (1976a): Flowering phenologies: bog, woodland, and disturbed habitats. — *Ecology* 57: 890–899.
- (1976b): Resource partitioning among some eusocial insects: bumblebees. — *Ecology* 57: 874–889.
- (1976c): The foraging specialisation of individual bumblebees. — *Ecol. Monogr.* 46 (2): 105–128.
- Heinrich, B. & Raven, P.H. (1972): Energetics and pollination ecology. — *Science* 176: 597–602.
- Heithaus, E.R. (1974): The role of plant-pollinator interactions in determining community structure. — *Ann. Missouri Bot. Garden* 61 (3): 675–691.
- (1979): Community structure of neotropical flower visiting bees and wasps: diversity and phenology. — *Ecology* 60 (1): 190–202.
- Hess, H.E., Landolt, E. & Hirzel, R. (1977): Flora der Schweiz. — Bd. 2: Nymphaeaceae-Primulaceae. — Basel, Stuttgart, 956pp.
- Heywood, V.H. (1978): Flowering plants of the world. — Oxford, 335pp.
- Higgins, L.G. (1975): The classification of European Butterflies. — London, 320pp.
- Higgins, L.G. & Riley, N.D. (1978): Die Tagfalter Europas und Nordwestafrikas. — Hamburg, Berlin, 377pp.
- Hildebrand, F. (1867): Die Geschlechterverteilung bei den Pflanzen. — Leipzig.
- Himmer, A. (1933): Die Nestwärme bei *Bombus agrorum* (Fabr.). — *Biol. Zentralbl.* 53: 270–276.
- Hocking, B. (1968): Insect-flower associations in the high Arctic with special reference to nectar. — *Oikos* 19: 359–388.
- Hodges, C.M. & Wolf, L.L. (1981): Optimal foraging in bumblebees: Why is nectar left behind in flowers? — *Behav. Ecol. Sociobiol.* 9: 41–44.
- Hoffmann, K. (1978): Thermoregulation bei Insekten. — *Biologie in unserer Zeit* 1: 17–26.
- Horowitz, A. (1976): Edaphic factors and flower colour distribution in the Anemoneae (Ranunculaceae). — *Plant. Syst. Evol.* 126: 239–242.
- Illies, J. (1971): Einführung in die Tiergeographie. — Stuttgart, 91pp.
- 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.
- Jäger, E.J. (1970): Charakteristische Typen mediterran-mitteleuropäischer Pflanzenareale. — *Feddes Repert.* 81 (1–5): 67–92.
- Jalas, J. & Kaleva, K. (1970): Supraspezifische Gliederung und Verbreitungstypen in der Gattung *Thymus* L. (Labiatae). — *Feddes Repert.* 81 (1–5): 93–106.
- Kevan, P.G. (1970): High arctic insect-flower relations: The inter-relationships of arthropods and flowers at Lake Hazen, Ellesmere Island, Northwest Territories, Canada. — Unpubl.

- Ph. D. Thesis, Dep. of Entomol., Univ. of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada. (zit. nach Kevan 1972).
- (1972): Insect pollination of high Arctic flowers. — *J. Ecol.* 60: 831–848.
 - (1975): Sun-tracking solar furnaces in High Arctic flowers: significance for pollen and insects. — *Science* 189: 723–726.
- Kirchner, O.v. (1911): Blumen und Insekten. — Leipzig, 436pp.
- Klein, W. (1981): Quantitative Untersuchungen zur Farbenpräferenz blütenbesuchender Insekten (Apoidea, Syrphidae) in einem Halbtrockenrasen im Kaiserstuhl. — Staatsexamensarb. Univ. Freiburg, 90pp.
- Klug, O. (1965): Die Hymenopteren am Tuniberg, im Mooswald und Rieselfeld; eine vergleichend faunistisch-ökologische Untersuchung dreier extremer Biotope des südlichen Oberrheintales. — *Ber. Naturforsch. Ges. Freiburg i.Br.* 55: 5–225.
- Knuth, P. (1898ff.): Handbuch der Blütenökologie I–III. — Leipzig.
