

**Blüten-/Blütenbesucher-Konnexe: Aspekte der Co-Evolution,
der Co-Phänologie und der Biogeographie aus dem Blickwinkel
unterschiedlicher Komplexitätsstufen**

VON ANSELM KRATOCHWIL
Freiburg i. Br. (F.R.G.)

ABSTRACT. – The subject of this study is the question of flower-insect interactions on different levels of complexities in the light of evolutionary, historical and areageographical aspects.

1) Functional and morphological changes in flower structure within the genus *Pulsatilla* (*Ranunculaceae*); adaptations to new pollinators.

Pulsatilla-species, with features ancestral in the phylogenetical sense, grow during the summer in subalpine and alpine habitats. They are pollinated by bumblebees. Species with highly derived features inhabit dry planar and sub-montane grasslands and are pollinated by small bees. In the case of *P. vulgaris*, the following bee species serve as the main pollinators: *Lasioglossum lineare* (Schck.), *L. malachurum* (K.) (both *Halictidae*) and to a lesser extent *Andrena bicolor* F. (*Andrenidae*). The dominance of small bee species as pollinators of *Pulsatilla*-species in Continental grasslands together with the early flowering time have evoked the following evolutionary changes in floral traits:

a) The involucrem primarily used for photosynthesis has undergone a functional change. In an early anthesis stage the involucrem prevents the full opening of the perigon and increases the probability of insects touching the stigma and transferring pollen grains.

b) The early flowering time (March and April) together with the fact that no species flower synchronically and syntopically has lead to the evolution of nectaries.

c) To increase attractivity for small bees, the flower has changed colour. The white or yellow flowers species with ancestral features absorb ultraviolet light. Species with highly developed features are characterized by a perigon, which reflects ultraviolet light and an androeceum which absorbs ultraviolet light.

Area-geographical and historical aspects of *Pulsatilla* pollination are discussed as well as the question of co- evolution.

2) Communities of flower visitors (*Hymenoptera: Apoidea, Lepidoptera: Rhopalocera, Hesperiiidae, Zygaeidae*) in different plant communities (*Xerobrometum, Mesobrometum, Molinietum, Arrhenatheretum*).

Many dry grasslands (*Mesobrometum*) in sw 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 bees and butterflies) yields 4 seasonal

periods which are named after the area-geographical centre of their species: Eurosiberian period (March, April), Submediterranean period (May, June), Eurosiberian period (July), Eurosiberian period with Subcontinental and Submediterranean elements (August, September). Vegetation, Apidofauna and Lepidofauna of the same area-type correspond in their phenology (co-phenology).

Flower-visiting insects prefer plants of the same geoelement. This conclusion is based on personal observations in different habitats and sites and on references from biographical data for all stenanthic bee species and butterflies of Germany.

At the vegetation complex level, different flower visitors prefer specific grassland communities. It is possible to show a differentiated area-geographical pattern of plant species and their flower visitors in the vegetation mosaic. In the course of succession processes or after anthropogenic influence (e.g. the application of fertilizer), there is a change in the area-type spectrum of entomophilous plant species and in their flower visitors concerning azonal, but not zonal, vegetation types.

It is shown that the history of the flora and fauna is important for the interpretation of the flower-visiting communities. Some examples of flower-visiting preferences in Central European bees with regard to the history of fauna and flora of the postglacial period are discussed.

3) Phylogenetic relations of flower-visitor preferences of European bee species (*Hymenoptera: Apoidea*) with special reference to *Andrena* species.

Regarding the genus *Andrena*, morphologically similar and closely related species of a subgenus frequently show similar flower-visiting preferences. However, this is not true for all subgenera.

The species of some closely related subgenera of *Andrena*, in which the classification was established by morphological features, show similar flower-visiting preferences.

Euryanthly (flower-visiting on several different plant species, genera and families for pollen foraging) is a highly developed feature and only found at the end of the lines of typological relationships. It is proposed that stenanthly (inborn flower-visiting preferences for a few closely related plant species or for one plant family) is an ancestral feature of *Andrena* and of *Apoidea*, as well. In addition to morphological features, the inborn flower-visiting behaviour could be beneficial to discovering phylogenetical relationships among bees.

Stenanthly in *Potentilla/Veronica*, *Apiaceae* and *Brassicaceae* has probably been a feature of *Andrena* species standing at the base of the typological schema. In addition all these species are distributed throughout the southern palaeartic region. Euryanthly can only be found at the end of the lines of typological relationships, thus e.g., stenanthly is found to occur in *Salix* and the preference for shrubberies. In this typological schema, which considers different evolutionary traits, the migration process of *Andrena* species can be seen as having started from a radiation and diversity centre in the south or southeast Europe leading to the northwest.

Inhalt

1. Einführung
2. Zur Bestäubungsbiologie von Arten der Gattung *Pulsatilla* (*Ranunculaceae*), insbesondere *Pulsatilla vulgaris* Mill.
 - 2.1 *Pulsatilla vulgaris* und ihr Bestäuber
 - 2.2 Stammesgeschichtlich ursprüngliche und abgeleitete *Pulsatilla*-Arten - ein blütenökologischer Vergleich
 - 2.3 Funktionsmorphologische Veränderungen im Blütenbau als Anpassungen an bestimmte Bestäuberkreise bei der Eroberung neuer Standorte einzelner Arten
 - 2.3.1 Die Bildung von Nektarien
 - 2.3.2 Der Funktionswechsel der Hochblatthülle (*Involucrum*)

- 2.3.3 Veränderung der Blütenfarbe
- 2.4 Arealgeographische Aspekte der Blüten-Bestäuber-Bindung
- 2.5 Zur Frage der Co-Evolution
- 3. Blütenbesucher-Gemeinschaften verschiedener Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexe (*Xerobrometum*, *Mesobrometum*, *Molinietum*, *Arrhenatheretum* u.a.), arealgeographische, symphänologische, syndynamische und syngenetische Aspekte
 - 3.1 Einführung
 - 3.2 Co-Phänologie von entomophilen Pflanzen und Blütenbesuchern eines versauerten Halbtrockenrasens - eine arealgeographische und historische Analyse
 - 3.3 Zur Bindung von Blütenbesuchern und entomophilen Pflanzenarten desselben Geoelementes
 - 3.3.1 Einführung
 - 3.3.2 Das eurosibirische Element
 - 3.3.3 Das submediterrane Element
 - 3.3.4 Das subkontinentale Element
 - 3.3.5 Das submediterrane/subkontinentale Element
 - 3.4 Veränderungen der Blüten-/Blütenbesucher-Gemeinschaft im Laufe der Sukzession - arealgeographische Umschichtungen im Zönosengefüge
 - 3.5 Blütenbesucher-Gemeinschaften eines Rasen-Vegetationskomplexes - die Deutung eines biogeographischen Verteilungsmusters
 - 3.6 Veränderungen der Blüten-/Blütenbesucher-Gemeinschaft durch anthropogene Einflüsse - arealgeographische Umschichtungen im Zönosengefüge durch Düngung
 - 3.7 Zusammenfassung
- 4. Stammesgeschichtliche Zusammenhänge zur Blütenbesuchs- Präferenz der europäischen Wildbienen (*Hymenoptera: Apoidea*), insbesondere der Sandbienen (*Andrena*), an bestimmte Pflanzenfamilien, -gattungen und -arten.

Literatur

1. EINFÜHRUNG

Höhere Pflanzen und Insekten stellen Biosysteme mannigfaltiger Wechselbeziehungen dar. Die Formen- und Artenvielfalt von pflanzlicher Substanz lebender Organismen ist beträchtlich: Über 300 000 phytophage Insektenarten sind bekannt (Zwölfer & Herbst 1988) und entsprechend vielseitig sind die Interaktionen zwischen diesen Insekten und der ebenfalls sehr formen- und artenreichen Pflanzenwelt.

Im folgenden sei ein bestimmter Interaktionsbereich herausgegriffen, wo Pflanzen und Tiere Berührungspunkte im biozönotischen Konnex haben. Solche Berührungspunkte existieren im wahrsten Sinne des Wortes zwischen Blumen und Insekten, ein besonders faszinierendes Kapitel der Symbioseforschung, ein Kapitel, das eine Vielzahl evolutionsbiologischer und biogeographischer Fragestellungen öffnet, aber auch ein höchst ästhetisches Kapitel und damit besonders geeignet als Geschenk für Sandro Pignatti, ein blütenökologischer Geburtstagsstrauß eingebunden in die Thema dieses Symposiums: Evolutionary Aspects in Biocoenology.

Bei vielen Blüten-/Blütenbesucher-Beziehungen handelt es sich um Symbiosen im weitesten Sinne, wo Pflanzen aufgrund ihrer Sessilität, ihrem Festgebundensein an einem Ort, sieht man von den Fällen der Anemogamie, Hydrogamie, Autogamie oder Apomixis ab, sich die Beweglichkeit der Tiere, in unseren Breiten der Insekten "ausborgen" (Schremmer 1969), um eine Bestäubung und letztlich eine Befruchtung zu erreichen.

Blüten und Blütenstände werden von Insekten aus vielerlei Gründen aufgesucht. Zum einen bieten sie Nahrung, in der Regel Pollen und Nektar. In einigen wenigen, bei uns seltenen Fällen halten sie als Lockspeise auch fette Öle bereit, so z.B. die Arten der Gattung *Lysimachia* (*Primulaceae*), wie etwa *L. vulgaris* L. und *L. nummularium* L.; auf das Ölsammeln an *Lysimachia* hochspezialisiert sind die beiden Schenkelbienen-Arten *Macropis labiata* (Fabricius 1804) und *M. fulvipes* (Fabricius 1804). Weitaus häufiger treten solche Ölblumensymbiosen in der Neotropis auf; weltweit sind etwa 1400 Pflanzenarten, die 10 Familien angehören, bekannt, die fette Öle produzieren, und ungefähr 300 darauf spezialisierte Wildbienen-Arten (Vogel 1988).

Neben dieser nutritiven Bedeutung stellen Blüten für die Insekten häufig Rendezvous-Plätze zur Partnerfindung dar (Eickwort & Ginsberg 1980), aber sie dienen auch als Übernachtungsquartiere (Dafni et al. 1981), als Aufwärmplätze (Hocking & Sharplin 1965, Kevan 1975), als Spender von Nistmaterialien (Benno 1941), ja sogar als Lieferant von Düften zur Markierung von Schwarmbahnen wie bei den neotropischen Parfum-sammelnden Prachtbienen (*Euglossinae*) (Evoy et al. 1975); darüberhinaus sind sie Warten für Parasiten und Lauerjäger (Mayer & Johansen 1978, Morse 1984).

In Einzelfällen ist aus einer symbiontischen bzw. mutualistischen Beziehung eine parasitische geworden. Als eines der Paradebeispiele seien die Sexualtäuschblumen genannt, bei uns besonders die Arten der Gattung *Ophrys*. Die Blüten imitieren Insektenweibchen und "schleichen" sich mit olfaktorischen, optischen und taktilen Reizen in die Verhaltenskette der Männchen ein, um eine Pollinienübertragung zu sichern (Kullenberg 1961, Paulus 1988).

Neben den Wildbienen (*Hymenoptera: Apoidea*) gehören zu den besonders auffälligen Mitgliedern der Blütenbesucher-Gilde ferner die Tagfalter (*Lepidoptera: Rhopalocera, Hesperiiidae, Zygaenidae*), die Schwebfliegen (*Diptera: Syrphidae*) und die Käfer (*Coleoptera: Cerambycidae, Chrysomelidae, Nitidulidae, Oedemeridae* u.a.), aber auch viele andere Insektengruppen. In dieser Arbeit finden als Blütenbesucher nur die Wildbienen, in geringerem Umfang auch die tagfliegenden Schmetterlinge Berücksichtigung.

Das komplexe Thema der Blüten-/Blütenbesucher-Beziehung soll im folgenden unter besonderer Berücksichtigung evolutionsbiologischer und biogeographischer Gesichtspunkte aus verschiedenen Blickwinkeln näher beleuchtet werden, wobei gleichzeitig auch unterschiedliche Komplexitätsstufen angesprochen werden, die Gegenstand eigener Untersuchungen in den letzten 10 Jahren waren.

1) aus der Sicht einer Pflanzengattung

Beispiel: Zur Bestäubungsbiologie von Arten der Gattung *Pulsatilla* (*Ranunculaceae*), insbesondere *Pulsatilla vulgaris* Mill.; funktionsmorphologische Veränderungen im Blütenbau als Anpassungen an bestimmte Bestäuberkreise bei der Eroberung neuer Standorte einzelner Arten

2) aus der Sicht der Biozönose

Beispiel: Blütenbesucher-Gemeinschaften verschiedener Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexe (*Xerobrometum*, *Mesobrometum*, *Molinietum*, *Arrhenatheretum* u.a.), arealgeographische, symphänologische, syndynamische und syngenetische Aspekte.

3) aus der Sicht einer Bienengattung

Beispiel: Stammesgeschichtliche Zusammenhänge zur Blütenbesuchpräferenz der europäischen Wildbienen (*Hymenoptera: Apoidea*), insbesondere der Sandbienen (*Andrena*), an bestimmte Pflanzenfamilien, -gattungen und -arten.

Ziel dieser Analyse soll es sein, die auf den verschiedenen Komplexitätsstufen mit recht unterschiedlichen Sichtweisen gewonnenen Ergebnisse zur Synthese zu führen und dabei die Bedeutung bestimmter, häufig geschichtlich bedingter Zusammenhänge in der Blüten-/Blütenbesucher-Beziehung herauszukristallisieren.

2. ZUR BESTÄUBUNGSBIOLOGIE VON ARTEN DER GATTUNG *PULSATILLA* (*RANUNCULACEAE*), INSBESONDERE *PULSATILLA VULGARIS* MILL.

2.1 *Pulsatilla vulgaris* und ihre Bestäuber

Blütenökologische und -morphologische Untersuchungen an *Pulsatilla vulgaris* haben ergeben, daß diese vom Blumentyp her einfache entomogame Art zahlreiche Spezialanpassungen besitzt, um eine Fremdbestäubung zu sichern. 4-jährige Untersuchungen an Populationen im Kaiserstuhl, Elsaß und der Schwäbischen Alb (Kratochwil 1988a), erbrachten u.a. das Ergebnis, daß innerhalb der weit über 1000 Blütenbesuchs-Beobachtungen, die vorliegen, zwar über 37 verschiedene Wildbienen-Arten an Blüten festgestellt werden konnten, davon jedoch nur eine Art, im Kaiserstuhl die nur ca. 8 mm große Schmalbiene *Lasioglossum lineare* (Schenk 1868) (Abb. 1), im Elsaß eine nahe verwandte Art, *L. malachurum* (Kirby 1802) (*Halictidae*), Hauptbestäuber sind. Ferner tritt als Bestäuber auch die Sandbiene *Andrena bicolor* Fabricius 1775 (*Andrenidae*) gelegentlich auf.

Bisher wurden Honigbienen und Hummeln als Hauptbestäuber genannt, so z.B. von Zimmermann und seinen Schülern, die sich jahrzehntelang mit der Gattung *Pulsatilla* von botanischer Seite aus beschäftigten (Zimmermann 1935), ebenso von Knuth (1898) und Proctor & Yeo (1975).



Abb. 1 – Arbeiterin von *Lasiosglossum lineare* (Schenk 1868) auf den Perigonblättern einer *Pulsatilla-vulgaris*-Blüte; Foto: A. Kratochwil.

Es stellte sich daraufhin einerseits die Frage nach besonderen blütenmorphologischen und physiologischen Anpassungen bei *Pulsatilla vulgaris* an einen solchen spezifischen Bestäuberkreis von Kleinbienen, andererseits, ob es in diesem Falle zu einer Co-Evolution innerhalb des Blüten-Bestäuber-Systems gekommen ist.

Im Laufe der Untersuchungen zeigte es sich, daß es für das Verständnis des Anpassungswertes blütenökologisch wichtiger Merkmale notwendig ist, auch andere Arten der Gattung mit einzubeziehen. Da es sich bei *Pulsatilla vulgaris*, die zusammen mit *P. grandis* Wender. der Untersektion *Pulsatilla* angehört, um eine innerhalb der Gattung stammesgeschichtlich sehr junge Art handelt (Zimmermann 1952, Voelter-Hedke 1955), bot sich eine vergleichende Analyse mit anderen, insbesondere ursprünglichen Arten an, so z.B. mit den Alpen-Küchenschellen *Pulsatilla alpina* (L.) Del., *P. apiifolia* (Scop.) Schult. und *P. alba* (Rchb.), die der Untersektion *Alpinae* angehören. Hierdurch sollte es möglich werden, die phylogenetische Entwicklung bestimmter bestäubungsbiologisch wichtiger Merkmale innerhalb der Gattung, die weltweit insgesamt etwa 31 Arten umfaßt, nachzuzeichnen.

Von *Pulsatilla montana* (Hoppe) Rchb., einer weiteren Art mit stammesgeschichtlich jüngeren Merkmalen, die der Sektion *Pulsatilla*, Untersektion *Pratenses*, angehört, liegen auch erste blütenökologische Ergebnisse vor. Der

Blütenbesucher-Kreis umfaßt nach eigenen Beobachtungen im Wallis und Aostatal ebenfalls fast ausschließlich *Lasioglossum*- und *Andrena*-Arten: *Andrena bicolor* Fabricius 1775, *A. thoracica* (Fabricius 1775), *Lasioglossum subfasciatum* (Imhoff 1832), *L. calceatum* (Scopoli 1763), *L. morio* (Fabricius 1793).

2.2 Stammesgeschichtlich ursprüngliche und abgeleitete *Pulsatilla*-Arten - ein blütenökologischer Vergleich

Die phylogenetischen Zusammenhänge innerhalb der Gattung *Pulsatilla* wurden von Zimmermann und Mitarbeitern basierend auf einer Vielzahl morphologischer Merkmale auf Artniveau genau aufgezeigt. Eine Zusammenfassung liefern Aichele & Schwegler (1957). Die Abb. 2 stellt die stammesgeschichtliche Verwandtschaft der Sektionen und Untersektionen dar. Die für unsere Analyse wichtigen Merkmale (Verbreitung, Höhenstufe, Blühzeit, Blütenfarbe, Verwachsungsgrad des Involucrum, Anwesenheit von Nektarien) sind in Tab. 1 synoptisch für diese einzelnen Untersektionen stammesgeschichtlich geordnet zusammengefaßt.

SEKTION	SIPPEN MIT STAMMESGESCHICHTLICH ÄLTEREN MERKMALEN				JÜNGEREN MERKMALEN					
	PREON- ANTHUS	PREONAN- THOPSIS	IOSTE- MON	SEMICAM- PANARIA	PULSATILLA					
UNTER- SEKTION	ALPINAE	TAROI- NAE	KOSTYC- ZEWIA- NAE	CHINEN- SIS, CERNUAE	ALBA- NAE	PRATEN- SES	VERNA- LES	PATEN- TES	PULSATILLA SPEC COLL. HALLERI VULGARIS	
ARTENZAHL	4	1	1	3	8	3	1	3	5	2

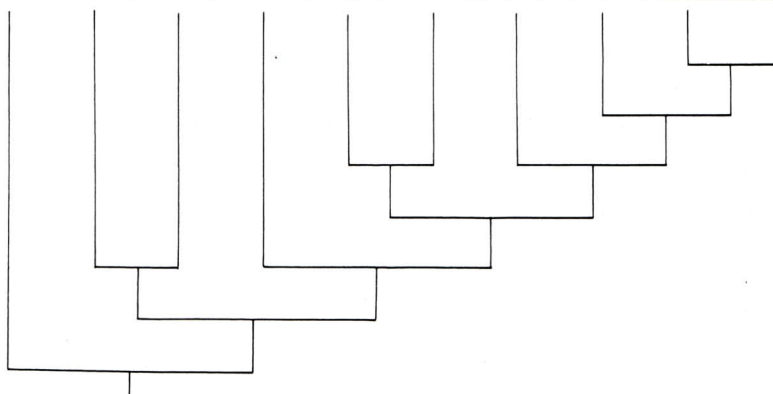


Abb. 2- Stammesgeschichtliche Zusammenhänge innerhalb der Gattung *Pulsatilla* auf der Ebene der Sektionen und Untersektionen in Anlehnung an Aichele & Schwegler (1957).

TAB. 1

DIE NACH STAMMESGESCHICHTLICHER VERWANDTSCHAFT GEORDNETEN UNTERSEKTIONEN (VERGL. ABB. 2) UND DIE FÜR SIE SPEZIFISCHEN MERKMALE IHRER ARTEN IN BEZUG AUF VERBREITUNG, HÖHENSTUFE, BLÜHZEIT, BLÜTENFARBE, VERWACHSUNGSGRAD DES INVOLUCRUM, ANWESENHEIT VON NEKTARIEN (IN ANLEHNUNG AN AICHELE & SCHWEGLER (1957) UND ERGÄNZENDE LITERATURANGABEN)

SEKTION	PREON- ANTHUS	PREONAN- THOPSIS	IOSTE- MON	SEMICAM- PANARIA	PULSATILLA					
	ALPINAE	TAROI- NAE	KOSTYC- ZEWIA- NAE	CHINEN- SIS, CERNUAE	ALBA- NAE	PRATEN- SES	VERNA- LES	PATEN- TES	PULSATILLA SPEC. COLL. HALLERI VULGARIS	
VER- BREITUNG	EUROPA, ASIEN, N- AMERIKA	JAPAN KURILEN	PAMIR	OST- ASIEN	ASIEN	EUROPA	EUROPA	OST- EUROPA ASIEN	EUROPA	EUROPA
HÖHEN- STUFE	ALPIN	ALPIN	ALPIN	MONTAN	ALPIN	PLANAR- HOCHMON	PLANAR- ALPIN	PLANAR- ALPIN	MONTAN HOCHMON	PLANAR- MONTAN
BLÜH- ZEIT	JUNI- AUGUST	MAI- JUNI	MAI- JUNI	APRIL- MAI	MAI- JUNI	MÄRZ- JUNI	MÄRZ- APRIL	MÄRZ- MAI	MÄRZ- APRIL	MÄRZ- APRIL
BLÜTEN- FARBE PERIGON	WEISS GELB	GELB	ROSA	VIOLETT	VIOLETT WEISS GELB	VIOLETT	VIOLETT/ INNEN GELB	VIOLETT/ INNEN GELB	VIOLETT	VIOLETT
INVOLUCRUM VERWACHSEN	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
NEKTARIEN	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+

Aufgrund der Übersichtlichkeit seien im folgenden diese für eine blüten-ökologische Analyse wichtigen Merkmale in einem vereinfachten Schema, Arten mit stammesgeschichtlich älteren Merkmalen, Arten mit stammesgeschichtlich jüngeren Merkmalen einander gegenüberstellt (Tab. 2).