- Koch, M. (1966): Wir bestimmen Schmetterlinge. — Bd. 1–4, Neudamm u.a.
- Kostrowicki, A.S. (1969): Geography of the palaearctic Papilionoidea (Lepidoptera). — Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Krakau, 380pp.
- Kratochwil, A. (1978): Die Anpassung des Entwicklungszyklus von *Araschnia levana* L. (Nymphalidae, Lepidoptera) an zeitlich und räumlich verschiedene Umweltbedingungen. — Dipl. Arb. Univ. Freiburg; 125pp.
- (1980): Die Anpassung der Generationenfolge von *Araschnia levana* L. (Lepidoptera, Nymphalidae) an den jahreszeitlichen Witterungsverlauf. — *Verh. Ges. Ökol. Freising-Weißenstephan* 1979, 7: 395–401.
 - (1983a): Blumen-Insekten-Gemeinschaften eines nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasens im Kaiserstuhl: Aspekte der Co-Phänologie, der Biogeographie und der Co-Evolution. Ein Beitrag zur Blütenökologie auf pflanzensoziologischer Grundlage. — Diss. Univ. Freiburg i.Br., 597pp.
 - (1983b): Zur Phänologie von pflanzen- und blütenbesuchenden Insekten (Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera, Coleoptera) eines versauerten Halbtrockenrasens im Kaiserstuhl (Südbaden) — ein Beitrag zur Erhaltung brachliegender Wiesen als Lizenz-Biotope gefährdeter Tierarten. — *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspf. Bad.-Württ.* 34: 57–108. Karlsruhe.
 - (im Druck): Beobachtungen zur Blütenbesucher-Gemeinschaft (Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera, Coleoptera) eines aufgelassenen Halbtrockenrasens im Kaiserstuhl (Südbaden) — ein Beitrag zur Bedeutung brachliegender Wiesen für den Naturschutz. — Tagungsbd. Europ. Entomol. Kongr. Kiel 1982.
 - (à paraître): Quelques observations sur la phénologie des plantes à fleurs et des insectes butinants dans un mesobrometum avec des espèces d'ourlets au Kaiserstuhl (Allemagne). — In: J.-M. Géhu, (Ed.): *Colloques Phytosoc.* 11. Strasbourg 1982.
- Krause, W. (1940): Untersuchungen über die Ausbreitungsfähigkeit der Niedrigen Segge (*Carex humilis*) in Mitteldeutschland. — *Planta* 31: 91–168.
- Krogerus, R. (1932): Über die Ökologie und Verbreitung der Arthropoden der Triebsandgebiete an den Küsten Finnlands. — *Acta Zool. Fenn.* 12: 1–308.
- Kugler, H. (1970): Einführung in die Blütenökologie. — 2. Aufl., Stuttgart, 345pp.
- Lack, A.J. (1982): The ecology of flowers of chalk grassland and their insect pollinators. — *J. Ecol.* 70: 773–790.
- Landolt, E. (1970): Mitteleuropäische Wiesenpflanzen als hybridogene Abkömmlinge von mittel- und südeuropäischen Gebirgssippen und submediterranen Sippen. — *Feddes Repert.* 81 (1–5): 61–66.
- Lane, C. (1962): Notes on the Common Blue (*Polyommatus icarus*) egg laying and feeding on the cyanogenic strains of the Bird's foot Trefoil (*Lotus corniculatus*). — *Entomologist* 13: 112–116.
- Lang, G. (1970): Florengeschichte und mediterran-mitteleuropäische Florenbeziehungen. — *Feddes Repert.* 81 (1–5): 315–335.
- Lattin, G.de (1957): Die Ausbreitungszentren der holarktischen Landtierwelt. — *Verh. Dt. Zool. Ges. Hamburg* 1956: 380–410.
- (1967): Grundriß der Zoogeographie. — Jena, 602pp.
- Lederer, G. (1939): Zur Fortpflanzungsbiologie (Paarung) der *Gonepteryx*-Arten (Lep.). — *Verh. 7. Int. Kongr. Entomol.* 2: 808–813.

- Leininger, H. (1924): Hymenopterologische Beiträge zur Fauna Badens. — Mitt. Bad. Entomol. Vereins 1: 64–67, 116–123.
- (1951): Über Bienen, Grab-, Weg-, Faltenwespen und Ameisen aus dem badischen Oberrheingebiet. — Beitr. Naturk. Forsch. Südwestdeutschl. 10: 113–136.
- Levin, D.A. & Kerster, H.W. (1967): Natural selection for reproductive isolation in *Phlox*. — *Evolution* 21: 679–687.
- Levin, D.A. & Schaal, B.A. (1970): Corolla color as an inhibitor of interspecific hybridization in *Phlox*. — *Amer. Naturalist* 104: 273–283.
- Linsley, E.G. (1958): The ecology of solitary bees. — *Hildegardia* 27: 543–599.
- Loew, E. (1884): Beobachtungen über den Besuch von Insekten an Freilandpflanzen der Botanischen Gärten zu Berlin. — *Jahrb. Bot. Garten Berlin* 3: 69–118, 253–296.
- Løken, A. (1973): Studies on Scandinavian bumblebees (Hymenoptera, Apidae). — *Norsk. Entomol. Tidskr.* 20: 1–218.
- Macior, L.W. (1970): The pollination ecology of *Pedicularis* in Colorado. — *Amer. J. Bot.* 57: 716–728.
- (1971): Co-evolution of plants and animals — systematic insights from plant-insect interactions. — *Taxon* 20 (1): 17–28.
- (1973): The pollination ecology of *Pedicularis* on Mount Rainier. — *Amer. J. Bot.* 60: 863–871.
- (1974): Behavioral aspects of coadaptations between flowers and insect pollinators. — *Ann. Missouri Bot. Garden* 61 (3): 760–769.
- (1975): The pollination ecology of *Pedicularis* (Scrophulariaceae) in the Yukon Territory. — *Amer. J. Bot.* 62: 1065–1072.
- (1977): Phenological and behavioral coadaptations of flowers and their native social insect pollinators. — *Proc. 8th Int. Congr. Int. Union Study of Social Insects*: 158–159, Wageningen.
- Magnus, D. (1950): Beobachtung zur Balz und Eiablage des Kaisermantels *Argynnis paphia* L. (Lep. Nymphalidae). — *Z. Tierpsychol.* 7 (3): 435–449.
- (1954): Methodik und Ergebnisse einer Populationsmarkierung des Kaisermantels. — *Dt. Entomol. Tag.* 1953: 187–197.
- Malicky, H. (1969): Versuch einer Analyse der ökologischen Beziehungen zwischen Lycaeniden (Lepidoptera) und Formiciden (Hymenoptera). — *Tijdschr. Entomol.* 112: 213–298.
- (1970): Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Lebensraum, Wirtspflanze, Überwinterungsstadium, Einwanderungsalter und Herkunft mitteleuropäischer Lycaenidae. — *Entomol. Abh. Mus. Tierk. Dresden* 36: 341–360.
- Malyshev, S.I. (1936): The nesting habits of solitary bees. A comparative study. — *Eos* 11: 201–309.
- Merxmüller, H. (1975): Diploide Hieracien. — *An. Inst. Bot. Cavanilles* 32 (2): 189–196.
- Meusel, H. (1940): Die Grasheiden Mitteleuropas. Versuch einer vergleichend pflanzengeographischen Gliederung. — *Bot. Arch.* 41: 357–519.
- (1943): Vergleichende Arealkunde. — 2 Bde., Berlin, 466 + 92pp. + Karten.
- Meusel, H., Jäger, E. & Weinert, E. (1965ff.): Vergleichende Chorologie der zentralen europäischen Flora. — 2 Bde., Jena.
- Michener, C.D. (1940): The distributional history of North American bees. — *Proc. 6th Pacific Sci. Congr.* 4: 297–303.
- (1954): Bees of Panamá. *Amer. Mus. Nat. Hist. Bull.* 104: 1–176.
- Michener, C.D. & Rettenmeyer, C.W. (1956): The ethology of *Andrena erythronii* with comparative data of other species (Hymenoptera, Andrenidae). — *Univ. Kansas Sci. Bull.* 37: 645–684.