Die Sektionen *Preonanthus*, *Preonanthopsis* und *Iostemon* umfassen Arten mit ursprünglichen Merkmalen, die Sektion *Pulsatilla*, sieht man von der Untersektion *Albanae* ab, die sich sehr heterogen zusammensetzt, Arten mit vorwiegend abgeleiteten Merkmalen. Abgeleitete Merkmale kennzeichnen auch die Arten der Sektion *Semicampanaria*.

Ein Vergleich zwischen Arten mit ursprünglichen und solchen mit abgeleiteten Merkmalen zeigt folgende Gesetzmäßigkeiten:

a) *Verbreitung, Höhenstufen-Besiedlung, Lebensraum-Präferenzen, Blühzeit*

Alle Arten mit ursprünglichen Merkmalen besiedeln Asien. Das Entstehungszentrum der Gattung wird in den Gebirgen des Altai und seiner weiteren

TAB. 2

VERGLEICH VON SIPPEN DER GATTUNG *PULSATILLA* MIT STAMMESGESCHICHTLICH ÄLTEREN UND SOLCHEN MIT STAMMESGESCHICHTLICH JÜNGEREN MERKMALEN (ABB. 2) IN BEZUG AUF: VERBREITUNG, HÖHENSTUFEN-BESIEDLUNG, LEBENSRAUM-PRÄFERENZEN, BLÜHZEIT, BESTÄUBERKREIS, ANWESENHEIT VON NEKTARIEN, VERWACHSUNGSGRAD DES INVOLUCRUM, BLÜTENFARBE

	SIPPEN MIT STAMMESGESCHICHTLICH	
	ÄLTEREN MERKMALEN	JÜNGEREN MERKMALEN
VERBREITUNG (AUSNAHMEN)	ASIEN (ALPINAЕ)	EUROPA (ALBANAЕ)
HÖHENSTUFE	HOCHMONTAN- ALPIN	PLANAR- MONTAN
LEBENSRAUM	HOCHGEBIRGS- RASEN	TROCKEN- RASEN
BLÜHZEIT	JUNI- AUGUST	MÄRZ- APRIL
BESTÄUBER	<i>BOMBUS</i> - ARTEN	<i>LASIOGLOSSUM</i> - UND <i>ANDRENA</i> - ARTEN
NEKTARIEN	FEHLEN	VORHANDEN
INVOLUCRUM	NICHT VERWACHSEN	VERWACHSEN
BLÜTEN- FARBE	WEISS- GELB	BLAU- VIOLETT

Umgebung angenommen. Nur wenige Arten der Untersektion *Alpinae* erreichen Europa und Nordamerika. Bei allen diesen ursprünglichen Arten handelt es sich um Gebirgsarten; sie wachsen in der hochmontanen bis alpinen Höhenstufe z.B. in *Seslerietalia*-Gesellschaften. Ihre Blühzeit liegt aufgrund der im Gebirge nur kurze Zeit dauernden Vegetationsperiode in den Monaten Juni und August.

Bei allen Vertretern mit abgeleiteten Merkmalen handelt es sich in der Regel um europäische Arten, die die planare bis montane Stufe besiedeln, dabei Trockenstandorte z.B. Gesellschaften der *Festuco-Brometea*. Ihre Blühzeit fällt bereits in die Monate März und April.

b) *Entomogamie, Bestäuberkreis*

Alle *Pulsatilla*-Arten sind auf eine Insektenbestäubung angewiesen. Autogamie ist möglich, jedoch zeigen die Experimente von Zimmermann (1935, 1952) sehr eindrucksvoll am Beispiel von *P. vulgaris* die möglichen Folgen einer Selbstbestäubung auf: u.a. eine verringerte Anzahl geglückter Befruchtungen, eine geringere Anzahl lebensfähiger Nachkommen, Kleinwüchsigkeit, Anfälligkeit gegenüber Pilzbefall und Parasiten (Erdnematoden), 15 Anomalien im Blütenbereich.

In allen bisher bekannten Fällen werden die Arten mit stammesgeschichtlich älteren Merkmalen von Hummeln bestäubt; daraus kann man schließen, daß auch die Stammart der Gattung wahrscheinlich ebenfalls von Hummeln bestäubt wurde. Welche Rolle Dipteren bei der Bestäubung der ursprünglichen Sippen haben können, ist noch nicht geklärt.

Mit der "Eroberung" von Trockenstandorten der tieferen Lagen im kontinentalen Bereich durch einige Vertreter der Gattung *Pulsatilla*, fallen Hummeln, für die Trockenstandorte keine typischen Lebensräume darstellen, als Bestäuber aus. In Mittel- und Nordeuropa besiedeln die meisten Hummelarten zwar fast alle Höhenstufen, in Südeuropa weichen sie aufgrund zu hoher Temperaturen im Tieflandsbereich auf die Gebirgsregionen aus.

Während der frühen Blühzeit von *P. vulgaris* fliegen in der Regel nur einzelne, das Winterlager gerade verlassende Königinnen, die, um ein Volk zu gründen, auf Nestsuche sind. Aufgrund der noch kühlen Witterung benötigen sie zur Aufrechterhaltung ihres Betriebsstoffwechsels reichlich Nektar, von dem die Küchenschelle nur wenig anbieten kann (s.u.), aber nur geringe Pollenmengen für die Ovaentwicklung (Richards 1977). Eine Brut ist zu diesem Zeitpunkt noch nicht zu versorgen. Individuenreiche Arbeiterinnen-Generation, deren Hauptaufgabe in der Verproviantierung der Völker mit Pollen liegt, existieren zu diesem frühen Zeitpunkt im Jahr noch nicht.

Hummeln traten in den Untersuchungsgebieten an den Blüten von *P. vulgaris* erst zu einem Zeitpunkt auf, an welchem bereits über 75 % der Gesamtpollenmenge der jeweiligen Population von den erwähnten Kleinbienen abgesammelt war. Die Erdhummel *Bombus terrestris* (Linnaeus 1758) liegt beim Besuch mit der Bauchseite auf den Narben und berührt nur in geringem Umfang die Staubblätter. Während der Nektar- bzw. Pollenaufnahme dreht sich die Hummel auf der Blüte; aufgrund der Größe der Hummel-Königin, und durch den engen Perigonschluß wird eine größere Bewegungsfreiheit und ein flächiger Körperkontakt mit den geöffneten Antheren eingeschränkt.

Somit haben Hummeln als Bestäuber keine oder eine nur sehr geringe Bedeutung.

Als potentieller Bestäuberkreis stehen den *Pulsatilla*-Arten an den Trockenstandorten verschiedene Kleinbienen zur Verfügung, im wesentlichen *Lasioglossum*- bzw. *Andrena*-Arten, die darüberhinaus auch alle zur Hauptblühzeit Mitte bis Ende März eine hohe Populationsdichte erreichen. Dies gilt besonders für Arten mit einer sozialen Lebensweise, wie die an *Pulsatilla vulgaris* festgestellten *Lasioglossum*-Arten (*L. lineare*, *L. malachurum*), aber auch für einzelne solitär lebende *Andrena*-Arten (*A. bicolor*).

Eine besondere Bedeutung spielt bei der Bestäubung von *Pulsatilla vulgaris* die 12°C-Temperaturgrenze: Sie beeinflußt die Knospenöffnung, das tägliche Einsetzen der Öffnungs- und Schließbewegungen der Perigon-Blätter, das Aufplatzen der Antheren. Mit ihrem Überschreiten setzt auch die Blütenbesuchsaktivität der genannten Kleinbienen ein (s. ausführlich Kratochwil 1988a).

In Anpassung an den neuen Bestäuberkreis "Kleinbienen" haben sich bei den *Pulsatilla*-Arten mit abgeleiteten Merkmalen (z.B. *P. vulgaris* s.l., *P. montana*) bestimmte funktionsmorphologische Veränderungen im Blütenbereich ergeben. Drei Merkmale seien im folgenden genannt und darüberhinaus evolutionsbiologisch interpretiert.

2.3 Funktionsmorphologische Veränderungen im Blütenbau als Anpassungen an bestimmte Bestäuberkreise bei der Eroberung neuer Standorte einzelner Arten

2.3.1 Die Bildung von Nektarien

Den Arten der Sektionen *Preonanthus*, *Preonanthopsis* und *Iostemon* fehlen Nektarien, die Vertreter aller anderen Sektionen (*Semicampanaria* und *Pulsatilla*) besitzen Staminodien, die Nektar sezernieren (Abb. 3).

Da zum Blühzeitpunkt der stammesgeschichtlich ursprünglichen alpinen Arten zahlreiche andere Pflanzenarten den bestäubenden Hummeln reichlich Nektar bieten, besteht für diese *Pulsatilla*-Arten kein Selektionsdruck, Nektarien auszubilden; sie fehlen ihnen völlig.

Die Blüten der stammesgeschichtlich jüngeren Tieflandarten hingegen, z.B. die von *P. vulgaris* s.l. oder *P. montana*, erscheinen zu einem so frühen Zeitpunkt im Jahr, daß syntop und synchron noch keine anderen Nektarpflanzen blühen. Aus diesem Grund entwickelten sich bei den Tieflandarten Staubblatt-homologe Nektarien. Die von den Blüten produzierte Nektarmenge ist jedoch sehr gering.

Das Auftreten von Nektarien koinzidiert phylogenetisch mit der Verlagerung des Blühzeitpunktes auf das zeitige Frühjahr, dem Vorkommen an Standorten der planaren bis hochmontanen Stufe (Tab. 2). Ebenso treten

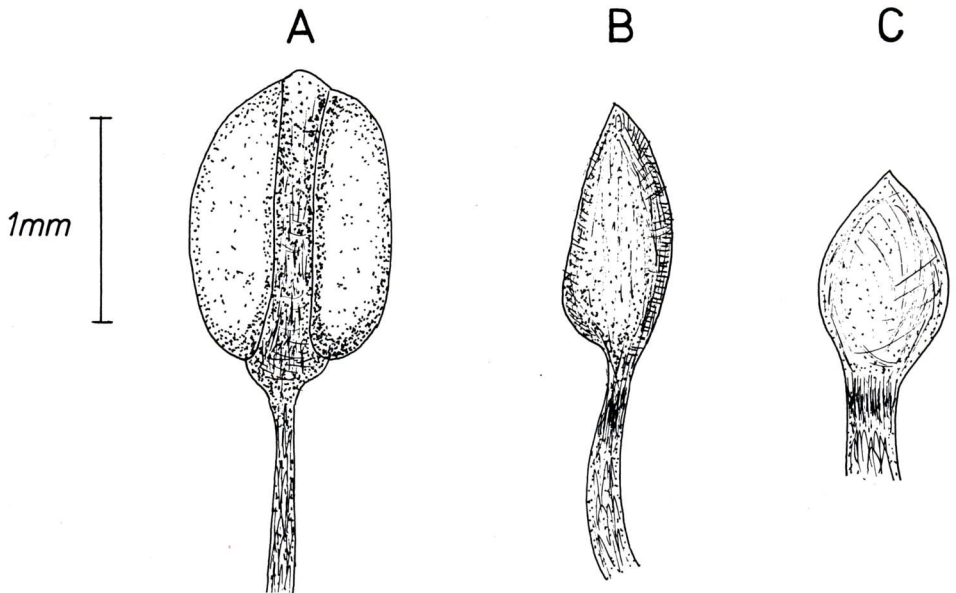


Abb. 3 – Staubblatt-Vorderseite (A), Übergang Staubblatt/Nektarium (B), Nektarium (C).

Nektarien nur bei denjenigen Sippen auf, die eine verwachsene Hochblatthülle besitzen (s. Kap. 2.3.2).

2.3.2 Der Funktionswechsel der Hochblatthülle (Involucrum)

Während die Narben der Gebirgsarten aufgrund der Größe der bestäubenden Hummeln immer berührt werden, tritt bei den durch Kleinbienen besuchten *Pulsatilla*-Arten die Schwierigkeit auf, eine solche Berührung sicherzustellen. Aufgrund der geringen Körpergröße der Kleinbienen, ca. 8 mm, reduziert sich die Wahrscheinlichkeit einer Bestäubung mit zunehmender Öffnung des Perigonblatt-Kreises.

Bei den ursprünglichen Arten ein Photosynthese-Organ (Abb. 4/I), ist das Involucrum bei den abgeleiteten Arten (Abb. 4/II-IV) an der Basis verwachsen und bildet einen Klammerapparat, der als Widerlager in einem frühen Blütenstadium eine weitere Blütenöffnung hemmt.

Im folgenden seien einige blütenmorphologische Angaben und Beobachtungen des Blütenbesucher-Verhaltens an *Pulsatilla vulgaris* erläutert.

Die Blütenbesucher-Aktivität beschränkt sich bei einer jungen Blüte auf den Bereich der oberen Antheren (Abb. 5). In diesem Stadium steht den Bienen maximal ein Bereich von nur ca. 1 cm um die Styli Platz zur Verfügung, die darüberhinaus weit auseinandergefächert sind. Die Styli wer-



Abb. 4 – Involucrum von *Pulsatilla alba* (Rchb.) (I), *P. vulgaris* Mill. (II), *P. halleri* (All.) Willd. (III) und *P. montana* (Hoppe) Rchb. (IV); Fotos: A. Kratochwil.

den von diesen Kleinbienen, die sog. Beinsammler sind, zum Festhalten benutzt, da die Oberfläche des Androeceum nur ungenügend Halt bietet. Durch den geringen Öffnungswinkel wird ferner erreicht, daß die Antheren dicht zusammengedrängt bleiben; so können die Blütenbesucher in der Regel noch nicht in die Staubblattgarbe eindringen, um die an deren Basis liegenden



Abb. 5 – *Lasioglossum lineare*-Arbeiterin beim Pollensammeln an einer nur wenige Tage alten *Pulsatilla vulgaris*-Blüte, bei der sich die ersten randlich gelegenen Antheren öffnen. Die Schmalbiene hält sich mit dem linken Mittel- und Hinterbein an den Styli fest und bewegt sich auf den Staubblättern um die Griffelgarbe. Die Styli sind noch auseinandergefächert; Foto: A. Kratochwil.

Nektarien zu erreichen. Erst bei 3 Tage alten Blüten konnte beobachtet werden, wie sie in die Staubblattgarbe eintauchen.

Hinzu kommt, daß sich die randliche Staubblattzone zuerst öffnet, die unteren, von der Biene noch nicht erreichbaren Staubblätter, aber auch die den Styli am nächsten gelegenen Staubblätter erst später. Hierdurch wird ein Pollensammeln mit der freien Beinpaar-Seite zu einem frühen Blütenstadium erleichtert.

Die Staubblätter der oberen Bereiche der Staubblattgarbe besitzen eine weitaus höhere Pollenkorn-Zahl von durchschnittlich 2700 Pollenkörnern pro Anthere gegenüber 1250 - 1800 Pollenkörnern pro Anthere im unteren Bereich. Eine höhere Pollenzahl der Antheren dieser oberen Zone könnte als Anpassung an die bevorzugte Lage für die Pollenentnahme durch Insekten interpretiert werden.

Die Abb. 6 zeigt den Sammelapparat von *Lasioglossum lineare* am Femur mit Pollen von *Pulsatilla vulgaris*. Der ovale, tricolpate Pollen von *P. vulgaris* hat eine durchschnittliche Länge von 42,5 µm und Breite von 35 µm (150 Messungen von Pollenkörner einer Population aus dem Kaiserstuhl; Südliche Oberrheinebene, Südwestdeutschland). Die Pollenkörner besitzen Suturen, in

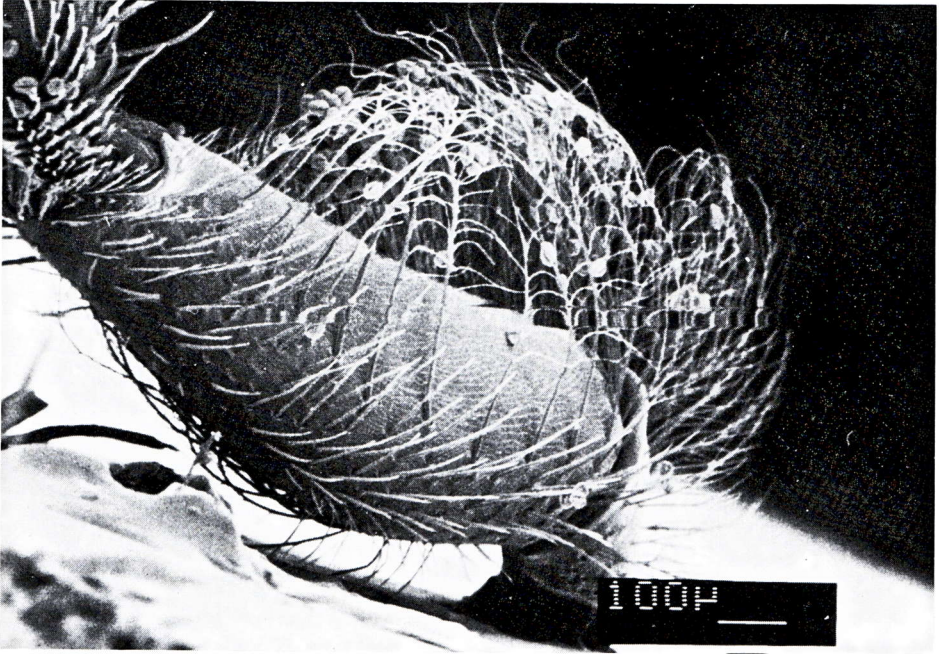


Abb. 6 – Sammelapparat am Femur einer *Lasiglossum lineare*-Arbeiterin. Die an der Vorder- und Rückseite entspringenden Fiederhaare bilden einen Hohlraum, in dem größere Pollenmengen aufgenommen und transportiert werden können; Foto: Th. Esche.

die von ihrer Breite die Fiederhaare z.B. die von *L. lineare* genau hineinpassen (Abb. 7, 8).

Der durch das Involucrum bewirkte enge Perigonschluß, die Notwendigkeit, daß sich die Kleinbienen für das Pollensammeln an den Styli festhalten müssen, und der dadurch verursachte Kontakt zwischen dem mit Fremdpollen behafteten Beinsammelapparat und den Narben, gewährleisten mit jedem Blütenbesuch gleichzeitig auch eine Übertragung von Pollen einer anderen Küchenschellen-Blüte.

Die Proterogynie erhöht in diesem Blütenstadium eine Bestäubung mit Pollen einer anderen Pflanze.

Zum Zeitpunkt der Bestäubung liegt in der Regel am 4. Tag nach der Blütenöffnung, die maximale Öffnung des inneren Perigonkreises beträgt ca. 3 cm. Bis zu diesem Zeitpunkt hatten im Durchschnitt nur 5 Insektenbesuche stattgefunden. Dennoch ist der Fruchtansatz mit 73%, in Jahren mit extrem ungünstiger Witterung von 48% der durchschnittlich 84 Samenanlagen einer Blüte bei der untersuchten *Pulsatilla vulgaris*-Population besonders hoch. Mit zunehmendem Alter der Blüte verlängert sich der Blütenstiel und das Involucrum entwächst dem Bereich des Perigons (Abb. 9).



Abb. 7 – Fiederhaare am Femur einer *Lasioglossum lineare*-Arbeiterin mit Pollen von *Pulsatilla vulgaris*; Foto: Th. Esche.

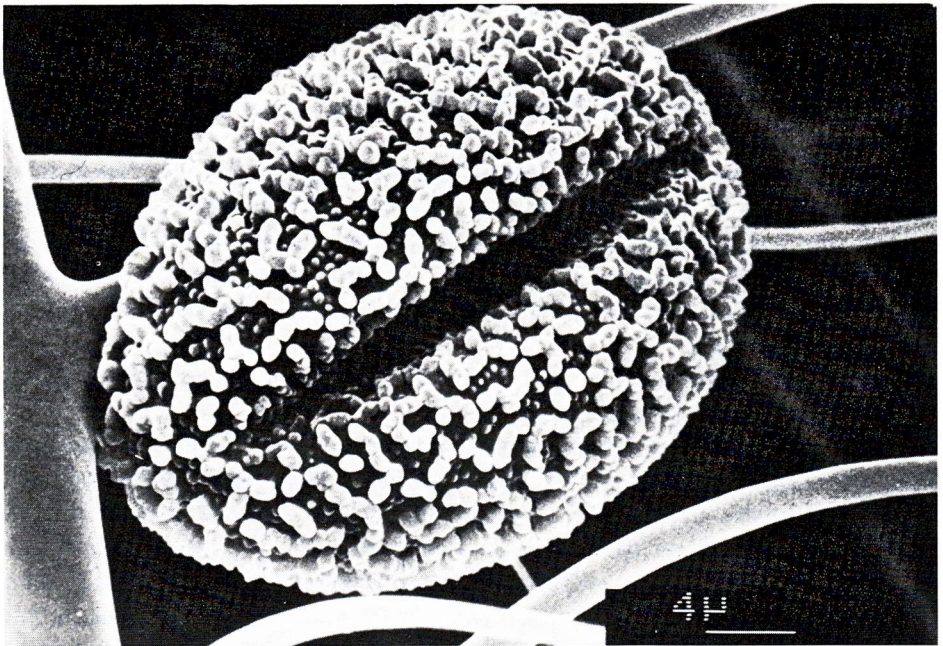


Abb. 8 – Pollenkorn von *Pulsatilla vulgaris*; Foto: Th. Esche.