- Móczár, L. (1948): Die Seehöhe und die ökologischen Gesichtspunkte in der Bezeichnung zoogeographischer Gebietseinheiten. — *Fragm. Faun. Hung.* 11: 85–89.
- Moldenke, A.R. (1975): Niche specialization and species diversity along an altitudinal transect in California. — *Oecologia* 21: 219–242.
- (1976a): California pollinator ecology and vegetation types. — *Phytologia* 34: 304–361.
- (1976b): Evolutionary history and diversity of the bee faunas of Chile and Pacific North America. — *Wassman J. Biol.* 34: 147–178.
- Mooney, H.A., Parsons, D.J. & Kumonerow, J. (1973): Plant phenological development in

- Mediterranean environments. — In: H. Lieth (Ed.): Phenology and seasonal modeling. — Ecol. Studies 8: 255–267, Berlin.
- Moor, M. (1958): Pflanzengesellschaften schweizerischer Flußauern. — Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchswesen 34 (4): 221–359.
- Morse, D.H. (1977): Estimating proboscis length from wing length in bumblebees (*Bombus* spp.). — Ann. Entomol. Soc. Amer. 70 (3): 311–315.
- Mosquin, T. (1971): Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time. — Oikos 22: 398–402.
- Mühlenberg, M. (1982): Artenverlust — trotz ökologischer Planung. — Natur u. Landschaft 57 (9): 295–296.
- Müller, H. (1873): Die Befruchtung der Blumen durch Insekten. — Leipzig, 478pp.
- (1881): Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten. — Leipzig, 611pp.
- Nielsen, E.T. (1933): Sur les habitudes des Hyménoptères aculéates solitaires. — Entomol. Medd. 18: 259–348.
- Nimis, P. (1977): Die Frühlingsblüte im Buchenwald in Beziehung zur Hummelbestäubung. — In: R. Tüxen (Ed.): Vegetation und Fauna. — Ber. Int. Symp. Int. Vereinig. Vegetationsk. Rinteln 1976: 209–217, Vaduz.
- Oberdorfer, E. (1978): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil II. — 2. Aufl., Jena, 355pp.
- (1979): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. — 4. Aufl., Stuttgart, 997pp.
- Oshaki, N. (1979): Comparative population studies of three *Pieris* butterflies: *P. rapae*, *P. melete* and *P. napi*, living in the same area. I. Ecological requirements for habitat resources in the adults. — Res. Pop. Ecol. 20: 278–296.
- (1980): Comparative population studies of three *Pieris* butterflies: *P. rapae*, *P. melete*, *P. napi*, living in the same area. II. Utilization of patchy habitats by adults through migratory and non-migratory movements. — Res. Pop. Ecol. 22: 163–183.
- Paulus, H.F. (1978): Co-Evolution zwischen Blüten und ihren tierischen Bestäubern. — Sonderbd. Naturwiss. Vereinigung Hamburg 2: 51–81, Hamburg.
- Peters, D.S. (1960): Über den Begriff der Synanthropie. — Z. Angew. Zool. 47: 35–42.
- (1977): Systematik und Zoogeographie der westpaläarktischen Arten von *Osmia* Panzer 1806 s. str., *Monosmia* Tkalců 1974 und *Orientosmia* n. subgen. (Insecta: Hymenoptera: Megachilidae). — Senckenberg. Biol. 58 (5/6): 287–346, Frankfurt.
- Pielou, E.C. (1972): Niche width and niche overlap: a method for measuring them. — Ecology 53: 687–692.
- Pittioni, B. & Schmidt, R. (1942): Die Bienen des südöstlichen Niederdonau. I. — Niederdonau/Natur u. Kultur 19: 1–69.
- (1943): Die Bienen des südöstlichen Niederdonau. II. — Niederdonau/Natur u. Kultur 24: 3–83.
- Pleasants, J.M. (1980): Competition for bumblebee pollinators in Rocky Mountain plant communities. — Ecology 61: 1446–1459.
- Podlech, D. (1975): Revision der Sektion *Caraganella* Bge. der Gattung *Astragalus*. — Mitt. Bot. Staatssamml. München 12: 153–165.
- Pojar, J. (1974): Reproductive dynamics of four plant communities of southwestern British Columbia. — Canad. J. Bot. 52: 1819–1834.
- Pollard, E. et al. (1975): A method of assessing the abundance of butterflies in Monks Wood National Nature Reserve in 1973. — Entomol. Gaz. 26: 79–88.
- Povolny, D. (1962): Versuch einer Klärung des Begriffs der Synanthropie von Tieren. — Folia Zool. 25: 105–112.
- (1963): Einige Erwägungen über die Beziehungen zwischen den Begriffen „synanthrop“ und „Kulturfolger“. — Beitr. Entomol. 13: 439–444.
- Preston, F.W. (1949): The commonness and rarity of species. — Ecology 29: 254–283.
- Preuss, G. (1980): Voraussetzungen und Möglichkeiten für Hilfsmaßnahmen zur Erhaltung und Förderung von Stechimmen (Hymenoptera aculeata) in der Bundesrepublik Deutschland. — Natur u. Landschaft 55 (1): 20–26.
- Price, P.W. (1975): Insect ecology. — New York, 514pp.
- Proctor, M. & Yeo, P. (1975): The pollination of flowers. — London, 418pp.
- Ranta, E. (1981): Structure of bumblebee communities in Northern Europe. — Helsinki, 8pp.

- (1982): Species structure of North European bumblebee communities. – *Oikos* 38: 202–209.
- Ranta, E. & Lundberg, H. (1980): Resource partitioning in bumblebees: the significance of differences in proboscis length. – *Oikos* 35: 298–302.
- Rapp, O. (1938): Die Bienen Thüringens unter besonderer Berücksichtigung der faunistisch-ökologischen Geographie. – *Mus. f. Naturkunde, Erfurt*, 170pp.
- Reader, J. (1975): Competitive relationships of some bog ericads for major insect pollinators. – *Canad. J. Bot.* 53: 1300–1305.
- Rechinger, K.H. (1951): Grundzüge der Pflanzenverbreitung im Iran. – *Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien* 92: 181–188.
- Reinig, W.F. (1970): Ökologische Studien an mittel- und südosteuropäischen Hummeln. – *Mitt. Münchner Entomol. Ges.* 59: 1–89.
- Reiss, H. & Tremewan, W.G. (1967): A systematic catalogue of the Genus *Zygaena* Fabricius (Lepidoptera: Zygaenidae). – Den Haag, 329pp.
- Robertson, C. (1895): The philosophy of flower seasons and the phaenological relations of the entomophilous flora and the anthophilous insect fauna. – *Amer. Naturalist* 29: 97–117.
- (1899): Flower visits of oligolectic bees. – *Bot. Gaz.* 28: 215.
- (1922): Synopsis of Panurgidae (Hymenoptera). – *Psyche* 29: 159–173.
- (1924): Phenology of entomophilous flowers. – *Ecology* 5: 393–407.
- (1925): Heterotropic bees. – *Ecology* 6: 412–436.
- Rochow, M.v. (1948): Die Vegetation des Kaiserstuhls. Pflanzensoziologische Gebietsmonographie mit einer Karte der Pflanzengesellschaften im Maßstab 1 : 25.000. – *Diss. Freiburg i.Br.*, 255pp.
- (1951): Die Pflanzengesellschaften des Kaiserstuhls. – *Pflanzensoziologie* 8, Jena, 140pp.
- Rühl, D. (1978): Untersuchungen an Hymenopteren eines naturnahen Lebensraumes, einer Brachfläche sowie je eines alternativ und konventionell bewirtschafteten Obstgutes (Hymenoptera: Symphyta, Aculeata). – *Inst. f. Landwirtsch. Zool. u. Bienenk.* 4: 1–220.
- Rytz, W. (1936): Systematische, ökologische und geographische Probleme bei den Brassicaceen. – *Ber. Schweizer Bot. Ges.* 46: 517–544.