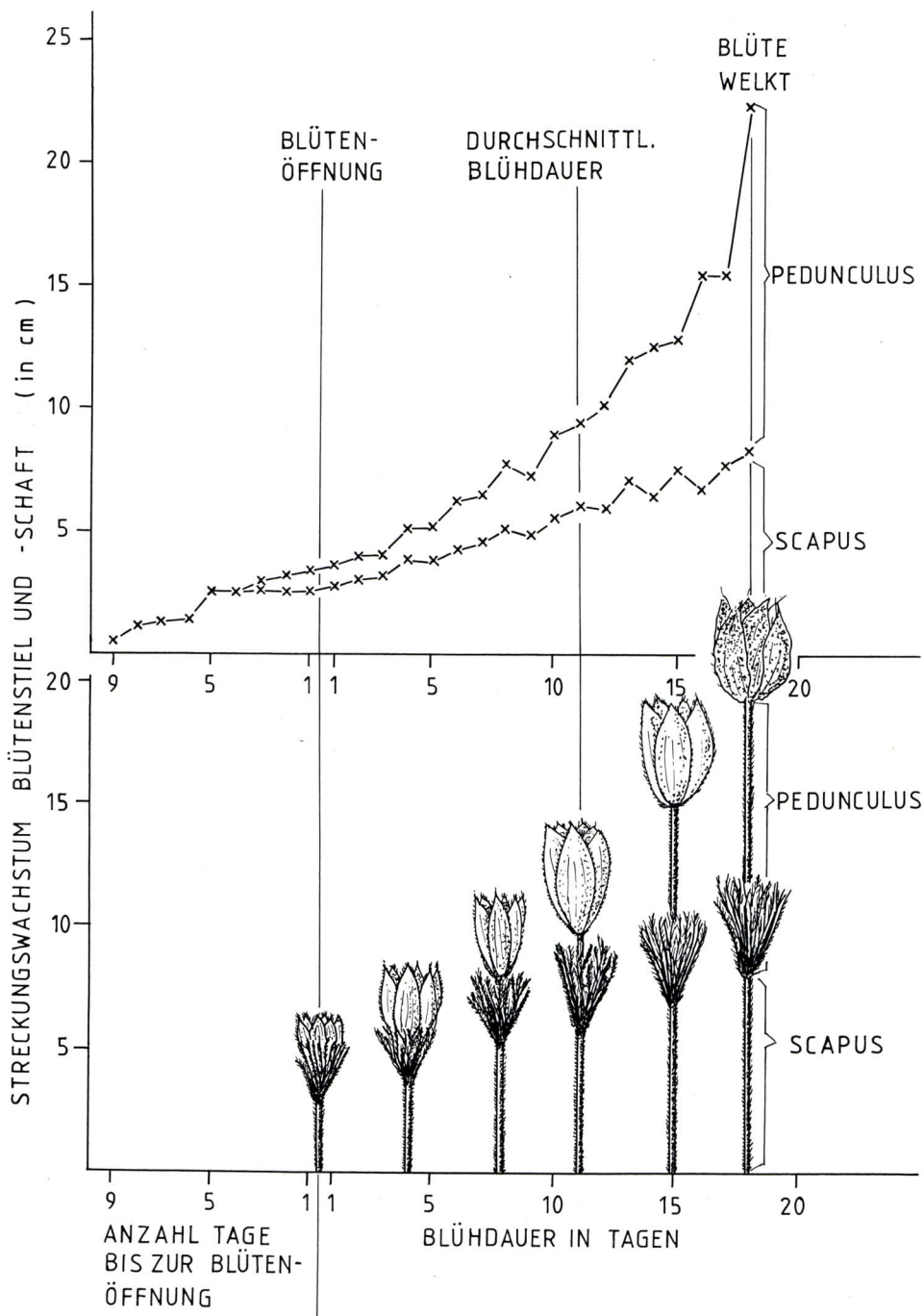


Abb. 9 – Das Streckungswachstum von Blütenstiel (Pedunculus) und Blütschaft (Scapus) während des Knospen-, Blüten- und zu Beginn des Welkestadiums.

2.3.3 Veränderung der Blütenfarbe

Zur Erhöhung der Attraktivität der Blüte für Kleinbienen kam es innerhalb der Stammesgeschichte - bedingt durch den Lebensraumwechsel - zu einer Veränderung der Blütenfarbe. Dies sei im folgenden näher erläutert.

a) Die Blütenfarben der einzelnen *Pulsatilla*-Arten in bezug zur Höhenstufen-Verbreitung

Pulsatilla-Arten, die die subalpine und alpine Stufe besiedeln, besitzen in der Regel weiße, zuweilen auch gelbe Tepalen. Dies gilt z.B. für alle Arten der Sektion *Preonanthus* und *Iostemon*. Gelegentlich kann bei solchen alpin verbreiteten Arten (z.B. *P. taraoi*, Sektion *Preonanthopsis*, Subsektion *Taraoianae*) die Außenseite der Tepalen blau überlaufen sein; innen sind die Tepalen jedoch immer gelb bis weißlichgelb gefärbt.

Pulsatilla-Arten, die die Ebene bis mittlere Gebirgslagen besiedeln, blühen hingegen bläulich, blau, blauviolett oder violett. Dies gilt z.B. für alle Arten der Sektion *Semicampanaria* und *Pulsatilla* Subsektion *Vulgares* (zur Veränderung der Blütenfarbe während der Anthese von einem rötlichen Violett zu einem Blauviolett bis Hellblau s. Remissionsspektrum bei Kratochwil 1988c).

Eine Blaufärbung findet sich auch innerhalb der Sektion *Pulsatilla* Subsektion *Pratenses* bei *P. montana* (Hoppe) Rchb. und *P. rubra* (Lam.) Del. Beide überschreiten die mittlere Gebirgsstufe in der Regel nicht. Eine Ausnahme macht in dieser Subsektion *P. pratensis* (L.) Mill., bei der die inneren Tepalen häufig gelb getönt sind. Auch diese Art kommt oberhalb der mittleren Gebirgsstufe nicht vor.

P. vernalis Mill. (Sektion *Pulsatilla*, Subsektion *Vernales*) tritt sowohl in tieferen Lagen (in Heiden und lichten Kiefernwäldern) als auch im Gebirge (*Nardetum*, *Caricetum curvulae*) auf. Sie ist außen rosa-rötlich, innen jedoch weiß bis hellschwefelgelb gefärbt und ähnelt somit in ihrer Färbung den Gebirgsarten.

Interessant sind auch die Verhältnisse in der Sektion *Pulsatilla*, Subsektion *Albanae*, da hier sowohl Arten vorkommen, die bis zur mittleren Bergstufe vordringen, als auch solche, die der alpinen Stufe angehören. Erstere (z.B. *P. regeliana* (Maxim.), *P. turczaninowii* (Kryl. et Serg.) sind alle blauviolett gefärbt, die letzteren weiß, gelb, rosa-purpur, wobei die äußeren Tepalen jedoch in einigen Fällen eine blauviolette Tönung haben können.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß innerhalb der Gattung *Pulsatilla* die Arten höherer Gebirgslagen entweder weiße, gelbe oder rosa gefärbte Tepalen besitzen, die auf ihrer Außenseite z.T. jedoch violett überlaufen sein können. Bei Tieflandarten sind hingegen die Tepalen außen und innen blau bis blauviolett gefärbt. Arten, die sowohl im Tiefland als auch im Hochgebirge vorkommen (z.B. *P. vernalis*) sind außen rötlich-violett, innen jedoch immer weiß bis gelb gefärbt. Ausnahmen von dieser Regel sind vorwiegend bei der

Sektion *Pulsatilla*, Subsektion *Patentes* zu finden, wo eine Art (*P. flavescens* (Zuc.) Juz.), die das Tiefland besiedelt, gelbe Tepalen besitzt, eine andere (*P. nuttalliana* (DC.) Bercht. et Presl) bis auf 3500 m vorkommt und blaublütig ist.

b) *Die Blütenfarben der Pulsatilla-Arten - eine phylogenetische Analyse*

Die stammesgeschichtlich ursprünglichen *Pulsatilla*-Arten besitzen weiße Perigonblätter (Sektion *Preonanthus*, Subsektion *Alpinae*), die stammesgeschichtlich abgeleiteten Sippen (z.B. Sektion *Pulsatilla*, Subsektion *Vulgares*) blaue bis blauviolette. Die Veränderung in der Blütenfärbung koinzidiert mit der Eroberung von Trockenstandorten durch einzelne Sippen und der Verlagerung des Blühzeitpunktes auf das zeitige Frühjahr.

Ein Vergleich mit den phylogenetischen Zusammenhängen legt einen mehrmaligen, unabhängig voneinander entstandenen Erwerb der Blaufärbung nahe (z.B. Sektion *Semicampanaria*; Sektion *Pulsatilla*, Untersektion *Albanae*, Untersektion *Pulsatilla*). Gleiches gilt auch für die Entstehung der gelben Blütenfarbe. So hat sich z.B. auf dem Wanderweg der europäischen Sippen der Sektion *Preonanthus* *P. aurea*, eine endemische Art des Kaukasus, abgespalten, die gelbe Perigonblätter besitzt. Auch die auf die Pyrenäen und West- und Zentralalpen beschränkte gelbblütige *P. apiifolia* dürfte aus der weißblütigen, ebenfalls im Alpenraum vorkommenden *P. alpina* hervorgegangen sein.

Daß mit der weiteren stammesgeschichtlichen Entwicklung der Arten der Gattung *Pulsatilla* auch die Blütenfarbstoffe komplizierter werden, zeigen die Untersuchungen von Ensslin (1958). Er versuchte durch eine Analyse der Zusammensetzung der Blütenfarbstoffe die auf morphologischem Wege gefundenen verwandtschaftlichen Zusammenhänge der europäischen *Pulsatilla*-Arten mit papierchromatographischen Methoden zu prüfen. Mit einer Ausnahme (*P. halleri*) hatten dabei alle tetraploiden Arten gegenüber den "diploiden" Vorgängern eine größere Vielfalt an bestimmten Anthocyanidin-Glycosiden. Gottsberger & Gottlieb (1980, 1981) weisen daraufhin, daß die konvergent entstandene Blaufärbung der Blütenblätter innerhalb der Angiospermen eine Kennzeichen hoch abgeleiteter Sippen darstellt (s. auch Gottlieb 1982).

Die Untersektionen der Gattung *Pulsatilla* verhalten sich hinsichtlich der Blütenfärbung sehr einheitlich (Ausnahme: Untersektion *Albanae*). Insgesamt besitzen allein etwa zwei Drittel aller *Pulsatilla*-Arten blauviolett gefärbte Tepalen.

c) *Zur ökologischen Bedeutung der unterschiedlichen Blütenfarben einzelner Pulsatilla-Arten unter besonderer Berücksichtigung der UV-Absorption und Reflexion*

Kerner (1891) begründet die Blaufärbung der Blütenblätter vieler Frühlingsblüher (z.B. *Pulsatilla vulgaris*, *Hepatica nobilis* Mill. u.a.) wie folgt:

“Von einem braungelben Grunde heben sich die blauen Farben jedenfalls

weit besser ab, als von einer grünen Folie, und damit mag es zusammenhängen, daß die Blüten so vieler Pflanzen, welche sich im Frühlinge über das dürre Laub empordrängen, blau verfärbt sind.”

Zum Blühzeitpunkt der blaublütigen an Trockenstandorten vorkommenden *Pulsatilla*-Arten der Trockenrasen ist, wie Kerner (l.c.) erwähnt, durch die dürre Krautschicht, z.T. auch durch offene Kammeisflächen hellbräunlich verfärbt. Schemske et al. (1978) vertreten hingegen die Ansicht, daß sich die weiße Farbe besser eignet, um einen Kontrast gegenüber dem braunen und grünen Hintergrund der Streuschicht oder des Blattwerks hervorzurufen.

Von besonderer Bedeutung für die blütenbesuchenden Insekten ist die Wirkung der Blüten im UV-Bereich.

Mulligan & Kevan (1973), die 68 Pflanzenarten, darunter zahlreiche Ruderal- und Wiesenarten in Kanada blütenökologisch untersuchten, fanden, daß solche Pflanzenarten den höchsten Prozentsatz an Blütenbesuchern und Bestäubern besitzen, deren Kronblätter eine hohe UV-Reflexion aufweisen, einen Blüten- bzw. Blütenstands-Durchmesser von mindestens 2 cm haben und stark duften. Mulligan & Kevan (l.c.) führen den höheren Insektenbesuch gegenüber Arten mit starker UV-Absorption auf die intensivere Kontrastwirkung der im UV reflektierenden Kronblätter zu den UV-absorbierenden grünen Blättern zurück. Einige Untersuchungen zeigen jedoch auch, daß es Lebensräume gibt (z.B. Moore), in welchen Blüten mit UV-Reflexion zur Kontrastierung gegenüber dem absorbierenden Hintergrund nicht vorkommen (Douglas 1983).

Die UV-Reflexion von Kronblättern wird als die verbreitetere Erscheinung (Silberglied 1979), UV-Absorption als der seltenere Fall angenommen (Frohlich 1976). UV-reflektierende Blüten sind nach Guldberg & Atsatt (1975) am häufigsten gelb oder violett gefärbt.

Frohlich (1976) weist darauf hin, daß einheitlich UV-absorbierende Blüten vorwiegend an solchen Standorten vorkommen, deren Hintergrund das UV-Licht reflektiert: weiße Böden, Felsen, Himmel, dicht haarige, blaugrüne Blätter. Die grüne Blattoberfläche reflektiert das UV-Licht nur wenig oder garnicht. Daß die Reizstärke einer Blüte sehr stark vom Kontrast der Umgebung abhängt, konnte Kugler (1947) durch Versuche an Hummeln belegen.

1) Die im UV absorbierenden Blüten der *Pulsatilla*-Arten mit stammesgeschichtlich ursprünglichen Merkmalen

Die weißen bzw. gelben Blüten der ursprünglichen *Pulsatilla*-Arten, die an Gebirgsstandorten vorkommen, absorbieren im UV-Bereich bei 365 nm (Abb. 10). Zahlreiche Arten besiedeln zumeist Bereiche steiniger, felsiger Hänge, Schuttfluren mit sehr lockerer, schütterer Vegetation, z.T. sogar stark reflektierenden Kalkboden. Bei zahlreichen alpinen *Pulsatilla*-Arten (z.B. *P. alba*, *P. alpina*, *P. apiifolia*) liegt der Blütenhorizont in einer Höhe von 20 - 50 cm über dem Boden. Die in gleicher Höhe anfliegenden Hummeln erkennen



Abb. 10 – *Pulsatilla apiifolia*-Blüte: I. im gesamten für uns sichtbaren Wellenlängenbereich; II. im ultravioletten Bereich bei 365 nm; Fotos: A. Kratochwil.

die im UV absorbierenden Blüten, da sie zu dem im UV streuenden Himmel kontrastieren. Aus diesen Gründen besteht für die alpinen *Pulsatilla*-Arten kein Selektionsdruck, durch eine andere Blütenfärbung ihre Attraktivität für Bestäuber zu erhöhen.

Dies schließt natürlich nicht aus, daß in der alpinen Stufe dennoch Pflanzenarten mit blauen Blüten bzw. Blütenständen existieren können, so z.B. Arten der Gattung *Gentiana* (*Gentianaceae*) oder *Campanula* (*Campanulaceae*). Deshalb sind im Einzelfall u.a. folgende Gesichtspunkte zu prüfen:

- 1) Handelt es sich um eine entomophile Pflanzenart?
- 2) Aus welchen Insektenarten bzw. -taxa setzt sich der Blütenbesucher-Kreis zusammen und welches sind die Hauptbestäuber?
- 3) Reagiert die Blüte im UV-Bereich mit Absorption oder Reflexion?
- 4) In welcher Höhe vom Boden befinden sich die Blüten bzw. Blütenstände; müssen sie sich vom Untergrund oder vom Himmel kontrastierend abheben?
- 5) Welche Reflexions- bzw. Absorptionseigenschaften besitzt der Unter- bzw. Hintergrund während der Blühzeit?
- 6) Wie ist das Anflugverhalten der Bestäuber?

Auch andere Pflanzenarten, deren Blüten nicht gegen die Krautschicht, sondern gegen den Himmel kontrastieren müssen, absorbieren im UV-Bereich, z.B. *Ranunculus nemorosus* DC., *Scabiosa columbaria* L.

- 2) Das im UV absorbierende *Androeceum* und reflektierende Perigon der Blüten der *Pulsatilla*-Arten mit stammesgeschichtlich abgeleiteten Merkmalen

Die blauviolettten Blüten der stammesgeschichtlich jüngeren Tieflandarten befinden sich im bestäubungsbiologisch entscheidenden Zeitraum der Anthese nur in ca. 5 - 15 cm Höhe über dem Boden. Sie besitzen ein im UV-Bereich reflektierendes Perigon und absorbierendes *Androeceum* (Abb. 11). Das reflektierende Perigon hebt sich gut von der im UV absorbierenden Vegetation ab. Die Flughöhe der Kleinbienen liegt in ca. 10 - 20 cm Höhe. Auch auf weite Entfernung sind die Blüten für die Kleinbienen im UV-Bereich gut erkennbar.

Eine Prüfung ergab, daß sich getrocknete vegetative Pflanzenteile im UV-Bereich nicht erheblich von frischen unterscheiden: Sie absorbieren beide

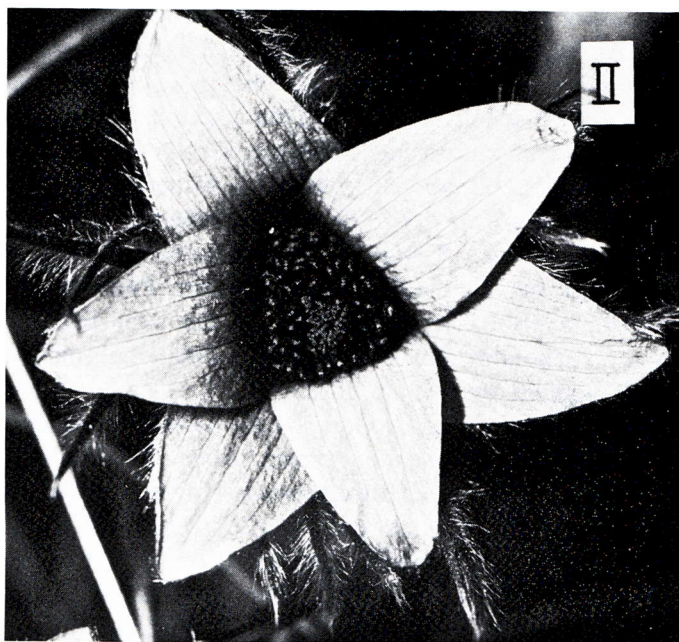


Abb. 11 – *Pulsatilla vulgaris*-Blüte: I. im gesamten für uns sichtbaren Wellenlängenbereich; II. im ultravioletten Bereich bei 365 nm ; Fotos: A. Kratochwil.

ungefähr im selben Umfang die UV-Strahlung. In Abb. 12 sind als Beispiel getrocknete Halme von *Stipa pennata* L. und frische Blätter von *Poa angustifolia* L. im sichtbaren und im UV-Bereich dargestellt. Während sich getrocknete und frische Pflanzenteile im sichtbaren Bereich sehr deutlich voneinander unterscheiden, zeigen sie im UV-Bereich eine recht ähnliche Absorption.

Gegenüber den ursprünglichen *Pulsatilla*-Arten ist die Blüte der abgeleiteten Arten nun auch im UV-Bereich "zweifärbig" und besitzt damit für apoide Hymenopteren eine besonders attraktive Signalwirkung. Durch diese "Zweifärbigkeit" wird die Blüte darüberhinaus als Signalsender für den Blütenbesucher von der Farbe des Untergrundes unabhängig. Diese "Strategie" findet sich bei vielen entomophilen Pflanzenarten, z.B. bei *Helianthemum nummularium* (L.) Mill., das sich von den getrockneten Halmen von *Stipa pennata* deutlich nur im UV-Bereich abhebt (Abb. 12). Unter diesen Gesichtspunkten könnte der Erwerb der blauviolettten Blütenfarbe innerhalb der Gattung *Pulsatilla*, die im UV-Bereich eine Reflexion ermöglichte, auch eine Präadaptation gewesen sein, Standorte zu besiedeln, an denen die Blüten unabhängig von der Farbqualität des Untergrundes für anthophile Insekten immer gut sichtbar sind.

Eine Analogie zu den hier an *Pulsatilla*-Arten dargelegten Phänomenen läßt sich auch bei bestimmten Vertretern der Gattung *Potentilla* aufzeigen. Im sichtbaren Bereich unterscheiden sich die Blütenblätter von *Potentilla fruticosa* L., *P. aurea* L., *P. tabernaemontani* Aschers., *P. reptans* L., *P. heptaphylla* L. (L.) Rausch., *P. nivea* L. und *P. erecta* (L.) nicht, im UV-Bereich jedoch sehr deutlich (s. die Aufnahmen von Daumer 1958, Kugler 1963). Während *P. fruticosa*, die steinige Halden im Himalaja bis in eine Höhe von 5000 m besiedelt (Hess, Landolt & Hirzel 1977) auf der gesamten Perianth-Oberfläche und *P. aurea*, die auf sehr kurzrasigen steinigen Matten der hochmontan-subalpinen Stufe vorkommt, bis auf einen dünnen Außensaum im UV-Bereich absorbiert, nimmt der Bereich der außen reflektierenden Oberfläche bei den übrigen Arten, die in *Festuco-Brometea*- und *Molinio-Arrhenatheretea*-Gesellschaften vorkommen bis zur Hälfte der gesamten Perianthoberfläche ein (*P. tabernaemontani*; s. Abb. 13). *P. nivea*, die in der subalpinen und alpinen Stufe im *Elynetum* vorkommt, absorbiert auf den Petalen ähnlich wie *P. aurea* im UV (Remissionsspektrum: Kevan 1972).

In der Gattung *Potentilla* ist Apomixis eine häufige Erscheinung, so daß bei vielen der heute vorkommenden Arten eine Blüten-Kontrastierung gegenüber der Umgebung für die Blütenbesucher nicht notwendig erscheint. Dennoch ist, wie in Kapitel 4 noch ausführlicher behandelt wird, gerade bei den Vertretern der Gattung *Potentilla* der Anteil oligolektischer Bienenarten besonders hoch (z.B. *Andrena potentillae* Panzer 1809, *A. falsifica* Perkins 1915, *A. viridescens* Viereck 1916, *A. saundersella* Perkins 1914; *Andrenidae*, *Hymenoptera Apoidea*), so daß die Entstehung der Apomixis innerhalb der Gattung sicherlich jüngeren Datums ist.