- Schäfer, M. (1980): Interspezifische Konkurrenz – ihre Bedeutung für die Einnischung von Arthropoden. – *Mitt. Dt. Ges. Allg. Angew. Entomol.* 2: 11–19.
- Schemske, D.W. et al. (1978): Flowering ecology of some spring woodland herbs. – *Ecology* 59 (2): 351–366.
- Schmidt, K. (1966): Einige Hymenopteren vom Spitzberg und aus der näheren Umgebung von Tübingen. – In: *Der Spitzberg bei Tübingen, Natur- und Landschaftsschutzgeb. Bad.-Württ.* 3: 931–945.
- (1979): Materialien zur Aufstellung einer Roten Liste der Sphecidae (Grabwespen) Baden-Württembergs. I. Philanthinae und Nyssoninae. – *Veröff. Naturschutz Landschaftspfl. Bad.-Württ.* 49/50: 271–369.
- (1980): Idem. II. Crabronini. – *Veröff. Naturschutz Landschaftspfl. Bad.-Württ.* 51/52: 309–398.
- (1981): Idem. III. Oxybelini, Larrinae (außer Trypoxylon), Astatinae, Sphecinae und Ampulicinae. – *Veröff. Naturschutz Landschaftspfl. Bad.-Württ.* 53/54: 155–234.
- Schmiedeknecht, O. (1930): Die Hymenopteren Nord- und Mitteleuropas. – Jena, 1062pp.
- Schmithüsen, J. (1968): Allgemeine Vegetationsgeographie. – 3. Aufl., Berlin, 463pp.
- Schremmer, F. (1941a): Sinnesphysiologie und Blumenbesuch des Falters *Plusia gamma* L. – *Zool. Jahrb. Syst.* 74: 375–434.
- (1941b): Eine Bauchsammlerbiene (*Megachile circumcincta*) als Zerstörererin der Blüten von *Salvia glutinosa*. – *Zool. Anz.* 133: 230–232.
- Schwammberger, K.-H. (1969): Interessante Bienenfunde aus Südwestdeutschland (Hymenoptera Apoidea). – *Veröff. Naturschutz Landschaftspfl. Bad.-Württ.* 37: 213–220.
- Settele, L. (1973): Die Großschmetterlinge vom Kaiserstuhl und der näheren Umgebung. – *Mitt. Entomol. Ges. Basel N.F.* 23 (2): 29–74.
- Sladen, F.W.L. (1912): The humble-bee, its life history and how to domesticate it. – London, 283pp.
- Sonntag, G. (1981): Ökoethologische Untersuchungen zur Sexualbiologie des Schachbrett-

- falters (*Agapetes galathea* L.) unter besonderer Berücksichtigung thermobiologischer Aspekte. — *Z. Tierpsychol.* 56: 169–186.
- Sprengel, C.K. (1783): Das entdeckte Geheimnis der Natur in Bau und Befruchtung der Blüten. — Berlin.
- Stebbins, G.L. (1957): Self-fertilization and population variability in higher plants. — *Amer. Naturalist* 91: 337–354.
- (1958): Longevity, habitat and release of genetic variability in higher plants. — *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 23: 365–378.
- Steffny, H. (1982): Biotopansprüche, Biotopbindung und Populationsstudien an tagfliegenden Schmetterlingen am Schönberg bei Freiburg. — *Dipl. Arb. Univ. Freiburg i.Br.*, 180pp.
- Stiles, F.G. (1975): Ecology, flowering phenology, and humming bird pollination of some Costa Rica Heliconia. — *Ecology* 56: 285–302.
- Stober, W.K. (1927): Ernährungsphysiologische Untersuchungen an Lepidopteren. — *Z. Tierphysiol.* 6: 530–565.
- Stoekherth, F.K. (1933): Die Bienen Frankens (Hym. Apid.). Eine ökologisch-tiergeographische Untersuchung. — *Beih. Dt. Entomol. Z.* 1932: 1–294.
- (1954): Fauna Apoideorum Germaniae. — *Abh. Bayer. Akad. Wiss.* 65: 1–87.
- Strie, B. (1980): Die Zusammensetzung der Pollenhörschen verschiedener Hummelarten im Kaiserstuhl. — *Staatsexamensarb. Univ. Freiburg i.Br.*, 104pp.