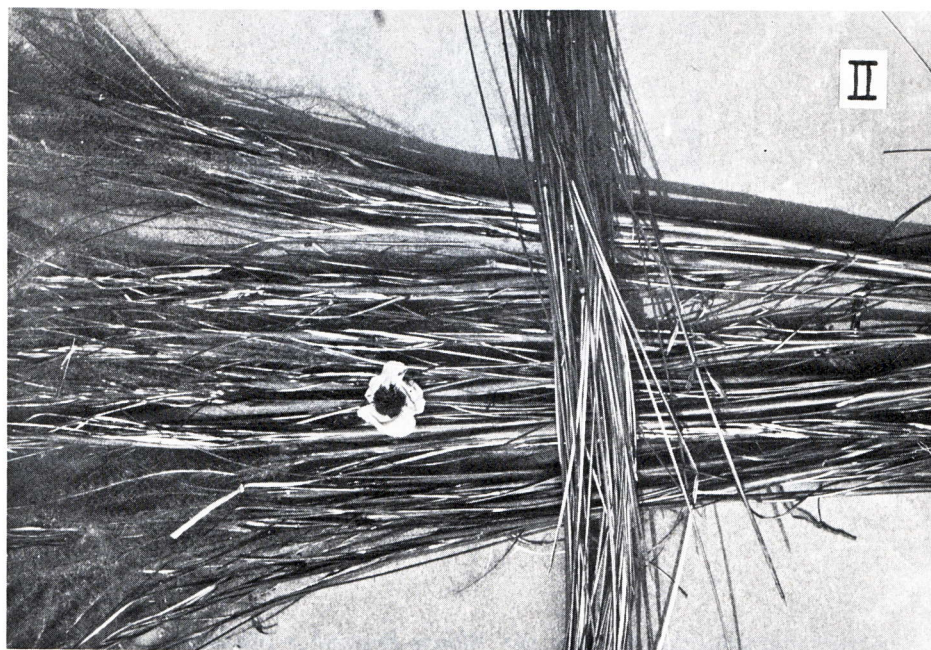


Abb. 12 – Getrocknete Halme von *Stipa pennata*, frische daraufliegende Blätter von *Poa angustifolia* und eine auf den *Stipa*-Halmen liegende *Helianthemum nummularium*-Blüte: I. im gesamten für uns sichtbaren Wellenlängenbereich; II. im ultravioletten Bereich bei 365 nm ; Fotos: A. Kratochwil.

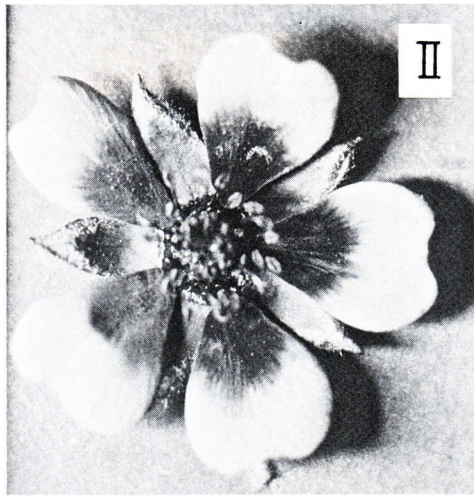
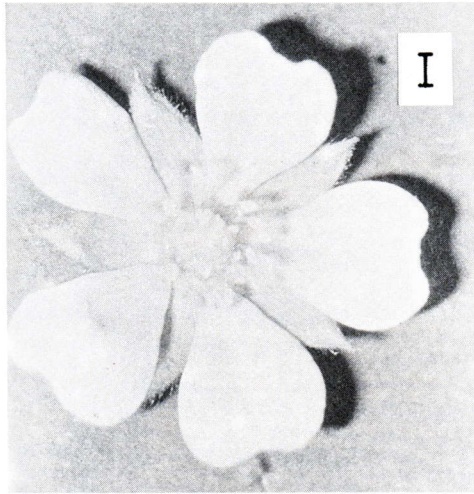


Abb. 13 – *Potentilla tabernaemontani*-Blüte: I. im gesamten für uns sichtbaren Wellenlängenbereich; II. im ultravioletten Bereich bei 365 nm; Fotos: A. Kratochwil.

2.4 Arealgeographische Aspekte der Blüten-Bestäuber-Bindung

Das Beispiel *Pulsatilla vulgaris* zeigt auch die Bedeutung areal-geographischer, floren- und faunengeschichtlicher Aspekte in der Blüten-Blütenbesucher-Beziehung auf.

An der Bildung von *P. vulgaris* s. str. waren nacheiszeitlich einerseits die aus dem Osten stammende *Pulsatilla grandis* beteiligt, deren Hauptverbreitung im pannonischen Raum liegt, und deren Stammform dort die letzte Eiszeit überdauerte, andererseits die aus dem Westen vom Submediterranean-Gebiet kommende *P. rubra*, die wahrscheinlich ebenfalls postglazial durch Verdoppelung der Chromosomenzahl aus *P. montana* entstanden ist (Voelter-Hedke 1955).

Als Entstehungszentrum der Subsektion *Vulgares* nimmt Zimmermann (1952) den südöstlichen Teil Europas (Niederösterreich/ Ungarn) an. Ein entscheidender Schritt war voreiszeitlich die Verdoppelung der Chromosomenzahl; Winkler (1962) geht davon aus, daß diese Polyploidisierung im illyrisch-pannonischen Raum im Norden der jugoslawischen Gebirge stattgefunden hat.

Bei dem Hauptbestäuber *Lasioglossum lineare* handelt es sich um eine subkontinentale Art, die gleichzeitig auch dem ursprünglichen Lebensraum von *Pulsatilla vulgaris* s.l. angehört, und die im pannonischen Gebiet ebenfalls *P. grandis* bestäubt. Auch an der Westgrenze von *P. vulgaris*, an den Reliktstandorten z.B. des Kaiserstuhles, ist dieser Bestäuber "erhalten geblieben".

Auf elsässischer Seite ist der Hauptbestäuber *Lasioglossum malachurum*, eine nah verwandte submediterranean-subkontinental verbreitete Art, die mit großer Wahrscheinlichkeit Mitteleuropa aus einem mediterranen Eiszeitrefugium nacheiszeitlich wiederbesiedelte. *L. lineare* kommt zwar auch dort vor, erreicht jedoch nicht die hohen Individuenzahlen wie *L. malachurum*.

Von wissenschaftlich besonders großem Interesse ist *Pulsatilla halleri*, deren Unterarten einzelne endemische Vorkommen im Raum der Südwest-Alpen, in der Steiermark, in den Karpaten, im Balkan und auf der Krim besitzen (Jalas & Suominen 1989). Diese Art kommt z.B. im Wallis vor, im Mattertal in einer Höhe von 1500 - 2500 m. Sie gehört zu den Arten mit stammesgeschichtlich hoch abgeleiteten Merkmalen und wird zusammen mit der *Pulsatilla vulgaris*-Gruppe in die Untersektion *Vulgares* gestellt. Diese *P. halleri* hat sekundär wieder Gebirgsstandorte erobert. Nach morphologischen Kriterien ist sie mit *P. grandis* verwandt, nach den Blütenfarbstoffen gibt es jedoch nach Ensslin (1958) größere Ähnlichkeiten mit *P. montana*, die südlich der Alpen vorkommt.

Nach der Blütenmorphologie und unseren bisherigen Ergebnissen kann sie nur von einer Kleinbiene bestäubt werden. Auch blüht sie für alpine Arten recht früh. Die Trockenstandorte z.B. an der Findelalp oberhalb Zermatt sind kontinental getönt. Hier verzahnen sich Arten der kontinentalen Trockenstandorte, der *Festucetalia valesiacae*, mit solchen der *Seslerietalia*. Richard (1985) hat diese *P. halleri*-reiche Gesellschaft (*Festuco-Pulsatilletum halleri* und *Sempervivum arachnoideum-Pulsatilla halleri*-Gesellschaft) näher analysiert. An diesen Standorten ist ebenfalls eine kontinental geprägte Wildbienen-Gemeinschaft zu erwarten, die in Kürze untersucht werden soll.

2.5 Zur Frage der Co-Evolution

Am Beispiel der Gattung *Pulsatilla* läßt sich zeigen, wie innerhalb einer Pflanzengattung durch Eroberung neuer Standorte durch einzelne Arten, hier die kontinental getönten Trockenrasen der planaren bis montanen Stufe, Anpassungen an den dort vorhandenen und lizenzierten Bestäuberkreis im Blütenbau notwendig wurden: Sie betreffen die Nektarien, das Involucrum und die Blütenfarbe.

In diesem Beispiel sind die Bestäuber Schrittmacher in der Blütenevolution. Ein wichtiges Indiz hierfür ist auch die Koinzidenz mehrerer gemeinsam auftretender Merkmale innerhalb der Stammesgeschichte der Gattung *Pulsatilla*, die von großer blütenbiologischer Bedeutung sind, und deren Entstehung auf den Selektionsdruck eines bestimmten Bestäuberkreises (Kleinbienen) zurückgeführt werden kann. So korreliert der Wechsel der Blütenfarbe, die Verwachsung des Involucrum, die Entwicklung der Nektarien, die Vorverlagerung des Blühzeitpunktes u.a. signifikant miteinander.

Interessant ist der Zusammenhang, daß innerhalb der Gattung *Pulsatilla* wahrscheinlich mindestens zweimal unabhängig voneinander ein Lebensraumwechsel zu Trockenstandorten der Tieflagen gelungen ist: innerhalb der Sektionen *Semicampanaria* und *Pulsatilla*. Innerhalb letzterer hat die Untersektion *Albanae* hierbei eine Schlüsselstellung.

Die jüngeren Sippen der Gattung blühen so früh im Jahr, daß eine Konkurrenz mit anderen Pflanzenarten um die Bestäuber nicht oder nur in geringem Umfang besteht. So blühen mit *Pulsatilla vulgaris*, z.B. in einem *Mesobrometum*, synchron und syntop so früh im Jahr zunächst keine anderen Pflanzenarten; erst zu einem Zeitpunkt, an dem das Blühmaximum von *P. vulgaris* bereits weit überschritten ist, kommen *Viola hirta* L., *Potentilla tabernaemontani* Aschers. und *Taraxacum laevigatum* (Willd.) DC. in Blüte (Kratochwil 1984).

Für eine radiärsymmetrische Art, die auf eine Insektenbestäubung unbedingt angewiesen ist, erscheint die Strategie des extremen Frühblüherers als eine der wenigen Möglichkeiten, einem höheren Konkurrenzdruck um die Bestäuber zu entgehen. Zahlreiche Anpassungen an die ursprünglichen Gebirgsstandorte erweisen sich als Präadaptationen für einen frühen Blühzeitpunkt mit den zum Teil damit verbundenen ungünstigen Witterungsbedingungen (s. ausführlich Kratochwil 1984a).

Bei den Bestäubern handelt es sich z.B. in dem am besten untersuchten Fall von *P. vulgaris* um soziale (*Lasioglossum lineare*, *L. malachurum*) bzw. um bivoltine Bienenarten (*Andrena bicolor*), die allein schon aufgrund ihrer längeren Flugzeit im Jahr sich euryanth verhalten müssen und sich nicht auf eine Pflanzenart spezialisieren können.

Co-Evolution bedeutet, daß zwei Partner oder Partnersysteme in gegenseitiger Abhängigkeit evolvieren und dabei spezifische Anpassungen unter wechselseitigem Selektionsdruck erwerben.

In der Regel unterscheidet man eine "pairwise coevolution" (sensu Paulus 1978, Janzen 1980), bei der in einer mehr oder weniger engen Zweiarten-Beziehung jeweils ein Partner alternierend Anpassungen des anderen selektiert ("reciprocal coevolution") von einer "diffusen bzw. Netz-Coevolution" (Gilbert 1975), bei der mehrere Arten auf beiden Seiten beteiligt sind (waren).

Letzterer Fall liegt bei den *Pulsatilla*-Arten mit abgeleiteten Merkmalen vor, die an Trockenstandorten im kontinentalen Bereich sich an einen Bestäuberkreis von Kleinbienen adaptieren mußten. Als Anpassung der Kleinbienen kann die Vorverlagerung der Flugzeit auf das zeitige Frühjahr und ein spezifisches Sammelverhalten bei niedrigen Temperaturen angenommen werden (Kratochwil 1984a). Spezifische morphologische Co-Adaptationen konnten bei den Bienenarten bisher nicht festgestellt werden.

3. BLÜTENBESUCHER-GEMEINSCHAFTEN VERSCHIEDENER PFLANZENGESELLSCHAFTEN UND VEGETATIONSKOMPLEXE (*XEROBROMETUM*, *MESOBROMETUM*, *MOLINIETUM*, *ARRHENATHERETUM* U.A.), AREALGEOGRAPHISCHE, SYMPHÄNOLOGISCHE, SYNDYNAMISCHE UND SYNGENETISCHE ASPEKTE

3.1 Einführung

Im folgenden geht es auf einer Ebene höherer Komplexität um Blütenbesucher-Gemeinschaften von Wildbienen (*Hymenoptera Apoidea*) und Tagfaltern (*Rhopalocera*, *Hesperiidae*, *Zygaenidae*) in Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexen. Ein Bezug zu definierten Pflanzengesellschaften und Gesellschaftskomplexen wurde deshalb gewählt, da diese unter ökologischen, strukturellen, chorologischen, dynamischen und evolutionsbiologischen Kriterien abgrenzbare, charakterisierbare und typisierbare Einheiten darstellen.

Ein Schwerpunkt der folgenden Analyse liegt darin, Teilzönosen von entomophilen Pflanzenarten und ihren Blütenbesuchern herauszukristallisieren, die in phänologischer, arealgeographischer, floren- und faunengeschichtlicher, aber auch synökologischer Hinsicht eigene Teilsysteme bilden.

3.2 Co-Phänologie von entomophilen Pflanzen und Blütenbesuchern eines ver-saumten Halbtrockenrasens - eine arealgeographische und historische Analyse

Nicht mehr regelmäßig gemähte Halbtrockenrasen (*Mesobrometum*), die Übergangsstadien zwischen Halbtrockenrasen einerseits und Saumgesellschaften der *Trifolio-Geranietaea*, *Glechometalia* und *Epilobietalia* andererseits darstellen, gehören mit zu den artenreichsten, im Jahresverlauf blumenbuntesten und farbenprächtigsten Pflanzengesellschaften Mitteleuropas (Kratochwil

1983, 1984a, b; Wilmanns 1975, 1989a; Wilmanns & Kratochwil 1983). Auf nur 50 m² kommen bis zu 78 Pflanzenarten vor, so z.B. im südwestdeutschen Raum im Gebiet des Kaiserstuhls (Wilmanns 1977).

Der hohe Artenreichtum beruht darauf, daß die typischen Arten der *Festuco-Brometea* zwar im Laufe der Sukzession quantitativ abnehmen, aber von den eindringenden Arten der *Trifolio-Geranietea* nicht völlig verdrängt werden (Wilmanns 1975, 1989a; Wilmanns & Kratochwil 1983).

Die Zunahme von Saumarten belegt auch ein Stetigkeitsvergleich zwischen Aufnahmen von v. Rochow (1948) mit eigenen Aufnahmen (Tab. 3); zu entsprechenden Ergebnissen kamen auch Wilmanns und Mitarbeiter bei einer genauen Analyse der Mesobrometen im gesamten Gebiet (Bürger 1980; Wilmanns 1975, 1989a).

Tab. 3
STETIGKEITSVERGLEICH EINIGER SAUMPFLANZEN-ARTEN: AUFNAHMEN VON V. ROCHOW (1948)
UND KRATOCHWIL (1984a)

Zunahme Saum-Pflanzenarten: Stetigkeitsvergleich		
A:	22 Aufnahmen	V. ROCHOW, 1944
B:	37 Aufnahmen	KRATOCHWIL, 1982
	A	B
<i>Bupleurum falcatum</i> L.	++	III+-2
<i>Coronilla varia</i> L.	II+-2	IV+-2
<i>Peucedanum cervaria</i> (L.) Lap.	.	II+-2
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i> Med.	r	II+-1
<i>Geranium sanguineum</i> L.	II+-1	v+-2
<i>Galium glaucum</i> L.	r+	III+-2
<i>Aster amellus</i> L.	r+	v+-2
<i>Origanum vulgare</i> L.	II+-1	v+-2
<i>Viola hirta</i> L.	r+	III+-1
<i>Inula conyza</i> DC.	.	III+-1

Dieser große Pflanzenartenreichtum spiegelt sich auch in einer entsprechend großen Artenmannigfaltigkeit an Tierarten wider. So ergaben nur zweijährige Untersuchungen über die blütenbesuchende Entomofauna auf einem nur 0,4 ha großen versauerten Halbtrockenrasen-Hang im Zentrum des Kaiserstuhls das Vorkommen von allein 132 Wildbienen-, 60 tagfliegenden Schmetterlings- und 70 Schwebfliegen-Arten (Abb. 14). Im Falle der Wildbienen und Tagfalter entspricht dies ungefähr 1/3 bis 1/4 aller in der Bundesrepublik Deutschland vorkommenden Arten.

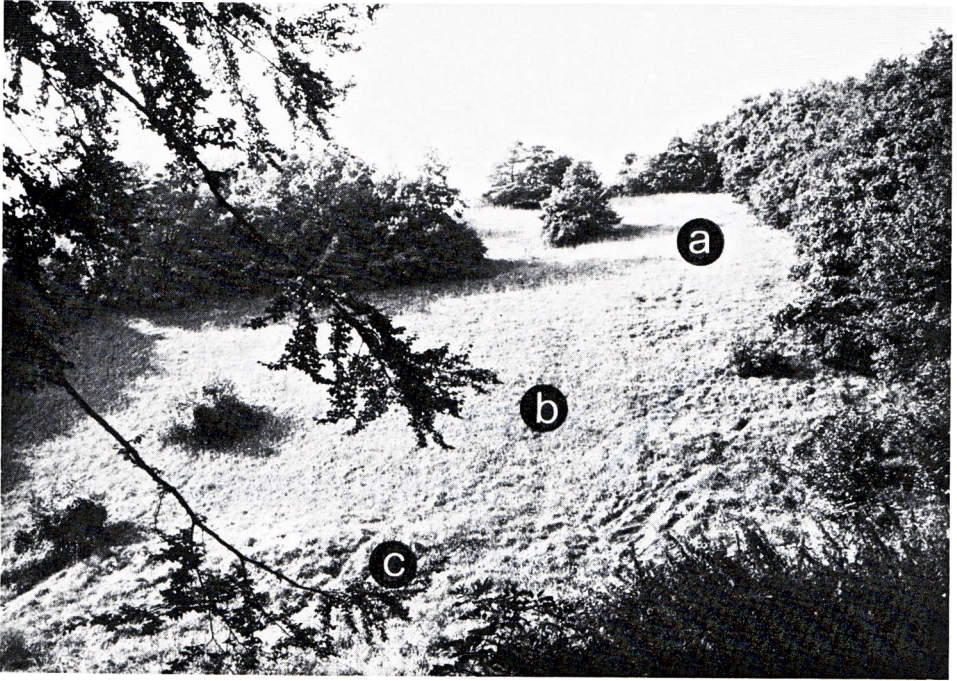


Abb. 14 – Die 4000 m große Untersuchungsfläche im Zentrum des "Kaiserstuhls", eine etwa 100 km große, lößüberdeckte Erhebung vulkanischen Ursprungs inmitten der Südlichen Oberrheinebene. Der steile, südost-exponierte Hang wird von einem versäumten *Mesobrometum* überzogen, das im oberen Teil (a) einer trockenen Subassoziation zuzuordnen ist (*Mesobrometum globularietosum*), im unteren Teil (b) einer frischeren Subassoziation (*Mesobrometum primuletosum*). Am Hangfuß (c) geht das *Mesobrometum primuletosum* in eine *Arrhenatheretum*-Brache über. Umgeben ist die Fläche von Beständen des *Ligustro-Prunetum*, das zu dem angrenzenden *Quercu-Carpinetum luzelotosum* vermittelt; Foto: A. Kratochwil.

Die Halbtrockenrasen des südwestdeutschen Raumes zeichnen sich durch einen für mitteleuropäische Verhältnisse besonders hohen Prozentsatz an submediterranen und subkontinentalen Pflanzen- und Tierarten aus. Im Untersuchungsgebiet gehören allein 45% der entomophilen Pflanzenarten dem submediterranen und 16% dem subkontinentalen Florenelement an, unter den Wildbienen und Schmetterlingen 12 bzw. 18% dem submediterranen, 4 bzw. 12% dem subkontinentalen. Diese Arten leben hier am Rande ihres Verbreitungsareals (Abb. 15, 16). Ihr Vorkommen ist nur aus der Floren- und Faunengeschichte zu verstehen: In der Spät- und Nacheiszeit sind kontinentale Steppenarten, in der postglazialen Wärmezeit (sub-)mediterrane Arten nach Mitteleuropa eingewandert. Einst weit in Mitteleuropa verbreitet, kommen diese heute nur noch inselartig an klimatisch besonders begünstigten Standorten vor, so z.B. in den Steppenheide-Gebieten Südwestdeutschlands.



Abb. 15 – Die Lage des Untersuchungsgebietes in Zentraleuropa.

Sowohl die Blühzeiten der entomophilen Pflanzenarten, aber auch die Flug- und Aktivitätszeiten der einzelnen blütenbesuchenden Insektenarten, lassen eine deutliche jahreszeitliche Staffelung erkennen (Kratochwil 1983). Die Reihenfolge der sich jahreszeitlich abwechselnden Arten ist auch im Vergleich der Jahre weitgehend konstant.

Eine phänologische Analyse der nach verschiedenen Arealtypen aufgeschlüsselten Arten (Blühzeiten der entomophilen Pflanzenarten / Flugzeiten der Wildbienen- und Schmetterlings-Arten) ergibt 4 jahreszeitliche Abschnitte, die nach dem arealgeographischen Schwerpunkt der sie aufbauenden Arten benannt werden können: eurosibirische Phase (März/April), submediterrane Phase (Mai/Juni), eurosibirische Phase (Juli), eurosibirische Phase mit subkontinentalen und submediterranen Elementen (August/September) (Abb. 17).

Da sich die Vegetation (entomophile Pflanzenarten), Apido- und Lepido-fauna ein und desselben Geoelementes phänologisch weitgehend identisch verhalten, liegt es nahe, dieses Ergebnis in Zusammenhang mit den in den Hauptverbreitungs-Gebieten vorherrschenden Klimabedingungen zu sehen:

- eine lange Vegetationsperiode im eurosibirischen Bereich

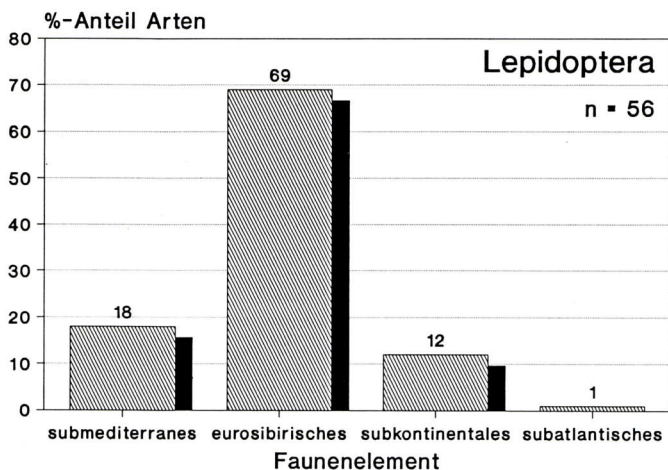
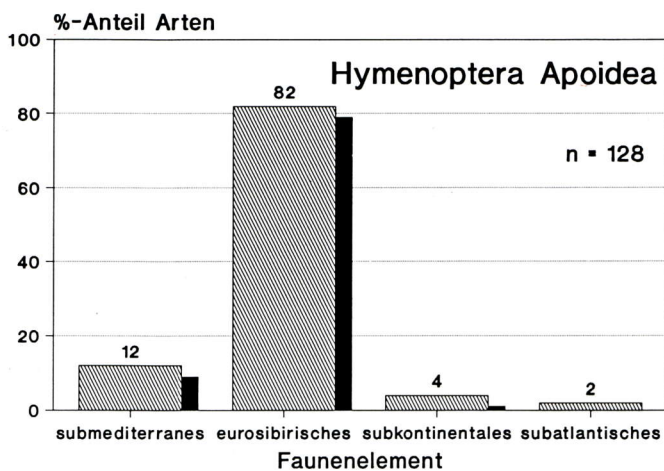
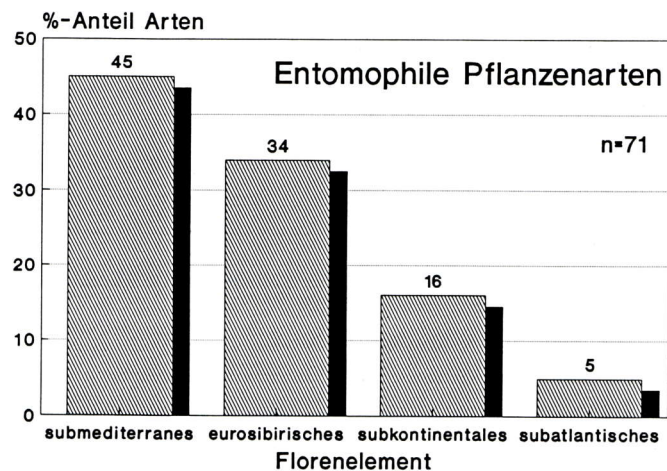


Abb. 16 – Das Arealtypen-Spektrum der entomophilen Pflanzenarten, Wildbienen- und Schmetterlings-Arten des Untersuchungsgebietes.

	MÄRZ	APRIL	MAI	JUNI	JULI	AUGUST	SEPTEMBER
BLÜHZEIT VEGETATION	EUROSIBIRISCHE SUBMEDITERR. EUROSIBIRISCHE ARTEN + ARTEN ARTEN SUBKONTINENTALE ELEMENTE						
FLUGZEIT APIDOFAUNA	EUROSIBIRISCHE SUBMEDITERR. EUROSIBIRISCHE ARTEN + ARTEN ARTEN SUBMEDITERRANE SUBKONTINENTALE ELEMENTE						
FLUGZEIT LEPIDOFAUNA	EUROSIB. SUBMEDITERR. EUROSIBIRISCHE ARTEN + ARTEN ARTEN SUBMEDITERRANE SUBKONTINENTALE ELEMENTE						
	I		II		III		IV

Abb. 17 – Vergleich von phänologischen (Blühzeit der entomophilen Pflanzenarten / Flug- und Aktivitätszeit der Wildbienen und Tagfalter) und arealgeographischen Zusammenhänge von Vegetation, Apido- und Lepidofauna.

I = eurosibirische Phase

II = submediterrane Phase

III = eurosibirische Phase

IV = eurosibirische Phase mit submediterranen und subkontinentalen Elementen.

— eine Beschränkung der Vegetationsperiode im submediterranen und im subkontinentalen Bereich auf Frühjahr/Frühsummer und Herbst. Der Sommer und Hochsummer weisen zu hohe Temperaturen auf (Walter & Lieth 1960) und erzwingen entweder einen Abschluß der Individualentwicklung oder das Einschalten eines Dormanz- bzw. Diapausestadiums (Aestivation).

Die Bindung einzelner Arten bezüglich ihres jahreszeitlichen Vorkommens an bestimmte günstige Zeiträume ihres Hauptverbreitungsgebietes spiegelt sich somit auch im Untersuchungsgebiet, das am Rande des Hauptverbreitungsgebietes liegt, wider. Die Haupt-Blühzeit (Mai) der folgenden submediterran verbreiteten Arten ist sowohl im Untersuchungsgebiet in Mitteleuropa als auch im Zentrum ihres Hauptverbreitungsgebietes fast identisch: *Dianthus carthusianorum* L. (*Caryophyllaceae*), *Himantoglossum hircinum* (L.) Spreng. (*Orchidaceae*), *Hippocrepis comosa* L. (*Fabaceae*), *Onobrychis viciifolia* Scop. (*Fabaceae*), *Salvia pratensis* L. (*Labiatae*); phänologische Angaben für den Mediterran-Raum: Pignatti (1982).

Neben diesem zum Teil auf klimatische Gründe zurückführbaren recht einheitlichen phänologischen Verhalten der Arten eines Arealtyps, können auch rezent wirkende Konkurrenzverhältnisse, die besonders in einer artenrei-

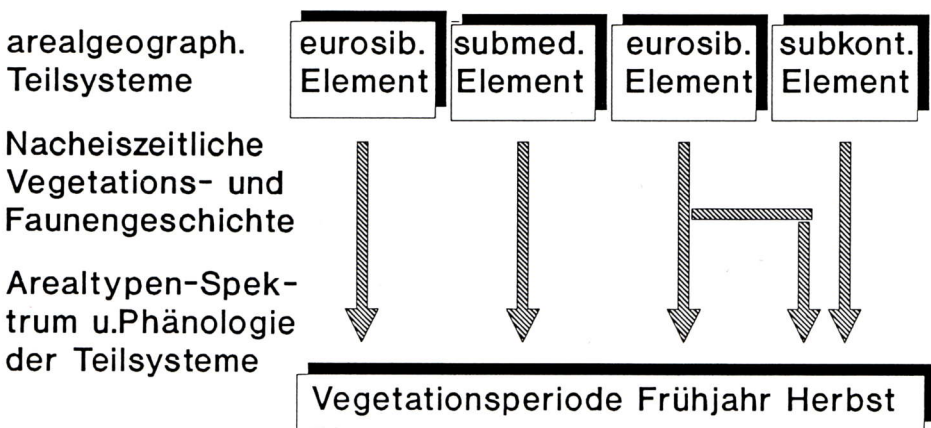
chen Biozönose wirken, einen wichtigen Einfluß auf die Phänologie haben. Eine Koexistenzmöglichkeit von Arten verschiedenen Arealtyps ist besonders dann gegeben, wenn bereits bestimmte Adaptationen vorhanden sind, über die ein Konkurrenzausschluß besteht. Ich bezeichne diese als "Präadaptationen zur Koexistenz".

Als eine Präadaptation könnte z.B. die Bindung einer Pflanzenart an einen bestimmten Bestäuberkreis und die bestimmter blütenbesuchender Insektenarten an Pflanzen ein- und desselben Arealtyps angenommen werden. Eine detaillierte Analyse zeigte für die Blüten-/Blütenbesucher-Gemeinschaft von Halbtrockenrasen, daß in der Tat die blütenbesuchenden Insektenarten eines bestimmten Arealtyps diejenigen Pflanzenarten bevorzugen, die demselben Geoelement angehören. Einen solchen Zusammenhang konnten wir bereits bei *Pulsatilla vulgaris* und ihrem Hauptbestäuber im südwestdeutschen Raum, *Lasioglossum lineare*, nachweisen.

Man kann aus diesem Ergebnis schließen, daß die verschiedenen Teilsysteme mit den für sie charakteristischen Pflanzen- und Blütenbesucher-Bindungen auf eigenen coevolutiv entstandenen Beziehungen der Zönosen der Ursprungsgebiete beruhen. Daß die Bindungen innerhalb solcher Teilzönosen größer sind, liegt unter anderem an der längeren gemeinsamen Geschichte, die zu engeren Verknüpfungen und Co-Adaptationen geführt haben (Abb. 18).

Für die heutige Zusammensetzung des Biosystems "entomophile Pflanzen / Blütenbesucher des *Mesobrometum*" spielt die nacheiszeitliche Floren- und Faunengeschichte eine entscheidende Rolle. Sie paust sich phänologisch durch (Abb. 18).

Zönose der Ursprungsgebiete



Zönose des Untersuchungsgebietes

Abb. 18 – Die arealgeographischen Teilsysteme des Untersuchungsgebietes und ihr Einfluß auf die Phänologie.

Solche Teilzönosen, die eine gleiche floren- und faunengeschichtliche Entwicklung durchlaufen haben, gekennzeichnet durch eine bestimmte biogeographische Zugehörigkeit, zeigen eine ähnliche selektiv bedingte Phänologie, die ich als "Co-Phänologie" bezeichne (Kratochwil 1988d).

3.3 Zur Bindung von Blütenbesuchern und entomophilen Pflanzenarten desselben Geoelementes

3.3.1 Einführung

Im folgenden soll die Hypothese, daß blütenbesuchenden Insektenarten (Wildbienen, Tagfalter) eines bestimmten Arealtyps diejenigen Pflanzenarten bevorzugen, die demselben Geoelement angehören, durch eigene Beobachtungen auch aus anderen Untersuchungsgebieten, aber auch durch Angaben aus der Literatur, einer kritischen Prüfung unterzogen werden.

Alle in der Bundesrepublik vorkommenden, im Blütenbesuch spezialisierten Wildbienen-Arten, das sind innerhalb der 517 Arten etwa 120 Arten, wurden näher analysiert, ebenfalls einige, etwa 30 Tagfalter-Arten. Zur Auswertung lagen für apoide Hymenopteren ca. 2000 eigene Blütenbesuchs-Beobachtungen und etwa ebenso viele aus der Literatur vor. Für Lepidopteren konnten ca. 1000 eigene Beobachtungen zugrundegelegt werden, in der Literatur waren nur wenige Informationen über Nektarpflanzen von Tagfaltern zu finden.

Die Ergebnisse werden im folgenden gesondert für das eurosibirische, submediterrane und subkontinentale Geoelement besprochen.

3.3.2 Das eurosibirische Element

Wildbienen und zahlreiche Tagfalter mit eurosibirischer Verbreitung zeigen im Blütenbesuch eine Präferenz für eurosibirisch verbreitete Pflanzenarten, auch wenn zum selben Zeitpunkt submediterrane und subkontinentale Pflanzenarten syntop blühen. Dies gilt nicht nur für stenante Arten mit einer hohen Präferenz für nur bestimmte Pollen- und Nektarpflanzen, sondern auch für einige euryante Arten, die ein breiteres Pflanzenarten-Spektrum nutzen.

Bei den von den eurosibirisch verbreiteten Blütenbesuchern genutzten, ebenfalls eurosibirisch verbreiteten Pflanzenarten handelt es sich um:

(A) Pflanzenarten mit ursprünglicher Verbreitung in Flußauen

Einige *Andrena*-Arten (Beispiele s. Tab. 4) besitzen eine Präferenz für *Potentilla tabernaemontani* Aschers., die u.a. ihren natürlichen Verbreitungs-

schwerpunkt in trockeneren Bereichen der Flußbaue (z.B. in *Sedo-Scleranthetea*-Gesellschaften auf Kiesinseln) hat und für *Veronica chamaedrys* L., die ursprünglich an feuchteren Standorten in der Flußbaue vorkommt (Zoller 1954).

Als Beispiel sind bestimmte Sandbienen-Arten zu nennen, die eine euro-sibirische Verbreitung besitzen und z.B. nur Pollen an *Potentilla tabernaemontani* und *Veronica chamaedrys* sammeln.

Auch die Nahrungspräferenzen zahlreicher auf *Salix* spezialisierte *Andrena*-Arten, ebenso die der Seidenbiene *Colletes cunicularius* (Linnaeus 1761) (Abb. 19, Tab. 4) deuten auf den ursprünglichen Lebensraum dieser Arten hin: Flußauen.



Abb. 19 – Die Seidenbiene *Colletes cunicularius* auf *Salix cineraria* L., auf dem Bild ein Männchen bei der Nektaraufnahme an einem karpellaten Weiden-Kätzchen; Foto: A. Kratochwil.

Die Bindung vieler Wildbienen-Arten an Pflanzen, die in Flußauen vorkommen, ist auch unter dem Gesichtspunkt der nacheiszeitlichen Wiederbesiedlung Mitteleuropas von Bedeutung, da für viele Bienenarten Rhône/Rhein und Donau als wichtige Wanderwege angenommen werden (Stoekhert 1954).

TAB. 4

BIENEN- UND SCHMETTERLINGS-ARTEN (*HYMENOPTERA APOIDEA*, *LEPIDOPTERA*) DES EUROSIBIRISCHEN FAUNENELEMENTES UND IHRE BLÜTENBESUCHS-PRÄFERENZEN. DIE AREALGEOGRAPHISCHE ZUORDNUNG DER ERWÄHNTEN PFLANZENARTEN FOLGT MEUSEL, JÄGER & WEINERT (1965 FF.), OBERDORFER (1983) UND ZOLLER (1954)

- 1 verbreitet in Mittel- und Westeuropa
- 2 hauptsächlich in Mitteleuropa verbreitet, aber auch im subkontinentalen Bereich; meidet das nördliche Europa
- 3 weitverbreitet in Europa, hauptsächlich Mitteleuropa, jedoch nicht in den sibirischen Bereich vordringend
- 4 weitverbreitet in Europa und weit nach Sibirien reichendes Verbreitungsgebiet
- 5 mitteleuropäisch verbreitet, kommt aber auch im Submediterraneanraum vor, fehlt im Norden Europas
- 6 besucht auch einige Asteraceen
- 7 besucht auch Labiaten
- 8 auch im subkontinentalen Bereich vorkommend.

Eurosibirisches Geolement

Eurosibirisch verbreitete Blütenbesucher (*Hymenoptera Apoidea*, *Lepidoptera*) bevorzugen:

1) **Eurosibirisch verbreitete Pflanzenarten mit ursprünglicher Verbreitung in Flußauen**

Potentilla tabernaemontani Aschers. / *Veronica chamaedrys* L.

HYMENOPTERA APOIDEA

Andrena falsifica Perkins 1915

Andrena labiata Fabricius 1781 ³

Andrena saundersella Perkins 1914

Andrena strohella Stoeckhert 1928 ¹

Andrena subopaca Nylander 1848

Andrena viridescens Viereck 1916 ²

***Salix* sp.**

HYMENOPTERA APOIDEA

Andrena apicata Smith 1847

Andrena clarkella (Kirby 1802)

Andrena gravida Imhoff 1832 ²

Andrena haemorrhoa (Fabricius 1781)

Andrena helvola (Linnaeus 1758)

Andrena jacobi Perkins 1921 ⁴

Andrena morawitzi Thomson 1872

Andrena nycthemera Imhoff 1866

Andrena praecox (Scopoli 1763)

Andrena ruficrus Nylander 1848

Andrena strohella Stoeckhert 1928 ¹

Andrena subopaca Nylander 1848

Andrena vaga Panzer 1799

Andrena ventralis Imhoff 1832

Colletes cunicularius (Linnaeus 1761) ⁴

LEPIDOPTERA

Polygonia c-album Linnaeus 1758 ⁵

2) Eurosibirisch verbreitete Wald-, Mantel und Saum-Pflanzenarten

Lathyrus linifolius (Reich.) Bässl. / *Lathyrus vernus* (L.)

HYMENOPTERA APOIDEA
Andrena lathyri Alfken 1899³

Mantel-Pflanzenarten (z.B. *Rubus*, *Crataegus*, *Prunus*)

Saum-Pflanzenarten (z.B. *Origanum vulgare* L.)

HYMENOPTERA APOIDEA	
<i>Andrena bucephala</i> Stephens 1846 ¹	<i>Andrena fulvida</i> Schenck 1853
<i>Andrena ferox</i> Smith 1847 ⁵	<i>Andrena simillima</i> Smith 1851
<i>Andrena fucata</i> Smith 1848	<i>Andrena trimmerana</i> (Kirby 1802) ⁴
<i>Andrena fulva</i> (Müller 1766) ¹	<i>Andrena varians</i> (Rossi 1792)
LEPIDOPTERA	
<i>Aglais urticae</i> Linnaeus 1758	<i>Inachis io</i> Linnaeus 1758
<i>Aphantopus hyperanthus</i> Linnaeus 1758	<i>Maniola jurtina</i> Linnaeus 1758 ^{4,6}
<i>Aporia crataegi</i> Linnaeus 1758	<i>Mesoacidalia aqlaja</i> Linnaeus 1758 ⁴
<i>Araschnia levana</i> Linnaeus 1758	<i>Pararge aegeria</i> Linnaeus 1758
<i>Argynnis paphia</i> Linnaeus 1758 ⁵	<i>Pieris napi</i> Linnaeus 1758 ^{4,6}
<i>Celastrina argiolus</i> Linnaeus 1758 ⁴	<i>Polygonia c-album</i> Linnaeus 1758 ⁴
<i>Coenonympha pamphilus</i> Linnaeus 1758 ^{4,6}	<i>Thecla betulae</i> Linnaeus 1758
<i>Fabriciana adippe</i> Schiffermüller 1775 ^{4,6}	<i>Thymelicus sylvestris</i> Poda 1761
<i>Heodes tityrus</i> Poda 1761 ⁵	<i>Vanessa atalanta</i> Linnaeus 1758 ⁴

3) Eurosibirisch verbreitete Wiesen-Pflanzenarten

A mit ehemaliger Verbreitung in Wäldern

Cardamine pratensis L./(*Alliaria petiolata* (M.B.) Cav.et Gr.)

LEPIDOPTERA
Anthocharis cardamines Linnaeus 1758⁴

***Primula*-, *Viola*-Arten (einige Saum-Pflanzenarten)**

LEPIDOPTERA
Gonepteryx rhamni Linnaeus 1758⁴

B die als polyplioide Sippen nacheiszeitlich aus diploiden Sippen hervorgegangen sind

Campanula

HYMENOPTERA APOIDEA

Andrena curvungula Thomson 1870 ²

Andrena pandellei Pérez 1895 ⁵

Chelostoma campanularum (Kirby 1802) ³

Chelostoma distinctum Stoeckhert 1929 ²

Chelostoma fuliginosum (Panzer 1798) ⁵

Dufourea dentiventris (Nylander 1848)

Dufourea inermis (Nylander 1848)

Lasioglossum costulatum (Kriechb.1873) ⁵

Melitta haemorrhoidalis (Fabricius 1775)

Osmia mitis Nylander 1852

Knautia

HYMENOPTERA APOIDEA

Andrena hattorfiana (Fabricius 1775) ³

Andrena marginata Fabricius 1776 ⁵

LEPIDOPTERA

Zygaena filipendulae Linnaeus 1758

gelbe Asteraceen (z.B. *Hieracium*)

HYMENOPTERA APOIDEA

Andrena chrysoptera Schenk 1853

Andrena denticulata (Kirby 1802)

Andrena fulva (Christ 1791) ³

Andrena humilis Imhoff 1832 ³

Dasygaster hirtipes (Fabricius 1793) ⁴

Dufourea vulgaris (Schenk 1859)

Heriades truncorum (Linnaeus 1758) ³

Lasioglossum leucozonium (Schrank 1781) ⁴

Lasioglossum lucidulum (Schenk 1859) ⁴

Lasioglossum parvulum (Schenk 1853) ²

Lasioglossum villosulum (Kirby 1802) ⁴

Osmia leaiana (Kirby 1802) ³

Osmia spinulosa (Kirby 1802) ³

Panurgus banksianus (Kirby 1802) ³

Panurgus calcaratus (Scopoli 1763) ³

Fabaceae (z.B. *Lotus*, *Trifolium*)

HYMENOPTERA APOIDEA

Andrena gelrae van der Vecht 1927 ⁴

Andrena intermedia Thomson 1870 ⁴

Andrena labialis (Kirby 1802) ⁴

Andrena wilkella (Kirby 1802) ⁴

Anthidium punctatum Latreille 1809 ⁴

Anthidium strigatum (Panzer 1805) ⁴

Eucera longicornis (Linnaeus 1758) ⁴

Lasioglossum lativentre (Schenk 1853) ⁶

Lasioglossum punctatissimum (Schenk 1853) ³

Megachile circumcincta (Kirby 1802)

Megachile leachella Curtis 1828 ⁵

Megachile nigriiventris Schenck 1768

Megachile versicolor (Smith 1844)

Megachile willughbiella (Kirby 1802)

Melitta leporina (Panzer 1799)

Melitturga clavicornis (Latreille 1806)

Trachusa byssina (Panzer 1798) ³

LEPIDOPTERA

Cyaniris semiargus Rottemburg 1775

Cupido minimus Fuessli 1775 (?)

Papilio machaon Linnaeus 1758 ⁴

Polyommatus icarus Rottemburg 1775 ⁴

Everes argiades Pallas 1771 ⁵

Leptidea sinapis Linnaeus 1758 ⁴

Erynnis tages Linnaeus 1758 ⁴ (?)

Kombination Gruppe A und B

HYMENOPTERA APOIDEA

Osmia aurulenta (Panzer 1799) ⁵

Osmia bicolor (Schrank 1781)

Osmia claviventris (Thomson 1872)

Osmia coerulescens (Linnaeus 1758) ⁴

Osmia leucomelana (Kirby 1802) ⁴

Osmia parietina Curtis 1828

Osmia xanthomelana (Kirby 1802)

(B) Wald-, Mantel- und Saum-Pflanzenarten auch außerhalb von Flußauen

Die eurosibirisch verbreitete Sandbiene *Andrena lathyri* Alfken 1899 sammelt bevorzugt Pollen an *Lathyrus linifolius* (Reich.) Bässl., der häufig in Eichen-Buchen-Wäldern (*Quercus-Carpinetum*) vorkommt, ferner an *L. vernus* (L.) Bernh., mit einem Verbreitungsschwerpunkt in kalkreichen Buchen-Tannen-Wäldern (*Lathyri-Fagetum*). *A. lathyri* kommt häufiger auch in Saumgesellschaften an *Vicia sepium* L. vor.