- Strohm, K. (1924): Beitrag zur Kenntnis der Bienenfauna von Baden. — *Mitt. Bad. Entomol. Vereins Freiburg i.Br.* 1: 123–137.
- (1925): Insekten der badischen Fauna. — *Mitt. Bad. Entomol. Vereins Freiburg i.Br.* 1: 204–220.
- (1933): Die Insekten. Tiergeographische Charakterisierung des Kaiserstuhls. — In: *Bad. Landesver. Naturk. (Ed.): Der Kaiserstuhl*: 285–366, 384–402, Freiburg i.Br.
- Takhtajan, A. (1973): Evolution und Ausbreitung der Blütenpflanzen. — *Stuttgart*, 189pp.
- Teräs, J. (1976): Flowers visits of bumblebees, *Bombus Latr.* (Hymenoptera, Apidae), during one summer. — *Ann. Zool. Fenn.* 13: 200–232.
- Tinbergen, L. (1960): The natural control of insects in pinewood. I. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. — *Arch. Neerl. Zool.* 13: 265–336.
- Tischler, W. (1955): Synökologie der Landtiere. — *Stuttgart*, 414pp.
- (1973): Ecology of arthropod fauna in man-made habitats: the problem of synanthropy. — *Zool. Anz.* 191 (3/4): 157–161.
- Trenkle, H. (1982): Das Klima. — In: *Landkreis Breisgau-Hochschwarzwald (Ed.): Breisgau-Hochschwarzwald — Land vom Rhein über den Schwarzwald zur Baar*: 61–72, Freiburg.
- Tüxen, R. (1974): Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. — 2. Aufl., Lief. 1, Lehre, 207pp.
- Urbanska, K. (1982): Polymorphism of cyanogenesis in *Lotus alpinus* from Switzerland. I. Small scale variability in phenotypic frequencies upon acidic silicate and carbonate. — *Ber. Geobot. Inst. Rübel* 49: 35–55, Zürich.
- Urbanska-Worytkiewicz, K., Schwank, O. & Fossati, A. (1979): Variation within *Lotus corniculatus* L. s.l. from Switzerland. II. Reproductive behaviour of *Lotus alpinus* (DC) Schleicher. — *Ber. Geobot. Inst. Rübel* 46: 62–85, Zürich.
- Vielmetter, W. (1958): Physiologie des Verhaltens zur Sonnenstrahlung bei dem Tagfalter *Argynnis paphia*: Untersuchungen im Freiland. — *J. Insect Physiol.* 3: 13–17.
- Vogel, S. (1966): Parfümsammelnde Bienen als Bestäuber von Orchideen und Gloxinia. — *Österr. Bot. Z.* 113: 302–361.
- (1969): Flowers offering fatty oil instead of nectar. — *Abstr. XIth Int. Bot. Congr.*: 229.
- (1974): Ölblumen und ölsammelnde Bienen. — *Trop. Sub-Trop. Pflanzenw.* 7: 283–547.
- (1976): *Lysimachia*: Ölblumen der Holarktis. — *Naturwiss.* 63: 44–45.
- Wagenitz, G. (1981): Orchideen und Compositen, Vergleich zweier Familien und Evolutionsstrategien. — *Ber. Dt. Bot. Ges.* 94: 229–247.
- Walter, H. & Lieth, H. (1960): Klimadiagramm Weltatlas. — *Jena*.
- Walter, H. & Straka, H. (1970): Arealkunde. — *Einführung in die Phytologie III* (2), 2. Aufl., *Stuttgart*, 478pp.
- Warncke, K. (1981): Die Bienen des Klagenfurter Beckens (Hymenoptera, Apidae). — *Carinthia II*, 171 (91): 275–348.

- Warnecke, G. (1927): Gibt es xerothermische Relikte unter den Makrolepidopteren des Oberrheingebietes von Basel bis Mainz? — Arch. Insektenk. Oberrhein Gebiet u. angrenz. Länder 2 (3): 81–119.
- Waser, N.M. (1978a): Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. — *Oecologia* (Berlin) 36: 223–236.