Ähnliche Zusammenhänge ergeben sich auch für einige eurosibirisch verbreitete Tagfalter. Eine der bevorzugten Nektarquellen von *Leptidea sinapis* Linnaeus 1758 (*Pieridae*) ist, wie bei *Andrena lathyri*, *Lathyrus linifolius*, aber der Falter nutzt auch bestimmte andere Arten lichter Wälder wie z.B. *Viola reichenbachiana* Rchb. (Wiklund 1977). In Wiesengesellschaften saugt *L. sinapis* häufig an gelben Fabaceen, z. B. *Lotus corniculatus*. Die Larven von *L. sinapis* bevorzugen *Lathyrus pratensis* L., eine Art, die heute zwar in Fett-, Naß- und Moorwiesen vorkommt, deren ursprüngliche Standorte jedoch im Saum und in lichten Bereichen von Auenwäldern liegen (Zoller 1954).

Eine Vielzahl eurosibirisch verbreiteter Tagfalter (Beispiele s. Tab. 4) besuchen die Blüten und Blütenstände von Saum-Pflanzenarten (*Origanum vulgare* L. u.a.) und Mantel-Pflanzenarten (*Rubus*, *Crataegus* und *Prunus* u.a.) ein Beispiel unter den Blütenbesuchern wäre *Aphantopus hyperanthus* (*Satyridae*). Die ursprünglichen Standorte dieser Arten sind lichte Wälder oder natürliche Waldrand-Bereiche.

Die Larven von *Araschnia levana* Linnaeus 1758, aber auch die zahlreicher anderer Edelfalter (*Nymphalidae*), die in Europa weitverbreitet sind (*Inachis io* Linnaeus 1758, *Aglais urticae* Linnaeus 1758) fressen monophag an *Urtica dioica*, deren ursprüngliche Standorte sich in den Säumen von Flußufern und in Auenwäldern befinden.

Zahlreiche der hier erwähnten Arten hatten sicher einst ihren ursprünglichen Verbreitungsschwerpunkt in Flußauen (s. Gruppe A).

C Wiesen-Pflanzenarten

a) Wiesen-Pflanzenarten mit ehemaliger Verbreitung in Wäldern

Einige der heutigen Wiesen-Pflanzenarten lassen sich cytotaxonomisch von Waldsippen herleiten wie z.B. *Cardamine pratensis* L. (Dersch 1969, s.

auch Wilmanns 1989b). Die an ihnen stenanthen Blütenbesucher dürften in der Urlandschaft Waldtiere gewesen sein, so z.B. *Anthocharis cardamines* L. (*Pieridae*), der häufig an den Blüten von *Cardamine pratensis* saugt. Diese Annahme wird durch die Beobachtungen von Wiklund & Åhrberg (1978) erhärtet, die für Schweden die Saum- und Waldart *Lathyrus linifolius* als bevorzugte Nektarquelle von *A. cardamines* angeben. Ein weiterer Hinweis, daß diese Schmetterlingsart eine ursprüngliche Waldart sein könnte, sind die beiden bevorzugten Larvenpflanzen *Cardamine pratensis* und *Alliaria petiolata* (M.B.) Cav. et Gr. (Wiklund & Åhrberg 1978), Dennis 1982, Courtney & Duggan 1983). Nach Dennis (1982) wird *A. cardamines* im nördlichen Teil seines Verbreitungsgebietes als Art der Flußufer-Landschaften eingestuft. Ähnliche Zusammenhänge lassen sich auch an anderen Lepidopteren ableiten.

b) Polyploide Wiesensippen, die nacheiszeitlich aus diploiden Ausgangssippen entstanden sind

Zahlreiche stenanth, eurosibirisch verbreitete Wildbienen-Arten, besuchen im eurosibirischen Bereich großflächig verbreitete Wiesenpflanzen, die durch Polyploidisierung nacheiszeitlich aus diploiden Ausgangssippen hervorgegangen sind, z.B. *Knautia arvensis* (L.) Coult. (*Dipsacaceae*), *Campanula* (*Campanulaceae*), *Hieracium*-Arten und andere gelbe *Asteraceae* (Ehrendorfer 1962a, 1962b, 1970) (Tab. 5). Diese erst seit dem Postglazial existierenden Sippen stammen häufig von Pflanzenarten ab, die diploid und entomogam sind, und heute z.B. Reliktstandorte in den Gebirgen des Mediterranraumes besiedeln (Tab. 5). Während der Eiszeit waren diese Gebirge wichtige Refugial- und Residualräume mitteleuropäischer Pflanzen- und Tierarten. Es ist anzunehmen, daß zahlreiche der heute in Mitteleuropa vorkommenden polyploiden Pflanzenarten über Allopolyploidie und Hybridisierung aus diploiden Ausgangssippen nacheiszeitlich hervorgegangen sind. Viele haben hierdurch ihre ökologische Amplitude erweitert und besiedeln heute u.a. auch vielfach anthropogen bedingte Standorte.

Zahlreiche polyploide Pflanzenarten, die von diploiden Ausgangssippen abstammen, sind darüberhinaus zu Apomikten geworden; sie benötigen im Gegensatz zu ihren diploiden Vorfahren keine Insektenbestäubung mehr.

So gibt es, wie bereits erwähnt, Wildbienen-Arten, die angeborenermaßen spezifisch auf *Potentilla tabernaemontani* und *Veronica chamaedrys* sind, z.B. die Sandbiene *Andrena falsifica*.

P. tabernaemontani existiert jedoch erst seit dem Postglazial und benötigt als polyploider Apomikt keinen Bestäuber mehr. Der Blütenbesucher muß also zuvor an den Ausgangssippen gesammelt haben, die di- bzw. tetraploid und entomogam sind. Wir haben es somit in diesem Beispiel mit einer reliktsichen Beziehung zu tun, wo sich ein Partner, hier die Pflanzenart aus der Symbiose gelöst hat, in dem sie Apomikt wurde. Der ehemalige Bestäuber ist

jedoch "funktionslos erhalten" und "hängen geblieben". Nicht in allen Fällen sind jedoch solche stenanthen Bienenarten auch Hauptbestäuber.

Einen Nachweis, daß eine spezifische Wildbienen-Art auch die Ausgangssippen besucht, konnte 1990 in Ungarn bei einer Exkursion der Ostalpin-Dinarischen Gesellschaft für Vegetationskunde erbracht werden: Die Sandbiene *Andrena hattorfiana* (Fabricius 1775) bevorzugt im Blütenbesuch in der Regel *Knautia arvensis* ssp. *arvensis* L. Diese Sippe ist aus dem *Knautia drymeia*-Aggregat hervorgegangen; an *Knautia drymeia* beobachteten wir in Ungarn ebenfalls *A. hattorfiana*.

Da der "AAM", der angeborene Auslösemechanismus, für das Erkennen der spezifischen Nahrungspflanze bei diesen Wildbienen-Arten nur auf Gattungsniveau arbeitet, haben diese polyploiden Sippen die spezifischen Blütenbesucher der Ausgangssippen "mitnehmen" können.

Wir kennen andere Beispiele bei Fabaceen und Asteraceen (Tab. 5).

TAB. 5

POLYPLOIDE, IN EINIGEN FÄLLEN AUCH APOMIKTISCHE PFLANZENARTEN, DIE VON DIPLOIDEN STAMMSIPPEN, ABSTAMMEN UND IHRE STENANTHEN BLÜTENBESUCHER (*Hymenoptera Apoidea*)

Stenanthe Bienenarten	Andrena falsifica Perkins 1915, Andrena saundersella Perkins 1914, Andrena strohella Stoeckert 1928, Andrena subopaca Nylander 1848, Andrena viridescens Viereck 1916	
Bevorzugte polyploide Pflanzenart	Potentilla tabernaemontani Aschers. (polyploid, apomiktisch)	Veronica chamaedrys L. (polyploid, entomogam)
diploide (tetraploide) Stammform	Potentilla cineraria Chaix. Potentilla tommasiana F. W. Schulz und andere submediterrane Arten (di-/tetraploid, entomogam) Reliktarten, Arten glazialer Refugialräume	Veronica prostrata L. und andere submediterrane und subkontinentale Arten (diploid, entomogam)

Stenanthe Bienenart	Andrena curvungula Thomson 1870, Andrena pandellei Pérez 1895, Chelostoma camanularum (Kirby 1802), Chelostoma distinctum Stoeckert 1929, Chelostoma fuliginosum (Panzer 1798), Lasioglossum costulatum (Kriechbaumer 1873) Osmia mitis Nylander 1852	
Bevorzugte polyploide Art	Campanula rotundifolia agg. (tetraploid, entomogam)	
diploide Stammform	"Lanceolatae" (lichte Wälder, Rasengesellschaften) (Pyrenäen u.a.) "Saxicolae" (submed. Fels- und Rasengesellschaften "Pusillae"....(Pionierarten junger Böden im Gebirge) Reliktarten, Arten glazialer Refugialräume	

Stenanthe Bienenart	<i>Andrena fulvago</i> (Christ 1791), <i>Andrena humilis</i> 1832, <i>Dufourea vulgaris</i> (Schenk 1851), <i>Lasioglossum parvulum</i> (Schenk 1853), <i>Lasioglossum villosulum</i> (Kirby 1802), <i>Panurgus calcaratus</i> Scopoli 1763, <i>Osmia spinulosa</i> (Kirby 1802)
Bevorzugte polyploide Art	<i>Hieracium</i> (polyploid, apomiktisch)
diploide Stammform	häufig diploide Arten mediterraner Gebirge (diploid, entomogam) Reliktarten, Arten glazialer Refugialräume

Stenanthe Bienenart	<i>Andrena hattorfiana</i> (Fabricius 1775)
bevorzugte polyploide Art	<i>Knautia arvensis</i> ssp. <i>arvensis</i> L. (tetraploid, entomogam)
diploide Stammform	<i>Knautia drymeia</i> agg. (südosteuropäische Laubmischwälder <i>Knautia longifolia</i> agg. (Saumgesellschaften, Gebirgsrasen) <i>Knautia arvensis</i> agg. (submediterrane Fels- und Rasengesellschaften) (diploid, entomogam) Reliktarten, Arten glazialer Refugialräume

3.3.3 Das submediterrane Element

Stenanthe Wildbienen- und Schmetterlings-Arten, die dem submediterranen Faunenelement angehören, bevorzugen hauptsächlich submediterrane Pflanzenarten von Rasengesellschaften. Sie zeigen u.a. eine deutliche Präferenz für blaue oder rotviolette Asteraceen, wie z.B. die Furchenbiene *Halictus scabiosae* (*Halictidae*) (Abb. 20), ferner eine solche für Brassicaceen, Labiaten oder Cistaceen (Tab. 6). Diese Familien umfassen viele Pflanzenarten, die im Mediterranraum weit verbreitet sind. Einen Schwerpunkt haben z.B. Brassicaceen im submediterranen Bereich an Küsten und Flußläufen, sowie an Fels und Ruderalstandorten. Viele der stenanthen Blütenbesucher konnten auf ihren nacheiszeitlichen Wanderwegen nach Mitteleuropa solche Standorte in den großen Flußtälern finden und ihre Vorzugspflanzen nutzen.

Alle untersuchten submediterran oder zusätzlich submediterran verbreiteten Wildbienen- und Schmetterlings-Arten sind in der Regel charakteristische Offenlandarten, sie meiden als Pollen- und Nektarpflanzen solche der Saum-, Mantel- und Waldgesellschaften.

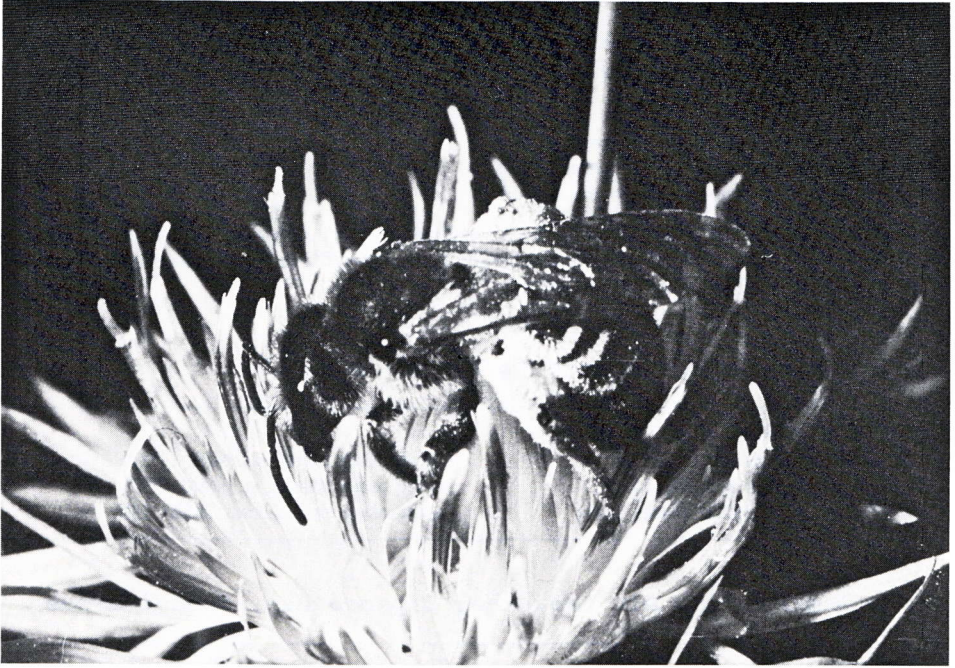


Abb. 20 – Die submediterrän verbreitete Skabiosen-Furchenbiene *Halictus scabiosae* bevorzugt blau- bis rotviolette Asteraceen; hier beim Pollensammeln auf einem Blütenstand von *Centaurea jacea*; Foto: A. Kratochwil.

3.3.4 Das subkontinentale Element

Bei den subkontinental verbreiteten Arten ist z.B. eine Bevorzugung von Boraginaceen feststellbar (Tab. 7). Diese Familie ist im subkontinentalen und kontinentalen Raum durch zahlreiche Arten vertreten. In ihrem Blütenbesuchs-Verhalten ähneln die subkontinentalen Blütenbesucher z.T. den eurosibirischen Arten; sie besuchen auch Saum-Pflanzenarten.

Analysiert man das Nahrungspflanzen-Spektrum, so fällt auch hier wieder eine Bindung der Arten an Flußläufe und warme Felsstandorte auf. So konnte z.B. das Donautal mit den Vegetationskomplexen der Steppenheide gut als nacheiszeitlicher Wanderweg dienen. Am Beispiel von *Pulsatilla vulgaris* s.l. und seinem Hauptbestäuber *Lasioglossum lineare* wurde die gemeinsame Geschichte einer Blüten-Blütenbesucher-Bindung oben beschrieben und der Bezug zum subkontinentalen Floren- und Faunenelement herausgestellt (s. Kap. 2).

TAB. 6

BIENEN- UND SCHMETTERLINGS-ARTEN DES SUBMEDITERRANEN FAUNENELEMENTES UND IHRE BLÜTENBESUCHS-PRÄFERENZEN (*HYMENOPTERA APOIDEA*, *LEPIDOPTERA*): FUBNOTEN S. TAB. 4

Submediterranes Geoelement

Submediterran verbreitete Blütenbesucher (*Hymenoptera Apoidea*, *Lepidoptera*) bevorzugen Rasen-Pflanzenarten und meiden Saum-, Mantel und Wald-Pflanzenarten

***Asteraceae*, blau/violett (z.B. *Centaurea*)**

HYMENOPTERA APOIDEA

Anthidium lituratum (Panzer 1801)
Heriades crenulatus Nylander 1856
Lasioglossum albocinctum (Lucas 1849)

Lasioglossum major (Nylander 1852)⁷
Lasioglossum scabiosae (Rossi 1790)
Lasioglossum smaragdulus Vachal 1895

- in Kombination mit *Labiatae*, *Dipsacaceae*, *Boraginaceae*

HYMENOPTERA APOIDEA

Ceratina cucurbitina (Rossi 1792)
Halictus simplex Blüthgen 1923⁵ (?)

Nomia femoralis (Pallas 1773)
Lasioglossum quadrisignatum (Schenck 1853)

LEPIDOPTERA

Melitaea pathenoides Keferstein 1851

Brassicaceae

HYMENOPTERA APOIDEA

Andrena agilissima (Scopoli 1770)
Andrena distinguenda Schenck 1871
Andrena hypopolia Schmiedeknecht 1883
Andrena nana (Kirby 1802)

Andrena niveata Friese 1887⁸
Andrena pusilla Pérez 1903
Andrena suerinensis Friese 1884⁵
Andrena tscheki Morawitz 1872⁸

Labiatae

HYMENOPTERA APOIDEA

Lasioglossum clypeare (Schenck 1853)
Lasioglossum convexiusculum (Schenck 1853)⁵

Osmia andrenoides Spinola 1808
Rophites trispinosus Pérez 1903⁵

Cistaceae

HYMENOPTERA APOIDEA

Andrena enslini Alfken 1921

TAB. 7
BIENENARTEN DES SUBKONTINENTALEN FAUNENELEMENTES UND IHRE
BLÜTENBESUCHS-PRÄFERENZEN (*HYMENOPTERA APOIDEA*): FUBNOTEN S. TAB. 4

Subkontinentales Geoelement

Subkontinental verbreitete Blütenbesucher (*Hymenoptera, Apoidea*) bevorzugen z.B.:

Boraginaceae

HYMENOPTERA APOIDEA

Andrena nasuta Giraud 1863

Colletes nasutus Smith 1853

Andrena symphyti Schmiedeknecht 1883

3.3.5 Das submediterrän/subkontinentale Element

Wildbienen- und Schmetterlings-Arten, die submediterrän und subkontinental verbreitet sind, bevorzugen Rasen-Pflanzenarten als Pollen- und Nektarquellen, in einigen wenigen Fällen auch Saum-Pflanzenarten. Sie zeigen u.a. eine Präferenz für Dipsacaceen, für blaue und rotviolette Asteraceen und von Labiaten in Kombination mit Fabaceen und für Apiaceen (Tab. 8).

Hinsichtlich ihrer Bevorzugung von blauen und rotvioletten Asteraceen und von Labiaten ähneln sie den Vertretern des submediterränen Elementes. Als Beispiel unter den Lepidopteren ist *Melitaea phoebe* Schiffermüller 1775

TAB. 8
BIENEN- UND SCHMETTERLINGS-ARTEN DES SUBMEDITERRÄNEN UND SUBKONTINENTALEN
FAUNENELEMENTES UND IHRE BLÜTENBESUCHS- PRÄFERENZEN (*HYMENOPTERA APOIDEA*,
LEPIDOPTERA): FUBNOTEN S. TAB. 4

Submediterränes / subkontinentales Element

Blütenbesucher (*Hymenoptera Apoidea, Lepidoptera*) mit submediterräner und subkontinentaler Verbreitung bevorzugen z.B.:

Dipsacaceae / blaue oder violette *Asteraceae*

HYMENOPTERA APOIDEA

Andrena morio Brullé 1832

Dasygaster argentata (Panzer 1809)

LEPIDOPTERA

Melanargia galathea Linnaeus 1758

Melitaea phoebe Schiffermüller 1775

Labiatae / Fabaceae

HYMENOPTERA APOIDEA

Eucera tuberculata (Fabricius 1793) ³

Megachile pilidens Alfken 1924

Megachile rotundata (Fabricius 1787) ³

LEPIDOPTERA

Hipparchia faqi Scopoli 1763

- in Verbindung mit Boraginaceae

HYMENOPTERA APOIDEA

Eucera interrupta Baer 1850

Nomia femoralis (Pallas 1773)

Osmia adunca (Panzer 1798)

Apiaceae

HYMENOPTERA APOIDEA

Andrena combinata (Christ 1791)

Andrena nitidiuscula Schenck 1853

(*Nymphalidae*) anzuführen, deren Falter bevorzugt an blauviolettten Asteraaceen Nektar saugen, im Larvenstadium lebt die Art an Vertretern der Gattung *Centaurea* (Weidemann 1985).

Zusammenfassend ist festzustellen, daß unabhängig von der systematischen Zugehörigkeit des Blütenbesuchers sich bei einer Vielzahl von Arten deutliche charakteristische Nahrungspräferenzen für einzelne Pflanzengattungen und Familien bestimmter Standorte feststellen lassen. Vorausgesetzt, es handelt sich um eine im Blütenbesuch spezifische Art, kann über das Blütenbesuchs-Verhalten gleichzeitig auch in gewissem Umfang auf die biogeographische Zugehörigkeit dieser Art geschlossen werden. Die untersuchte Halbtrockenrasen-Biozönose setzt sich aus Teilsystemen unterschiedlicher arealgeographischer Zugehörigkeit zusammen, die aufgrund einer gemeinsamen Floren- und Faunengeschichte sich durch besondere Bindungen auszeichnen.

3.4 Veränderungen der Blüten-/Blütenbesucher-Gemeinschaft im Laufe der Sukzession - arealgeographische Umschichtungen im Zönosengefüge

Analysiert man das Sukzessionsgeschehen des in Kap. 3.2 beschriebenen versauerten Halbtrockenrasens unter arealgeographischen Gesichtspunkten, so verringert sich mit der Abnahme der *Festuco-Brometea*-Arten das submediterrane (submeridionale) Florenelement, analog steigt durch die Zunahme der *Trifolio-Geranietea*-Arten das subkontinentale (boreomeridionale) Element; Abb. 21.

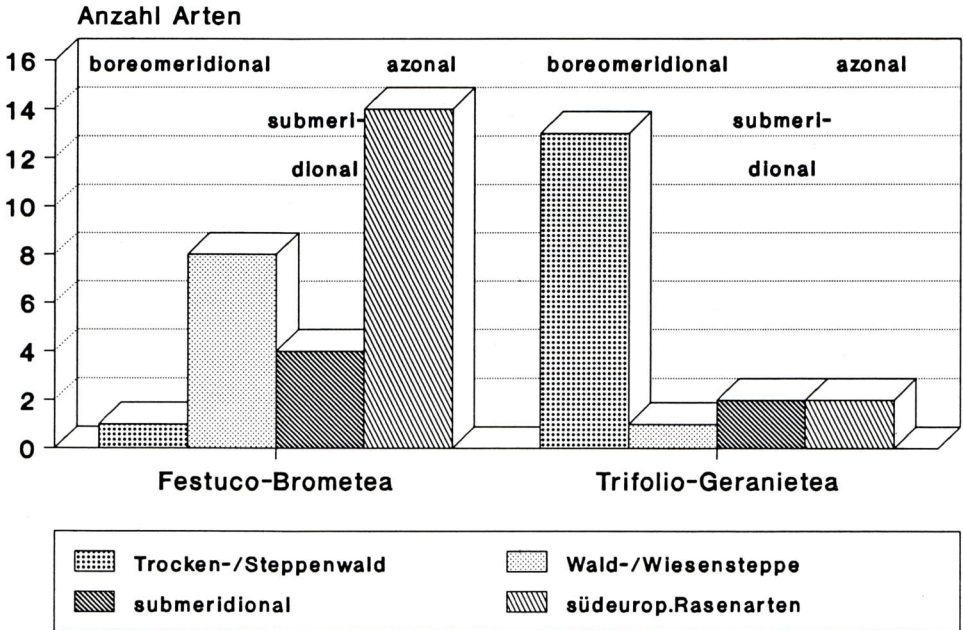


Abb. 21 – Aufschlüsselung der im Untersuchungsgebiet vorkommenden entomophilen Pflanzensorten nach der von Zoller (1954) entwickelten Arealtypen-Einteilung und Zuordnung zu den pflanzensoziologischen Einheiten *Festuco-Brometea* und *Trifolio-Geranietea*.

Die Sukzessionsstadien entsprechen arealgeographisch in ihrer Aufeinanderfolge der potentiellen natürlichen Vegetation des Gebietes. Wie die Kontakt-Wald-Vegetation erschließen läßt, ist die potentielle natürliche Vegetation des *Mesobrometum globularietosum* im Gebiet ein *Quercetum pubescentis*; im Falle des frischeren *Mesobrometum primuletosum* ein *Carici-Fagetum*. Die Eichen-reichen Waldgesellschaften beherbergen einen hohen Anteil boreomeridionaler Saum-Pflanzenarten.

In welchem Ausmaß reagieren die blütenbesuchenden Insektenarten auf eine Sukzession des in Kap. 3.2 beschriebenen versauerten Halbtrockenrasens? Gehen mit der phytozönotischen Umschichtung in den letzten 40 Jahre auch Veränderungen in der Blütenbesucher-Gemeinschaft einher?

Vergleicht man einen versauerten Halbtrockenrasen mit einem regelmäßig gemähten, so lassen die Arealtypen-Spektren der Wildbienen und der Tagfalter Unterschiede erkennen. Bei den Wildbienen liegt der Prozentsatz der europäisch / eurosibirisch verbreiteten Arten im versauerten *Mesobrometum* um 11% höher, die des submediterranen um 12 % niedriger (Abb. 22); bei den Tagfaltern erhöht sich mit der Versauernng besonders der Anteil der subkontinentalen Arten um 7% (Abb. 23).

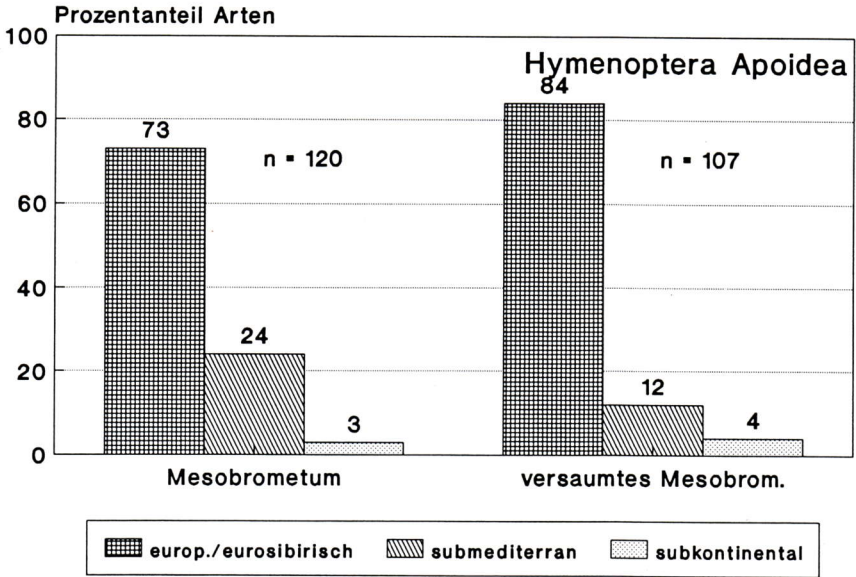


Abb. 22 – Das Arealtypen-Spektrum der Wildbienen eines *Mesobrometum* und eines versauhten *Mesobrometum* in Hinblick auf das europäisch/eurosibirische, submediterrane und subkontinentale Faunenelement.

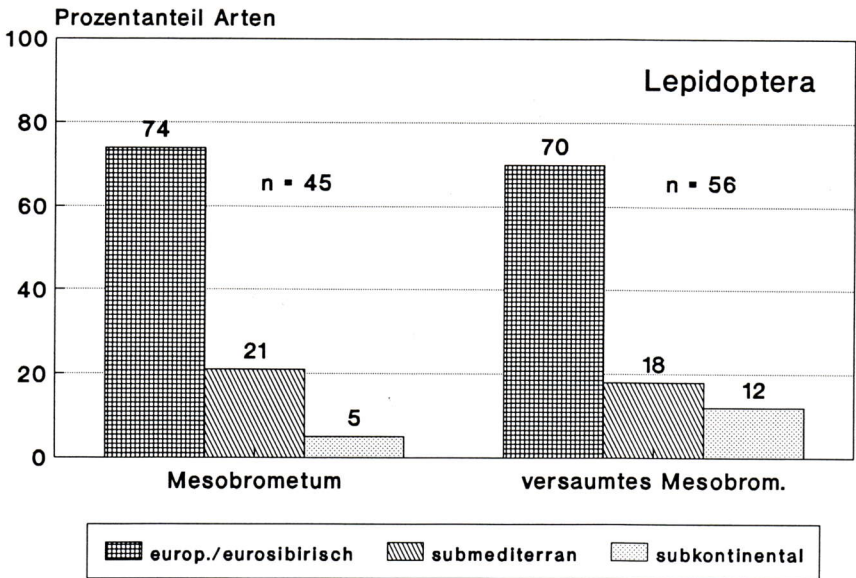


Abb. 23 – Das Arealtypen-Spektrum der Tagfalter eines *Mesobrometum* und eines versauhten *Mesobrometum* in Hinblick auf das europäisch/eurosibirische, submediterrane und subkontinentale Faunenelement.

Die Ergebnisse der arealgeographischen Umschichtung bei einer Sukzession stimmen zwischen den entomophilen Pflanzenarten und den sie besuchenden Wildbienen und Tagfaltern weitgehend überein. An solchen Sekundärstandorten kann nur der anthropozoogene Einfluß (in unserem Fall die Mahd) einen hohen Anteil an Arten des submediterranen Elementes bewirken. Der Zeitpunkt der Mahd kann nach Abklingen der Blühzeit bzw. Samenreife und der Aktivitätszeit der Vertreter dieses Goelementes etwa Mitte Juli einsetzen. Er koinzidiert dann auch in der Trockenrasen-Biozönose mit der Trockenzeit im Hauptverbreitungsgebiet der Trockenrasen im submediterranen/ mediterranen Raum. Die Mahd hat in ihrer Wirkung auch dann eine ähnliche Funktion (Kratochwil 1989a).

3.5 Blütenbesucher-Gemeinschaften eines Rasen-Vegetationskomplexes - die Deutung eines biogeographischen Verteilungsmusters

Wir haben in dem genannten Beispiel (Kap. 3.2 und Kap. 3.4) ein biogeographisches Verteilungsmuster von Zönosen des *Mesobrometum* innerhalb einer Zeitachse, der Vegetationsperiode, erläutert. Neben solchen zeitlichen Verteilungsmustern gibt es natürlich auch räumliche, biogeographische Verteilungsmuster auf kleinem Raum innerhalb eines Vegetationskomplexes mehrerer verschiedener Pflanzengesellschaften (Kratochwil 1989b).

Seit 1983 führen wir biozönologische Untersuchungen in einem etwa 50 km nördlich von Freiburg direkt am Rhein gelegenen Naturschutzgebiet durch. Bei dem näheren Untersuchungsgebiet handelt es sich um eine 10 ha große Fläche, ein Vegetationsmosaik aus recht unterschiedlichen Pflanzengesellschaften: Xerobrometen mit eingesprengten Gebüschgesellschaften, blumenbunte und besonders Orchideen-reiche Mesobrometen, Molinieten in Kontakt mit *Phragmites*-Beständen, großflächige, z.T. recht unterschiedlich bewirtschaftete Arrhenathereten in der Regel in der Subassoziaton *salvietosum*, größerflächig in der Typischen Variante und der Variante von *Colchicum autumnale*. In diesem Gebiet untersuchen wir seit Jahren die Blütenbesucher-Gemeinschaften.

Die Pflanzengesellschaften und die für sie typischen Blütenbesucher-Gemeinschaften an Wildbienen und Schmetterlingen besitzen jeweils ein ähnliches Arealtypen-Spektrum.

Bei den *Festuco-Brometea*-Gesellschaften und ihren Blütenbesuchern ist ein höherer Anteil von Arten des submediterranen Goelementes vorhanden als in den *Molinio-Arrhenatheretea*-Gesellschaften mit ihren Blütenbesucher-Gemeinschaften (Abb. 24-26).

Auch in einem kleinflächigen Vegetationsmosaik folgt die Raumverteilung der entomophilen Pflanzenarten und ihren Blütenbesucher-Gemeinschaften einer "biogeographischen Matrix" (Abb. 27). Daß dies auch für Blütenbesucher mit einem großen Flugradius und einem breiteren Nahrungspflanzen-

Entomophile Pflanzenarten (N=105)

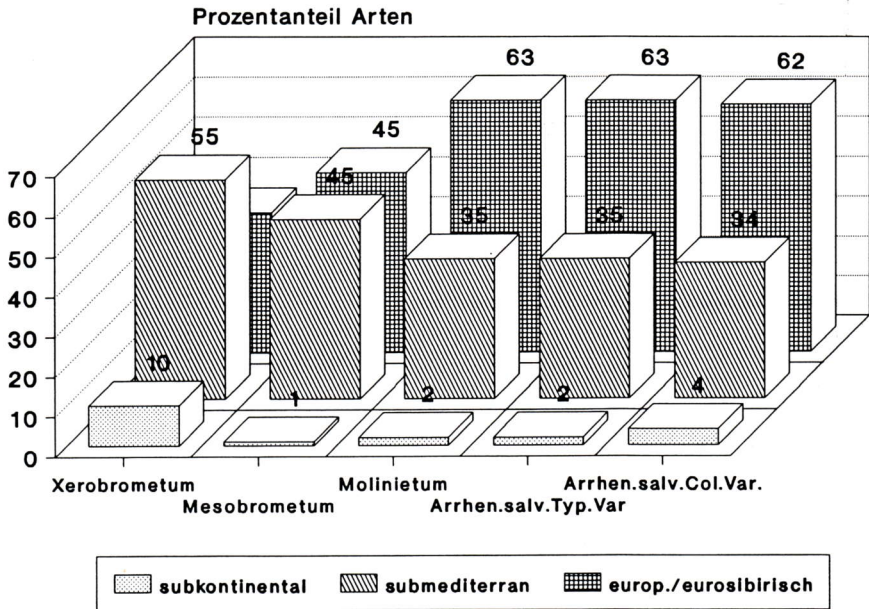


Abb. 24 – Die Arealtypen-Spektren der entomophilen Pflanzenarten verschiedener Pflanzengesellschaften eines Rasen- Vegetationsmosaiks.

Spektrum gilt, zeigen z.B. die Untersuchungen an Hummelarten: Sie besitzen als Vertreter des europäisch-eurosibirischen Faunenelementes im Untersuchungsgebiet eine deutliche Habitatpräferenz für Pflanzengesellschaften desselben Arealtyps, z.B. den Arrhenathereten. Dies gilt besonders für Arten mit größerer Blumenstetigkeit, z.B. für *Bombus lucorum*.

Die Gründe für die Habitatpräferenzen der einzelnen Blütenbesucher an die jeweiligen Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexe im Gebiet sind an anderer Stelle ausführlich dargelegt (Steffny, Kratochwil & Wolf 1984, Kratochwil 1989c).

3.6 Veränderungen der Blüten-/Blütenbesucher-Gemeinschaft durch anthropogene Einflüsse - arealgeographische Umschichtungen im Zönosengefüge durch Düngung

Aufgrund der Untersuchungen der Blüten-/Blütenbesucher-Gemeinschaften verschiedener meso- und eutraphenter Grünlandgesellschaften in dem in Kap. 3.5 beschriebenen kleinräumigen Vegetationsmosaik lassen sich über einen aktualistischen Vergleich auch Veränderungen innerhalb des Biozöno-

Hymenoptera Apoidea (N=107)

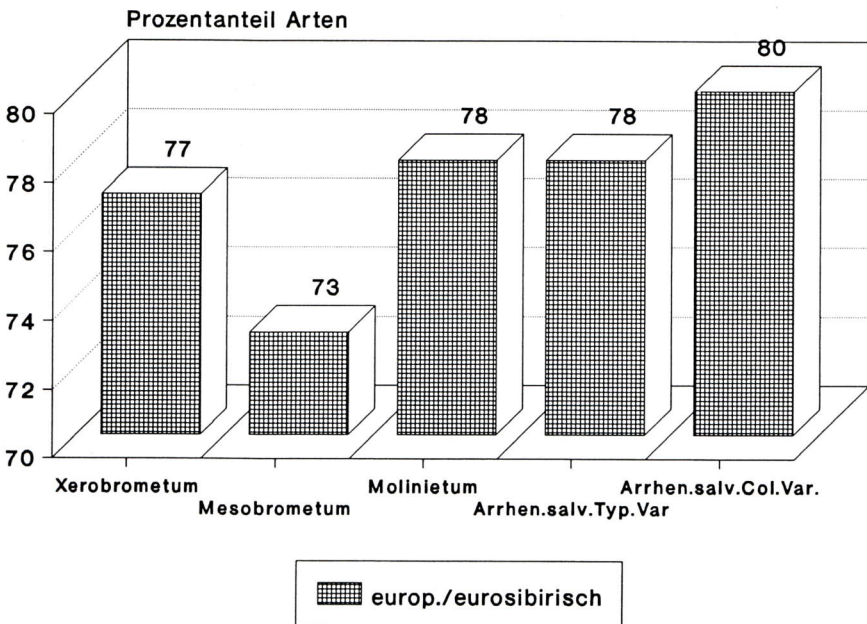
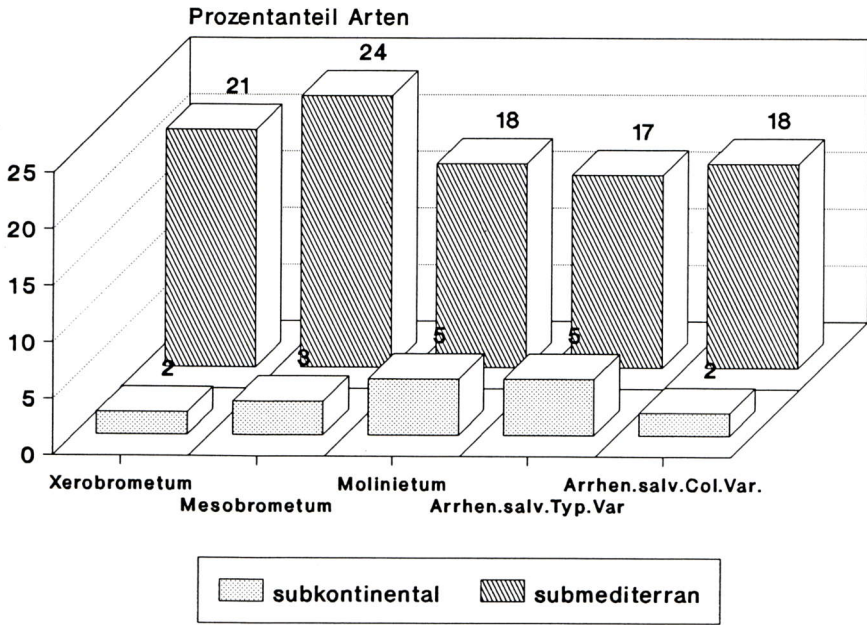


Abb. 25 – Die Arealtypen-Spektren der Wildbienen verschiedener Pflanzengesellschaften eines Rasen-Vegetationsmosaiks.

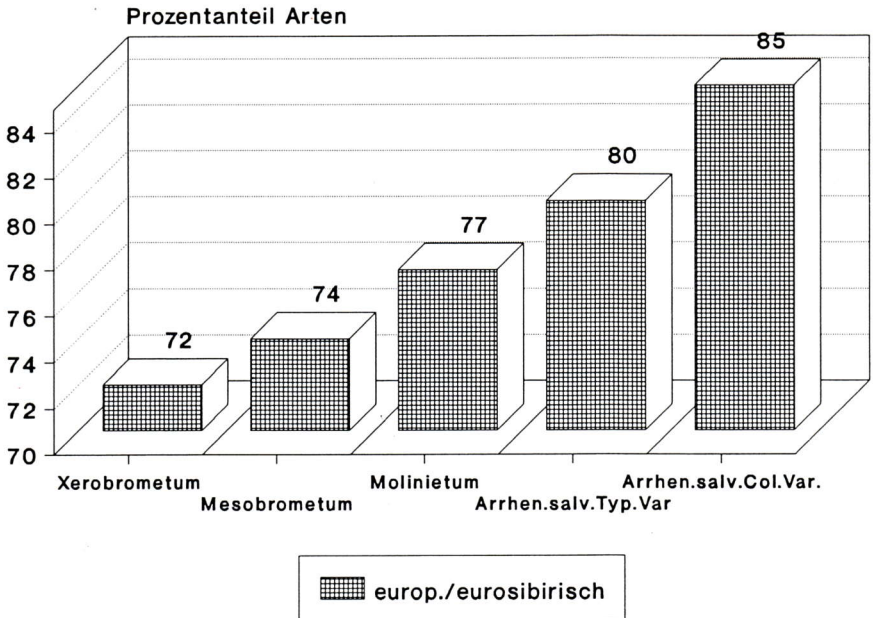
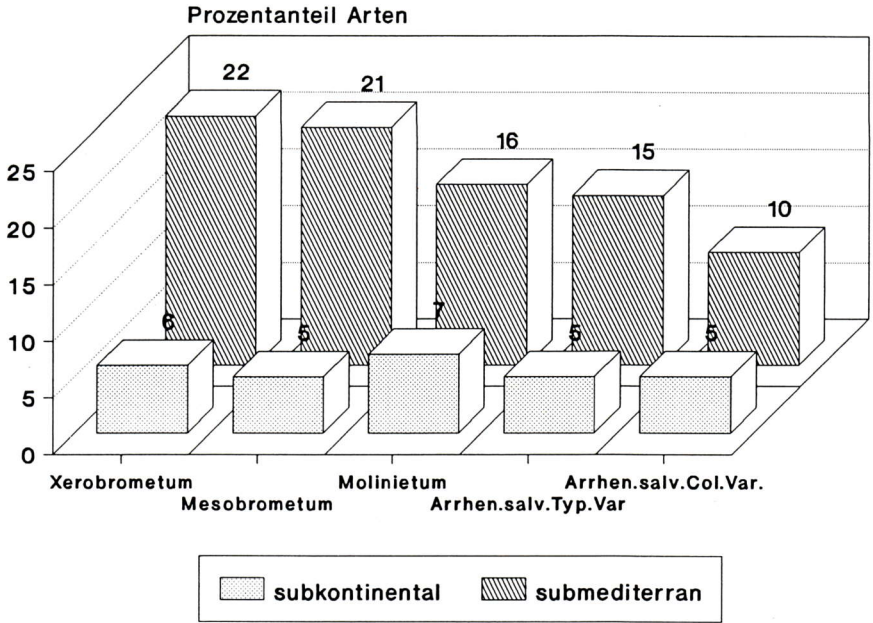


Abb. 26 – Die Arealtypen-Spektren der Tagfalter verschiedener Pflanzengesellschaften eines Rasen-Vegetationsmosaiks.