- (1978b): Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers. — *Ecology* 59: 934–944.
- Weitzel, M. (1978a): Eignen sich Schmetterlinge als Indikatoren für langfristige Umweltveränderungen? — In: H. Bick & D. Neumann: Tiere als Bioindikatoren für Umweltbelastungen. — *Decheniana Beih.* 26: 178–185, Bonn.
- Westrich, P. (1980): Die Stechimmen (Hymenoptera, Aculeata) des Tübinger Gebiets mit besonderer Berücksichtigung des Spitzbergs. — *Veröff. Naturschutz Landschaftspfl. Bad.-Württ.* 51/52: 601–680.
- (1983): Die Bienen Baden-Württembergs I. Megachilidae (Hymenoptera: Apoidea). — *Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. A.* 363: 1–50.
- Wiklund, C. (1977): Oviposition, feeding and spatial separation of breeding and foraging habitats in a population of *Leptidea sinapis* (Lepidoptera). — *Oikos* 28: 56–58.
- Wilmanns, O. (1975): Junge Änderungen der Kaiserstühler Halbtrockenrasen. — In: Vortr. Tagung „Umweltforschung“ Univ. Hohenheim: 15–22, Stuttgart-Hohenheim.
- (1977): Vegetation. — In: O. Wilmanns et al.: Der Kaiserstuhl. Gesteine und Pflanzenwelt. Natur- u. Landschaftsschutzgeb. Bad. Württ. 8: 80–215, 2. Aufl., Karlsruhe.
- (1978): Ökologische Pflanzensoziologie. — 2. Aufl., Heidelberg, 351pp.
- Wilmanns, O. & Kratochwil, A. (1983): Naturschutz-bezogene Grundlagen-Untersuchungen im Kaiserstuhl. — *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspfl. Bad.-Württ.* 34: 39–56, Karlsruhe.
- Wilson, D.S. (1975): The adequacy of body size as a niche difference. — *Amer. Naturalist* 109: 769–784.
- Wimmenauer, W. (1977): Gesteine und Minerale. — In: O. Wilmanns et al.: Der Kaiserstuhl. Gesteine und Pflanzenwelt. Natur- u. Landschaftsschutzgeb. Bad.-Württ. 8: 33–71, 2. Aufl., Karlsruhe.
- Witschel, M. (1980): Xerothermvegetation und dealpine Vegetationskomplexe in Südbaden. — *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspfl. Bad.-Württ.* 17, Karlsruhe, 212pp.
- Wolf, A. (1983): Transekt-Untersuchungen zum Blütenbesuch von Hummelarten (Hymenoptera, Apidae, Bombus) in Rasen-Vegetationskomplexen des Naturschutzgebietes „Taubergießen“. — *Staatsexamensarb. Univ. Freiburg i.Br.*, 158pp.
- Wolf, H. (1956): Nassauische Bienen. — *Jahrb. Nassauischen Vereins Naturk.* 92: 37–49.
- Yeo, P.F. (1972): Miscellaneous notes on pollination and pollinators. — *J. Nat. Hist.* 6: 667–686.
- Zinnert, K.D. (1966): Beitrag zur Faunistik und Ökologie der in der Oberrheinebene und im Südschwarzwald vorkommenden Satyriden und Lycaeniden. — *Ber. Naturforsch. Ges. Freiburg i.Br.* 56: 77–141.
- Zirngiebl, L. (1957): Zur Wespenfauna der Pfalz. III. Teil. A. Spheciden o. Grabwespen, B. Apiden o. Blumenwespen, C. kleinere Wespenfamilien. — *Mitt. Pollichia* 4: 168–200, Bad Dürkheim.
- Zoller, H. (1954): Die Arten der *Bromus erectus*-Wiesen des Schweizer Juras. — *Veröff. Geobot. Inst. Rübel* 28, Zürich, 289pp.

Anschrift des Verfassers:

Dr. ANSELM KRATOCHWIL, Institut für Biologie II/Geobotanik, Universität Freiburg, Schänzlestraße 1, D-7800 Freiburg i.Br.