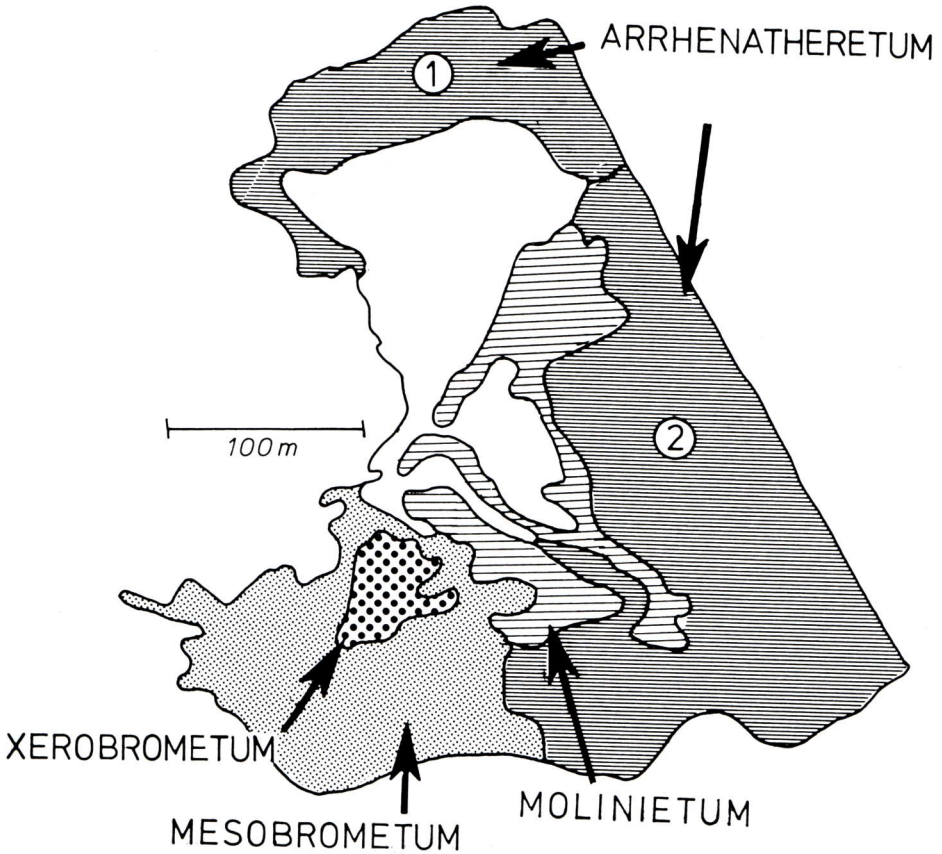
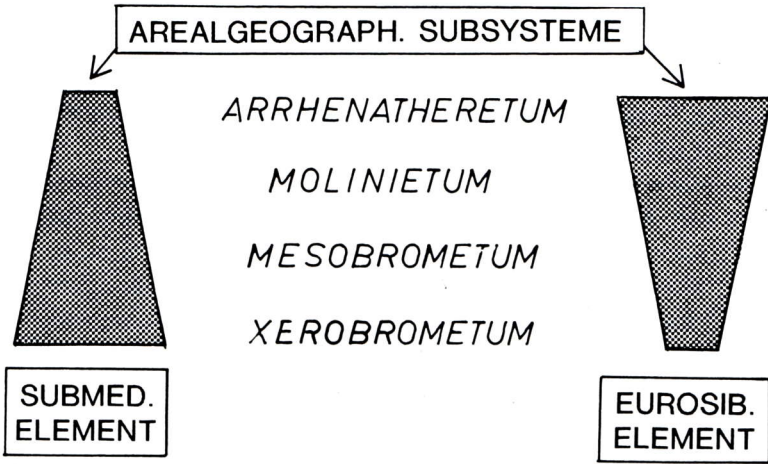


Abb. 27 – Raumverteilung der Pflanzengesellschaften und ihrer Blütenbesucher im kleinflächigen Vegetationsmosaik.

sengefüges aufzeigen, die bei der Überführung von Halbtrockenrasen (*Mesobrometum*) und Pfeifengraswiesen (*Molinietum*) in Glatthaferwiesen (*Arrhenatheretum*) durch Düngung eingetreten sind (Kratochwil 1989d). Im folgenden sei nur die Frage behandelt, in welchem Umfang hierdurch auch biogeographische Umschichtungen erfolgen.

Das *Mesobrometum* besitzt mit 41% den höchsten Anteil an submediterranen Arten von den 4 untersuchten Pflanzengesellschaften. Mit der Überführung des *Mesobrometum* in ein *Arrhenatheretum* kommt es zu einer Abnahme des Anteils submediterraner Arten um 11% und zu einer Zunahme europäisch-eurosibirischer verbreiteter Arten um 12%. Das *Molinietum* und das *Arrhenatheretum salvietosum*, Variante von *Colchicum autumnale*, haben ein weitgehend identisches Arealtypen-Spektrum.

Analog zu den Verhältnissen bei der Vegetation besitzt das *Mesobrometum* mit 24% den höchsten Anteil an submediterranen Wildbienen-Arten. Die Aufdüngung eines *Mesobrometum* führt auch hier zu einer "arealgeographischen Umschichtung" mit einer Abnahme des submediterranen (um 6%) und einer Zunahme des europäisch-eurosibirischen Elementes (um 7%). Bei der Überführung des *Molinietum* in ein *Arrhenatheretum* tritt hingegen keine Veränderung im Arealtypen-Spektrum ein. Dasselbe Phänomen ist auch bei den Tagfaltern nachweisbar. Der Anteil der submediterranen Arten nimmt bei der Überführung des *Mesobrometum* um 11% ab, bei der Überführung des *Molinietum* treten nur geringfügige Veränderungen auf.

3.7 Zusammenfassung

Einzelne Pflanzengesellschaften und ihre Blütenbesucher-Gemeinschaften setzen sich aus Teilsystemen unterschiedlicher arealgeographischer Zugehörigkeit zusammen. Aufgrund einer gemeinsamen Floren- und Faunengeschichte zeichnen sie sich durch besondere eigene, zum Teil coevolutiv entstandene Bindungen aus.

Diese nach dem arealgeographischen Schwerpunkt der sie aufbauenden Arten benannten Teilsysteme zeigen phänologische Schwerpunkte im jahreszeitlichen Auftreten. Gründe liegen u.a. in den in den Hauptverbreitungsgebieten vorherrschenden Klimabedingungen.

Auch auf der höheren Ebene von Vegetationskomplexen folgt das Verteilungsmuster einzelner Pflanzengesellschaften und ihren Blütenbesucher-Gemeinschaften einer "arealgeographisch identischen Matrix". Dieser Zusammenhang ist ebenfalls nur floren- und faunengeschichtlich erklärbar.

Bei Sukzessionen kommt es im Biozönosengefüge zu arealgeographische Umschichtungen, ebenso nach bestimmten anthropogenen Einflüssen. Hierbei verändern sich im Falle der untersuchten Biozönosen und ihren Teillebensgemeinschaften die durch "azonale" Arten gekennzeichnenden Gesellschaften in

Richtung auf solche, die durch "zonale" Arten charakterisiert sind, und die der potentiellen natürlichen Vegetation und Fauna entsprechen.

4. STAMMESGESCHICHTLICHE ZUSAMMENHÄNGE ZUR BLÜTENBESUCHSPRÄFERENZ DER EUROPÄISCHEN SANDBIENEN-ARTEN (*ANDRENA*) AN BESTIMMTE PFLANZENFAMILIEN, -GATTUNGEN UND -ARTEN UND EINE AREALGEOGRAPHISCHE DEUTUNG

Die Entwicklung von Blütenbesuchs-Präferenzen kann auch an einem nach morphologischen Kriterien entworfenen natürlichen System nachgezeichnet werden, wenn die Blütenbesuchs-Bindungen der einzelnen Arten bekannt sind. Als Untersuchungsobjekt diente die in Europa, aber auch in Nordamerika besonders artenreiche Gattung der Sandbienen (*Andrena*), die allein ca. 450 europäische Arten umfaßt. Einige wenige Gesichtspunkte dieser Analyse seien im folgenden vorgestellt.

Es fällt auf, daß innerhalb der apoïden Hymenopteren zwar eine besonders hohe Artenzahl zu verzeichnen ist — Friese (1891) und Michener (1974) schätzen weltweit etwa 20 000 Arten, Hurd (1979) 21 000 Arten — sich aber dennoch diese Arten letztlich auf nur wenige Gattungen verteilen. Eine Unterscheidung der verschiedenen Gattungen bereitet in der Regel kaum große Probleme, wohingegen eine intragenerische Differenzierung zu erheblichen Schwierigkeiten führen kann. Um so wichtiger ist es deshalb geworden, besonders die artenreichen Gattungen in möglichst klar faßbare Untergattungen zu gliedern, einerseits als Maßnahme um die Mannigfaltigkeit besser fassen, andererseits aber auch um die natürliche Verwandtschaft einzelner Arten besser herausstellen zu können.

So wurden z.B. die westpaläarktischen *Andrena*-Arten von Warncke (1968) in 51 Untergattungen unterteilt, basierend auf dem morphologischen Vergleich von 381 Arten. Die amerikanischen bis nördlich Mexiko vorkommenden 521 *Andrena*-Arten (und Unterarten) hat Hurd (1979) in 38 Untergattungen einordnen können. Ähnliche Aufteilungen in Untergattungen existieren auch bei anderen artenreichen Bienengattungen (z.B. *Osmia*, *Megachile*).

Innerhalb der Gattung *Andrena* gibt es eine Vielzahl von Arten mit unterschiedlichen Nahrungspräferenzen. Gegenüber stenanthen Arten finden sich auch einige euryanthe Arten, die keine Präferenzen im Blütenbesuch zeigen und über ein großes Lernvermögen besitzen - eine Voraussetzung für Euryanthie (Tab. 9, Abb. 28).

Die adaptive Radiation der Gattung verlief wahrscheinlich in den semi-ariden Gebieten der Ostmediterraneis und Kleinasien. Die Verhältnisse der Nahrungspräferenzen wurden an einem Stammbaum, der nach rein morphologischen Merkmalen und in Anlehnung an die von Michener (1944) vorgeschlagenen Kriterien im wesentlichen von Warncke (1968) entworfen wurde, überprüft. Einige wenige Aspekte seien im folgenden dargestellt.

TAB. 9
 UNTERSCHIEDLICHE GRADE DER NAHRUNGSBINDUNG INNERHALB DER GATTUNG
ANDRENA (HYMENOPTERA APOIDEA): AUSGEWÄHLTE BEISPIELE

A monovoltine *Andrena*-Arten

1 Bevorzugung bestimmter Arten einer Pflanzengattung:

Gattung *Bryonia* (z.B. *B. alba*, *B. dioica*): *A. florea*

Gattung *Knautia* (z.B.: *K. arvensis*): *A. hattorfiana*

Gattung *Lathyrus* (z.B. *L. montanus*, *L. vernus*): *A. lathyri*

Gattung *Hieracium*: *A. fulvago*, *A. denticulata*, *A. humilis*

Gattung *Campanula*: *A. curvungula*, *A. pandelii*

2 Bevorzugung bestimmter Arten verschiedener Pflanzengattungen

Potentilla und *Veronica*, z.B.:

P. tabernaemontana/Veronica chamaedrys: *A. viridescens*,
A. saundersella, *A. falsifica*

Potentilla argentea/Veronica teucrium: *A. falsifica*

3 Bevorzugung bestimmter Pflanzenarten einer Familie

Apiaceae: *A. nanula*, *A. proxima*

4 Bevorzugung mehrerer Pflanzenarten verschiedener Familien

Salix, *Veronica*, *Potentilla*, *Taraxacum*: *A. strohmella*,
A. subopaca

5 Bevorzugung mehrerer Pflanzenarten verschiedener Familien

Sträucher (z.B. *Salix*): *A. nitida*, *A. haemorrhoea*, *A. gravida*,
A. armata

6 keine Bevorzugung bestimmter Pflanzenarten, -gattungen oder Familien (euryanth):

A. wilkella, *A. fulvata*, *A. angustior*

B bivoltine (zwei Generationen im Jahr bildende) *Andrena*-Arten

1 1. Generation euryanth, 2. Generation stenanth

1. Gen.: *Brassicaceae*, *Asteraceae*, *Rosaceae*, *Salix* u.a.
2. Gen.: *Apiaceae*: *A. nana*, *A. alfenella*

1. Gen.: Sträucher (z.B. *Salix*), *Rosaceae*, *Asteraceae* u.a.
2. Gen.: *Apiaceae*: *A. rosae*, *A. minutuloides*, *A. minutula*

2 beide Generationen euryanth

z.B. *A. bicolor*



Abb. 28 – *Andrena florea* Fabricius 1793 sammelt oligolektisch nur an Arten der Gattung *Bryonia* (z.B. *Bryonia alba* L. und *B. dioica* Jacq.); Foto: A. Kratochwil.

Bei der Analyse zeigte es sich, daß sich bereits die Vertreter innerhalb einzelner Untergattungen deutlich hinsichtlich ihrer Blütenbesuchs-Präferenzen unterscheiden, sich aber dennoch immer mehrere Arten innerhalb einer Untergattung einheitlich verhalten (Abb. 29).

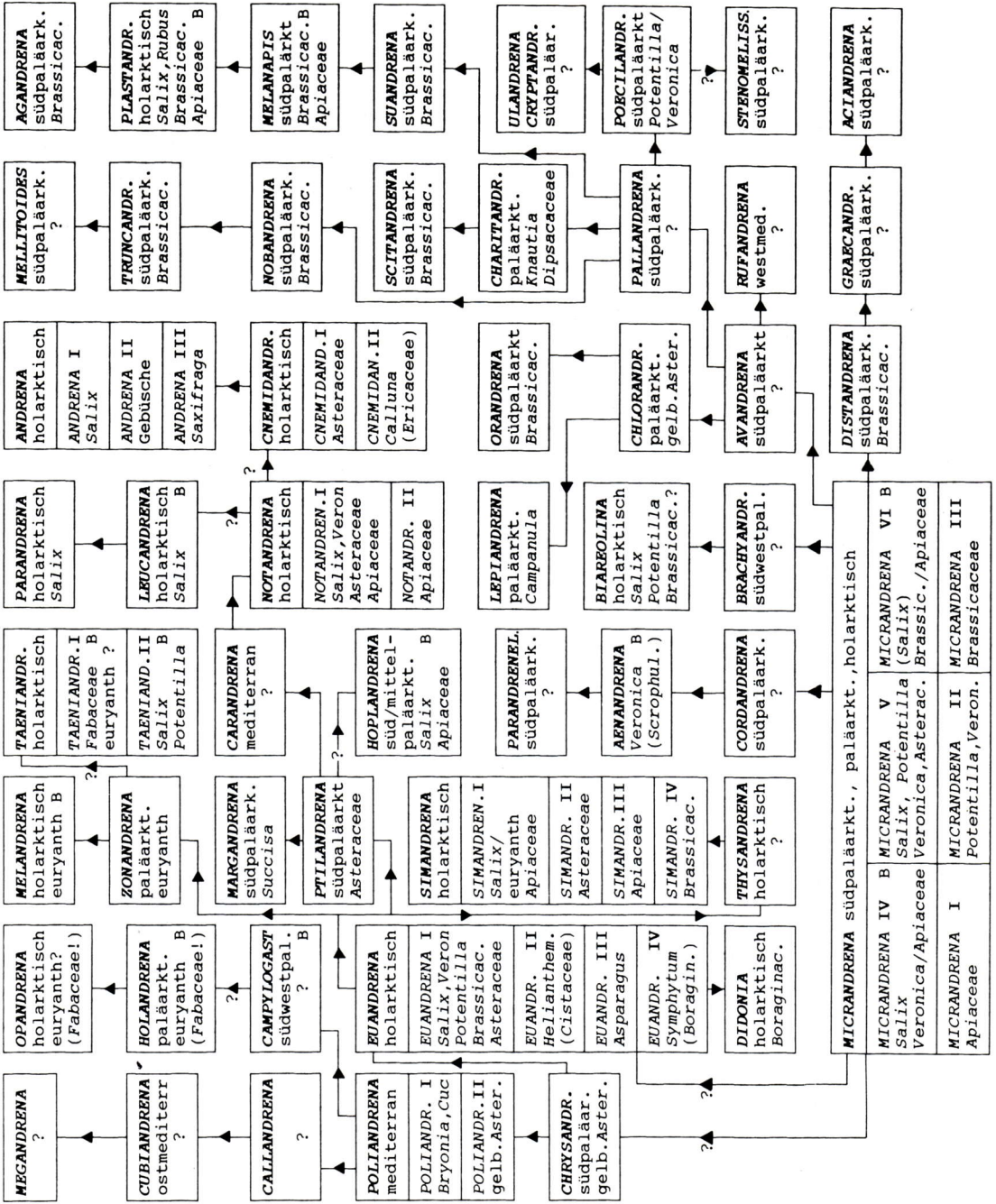


Abb. 29 – Die stammesgeschichtlichen Verwandtschaftsbeziehungen der europäischen *Andrena*-Arten auf der Ebene von Untergattungen nach Warncke (1968) und die darauf projizierten Blütenbesuchs-Präferenzen; B = bivoltine Art.

An der Basis stehen Artengruppen der Untergattung *Micrandrena*, die sich oligophag an Apiaceen, an *Potentilla* und *Veronica* und an Brassicaceen ernähren. Zahlreiche Vertreter dieser Familien und Gattungen sind auch ostmediterran verbreitet.

Am Beispiel der Brassicaceen-spezifischen Arten lassen sich ganze Linien von Untergattungen mit oligophagen Arten verfolgen. Nicht immer deckt sich der morphologische Stammbaum mit den Ergebnissen der Nahrungspräferenzen. Vielleicht stimmt er auch nicht immer. Häufig treten plötzliche Wechsel der Nahrungspräferenzen zwischen einzelnen Untergattungen auf, sog. switch-off-Fälle.

Interessant ist z.B. der Zusammenhang, daß auf *Salix* spezifische Arten, wie z.B. *Andrena clarkella* (Kirby 1802) (Abb. 30), hoch abgeleitete Arten darstellen, mit einem Verbreitungsschwerpunkt in höheren Gebirgslagen und im Norden Europas, dort, wo auch ein Mannigfaltigkeitszentrum der Gattung *Salix* liegt.

Im Stammbaum spiegelt sich somit in dem Vergleich der Nahrungs-Präferenzen der Basisgruppen mit den abgeleiteten Gruppen die Richtung der mehrfachen Wiederbesiedlung in Europa in den Postglazialen von Süd nach Nord wider.



Abb. 30 – Die Sandbiene *Andrena clarkella*, eine auf die Arten der Gattung *Salix* spezialisierte Sandbienen-Art.

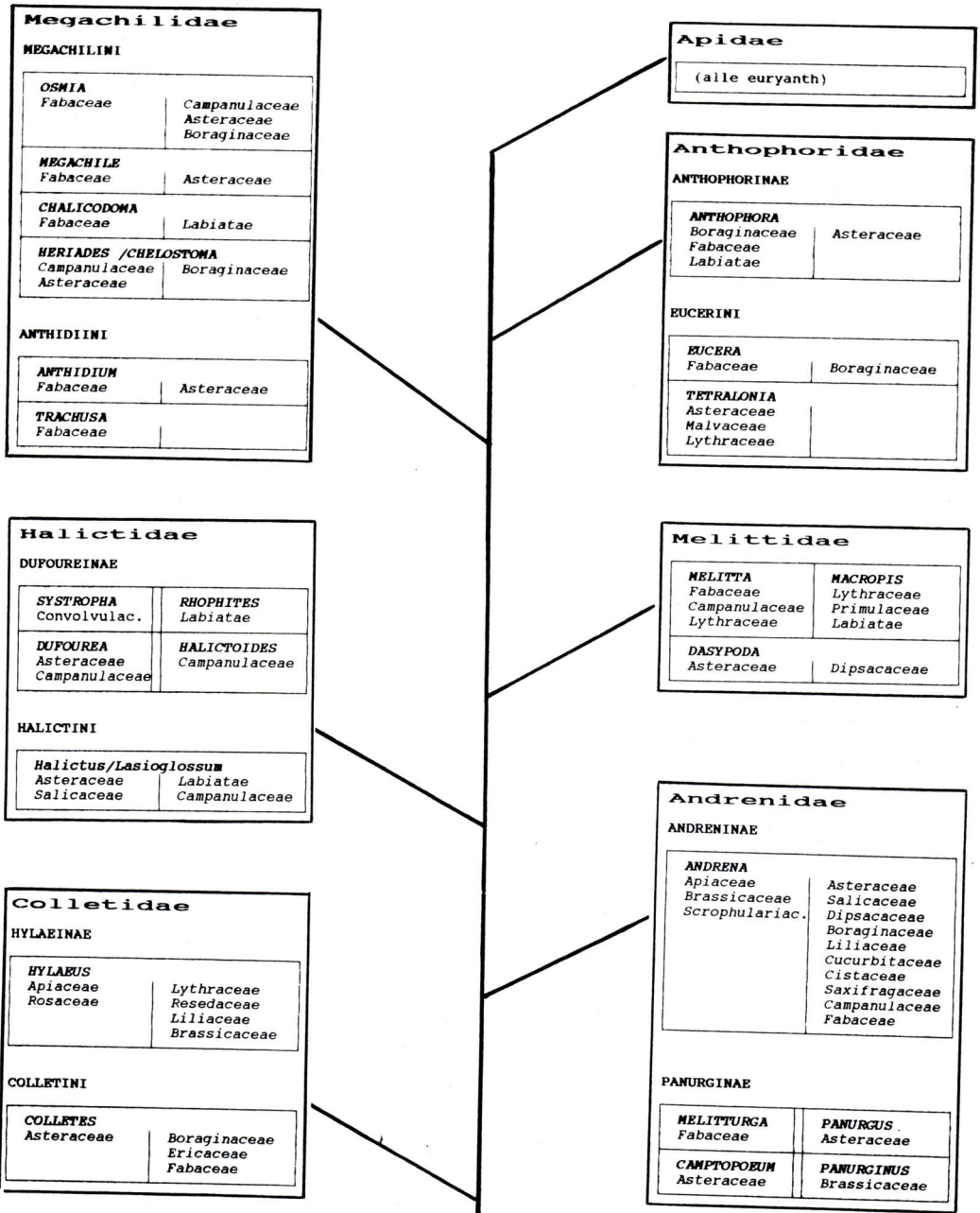


Abb. 31 – Die stammesgeschichtlichen Verwandtschaftsbeziehungen einzelner Bienengattungen, Unterfamilien und Familien nach Michener (1944) und die darauf projizierten Blütenbesuchspräferenzen. Kuckucksbienen (Gattungen: *Ammobates*, *Biastes*, *Coelioxys*, *Dioxys*, *Epeoloides*, *Epeolus*, *Melecta*, *Nomada*, *Sphecodes*, *Stelis*, *Thyreus*) fanden keine Berücksichtigung, ebenso einige wenige artenarme Gattungen, von deren Vertretern wenige Blütenbesuchs-Beobachtungen vorliegen (Gattungen: *Pseudapis*, *Nomioides*).

Ähnliche Zusammenhänge, wie sie hier am Beispiel der Gattung *Andrena* aufgezeigt wurden, können auch an anderen Bienen-Gattungen bestätigt werden. Es ist sogar möglich am Beispiel des gesamten Stammbaumes der Bienen die Entwicklung von Blütenbesuchs-Bindungen nachzuzeichnen (Abb. 31). Auch hier wird z.B. der bereits bei den Sandbienen-Arten aufgezeigte evolutive Trend von Stenanthie zu Euryanthie deutlich. Eine genaue Analyse ist jedoch in vielen Fällen noch notwendig, um zu generalisierbaren Schlüssen zu kommen. Arealgeographische und bioökologische Gesichtspunkte müssen hierbei einfließen.

Die Geschichte kann eine entscheidende oder sogar die entscheidende Bedeutung für die Zusammensetzung, die Phänologie und auch für bestimmte Beziehung zwischen Pflanzen und Tieren in einer Lebensgemeinschaft haben. In Zusammenhang mit biogeographischen Phänomenen solchen Beziehungen Gesetzmäßigkeiten zu entlocken, kann ein faszinierendes Unternehmen sein.

Auch hier erweist sich die Geschichtlichkeit lebendiger Ordnung als eines ihrer fundamentalsten Charakteristika.

LITERATUR

- AICHELE, D. & SCHWEGLER H. W., 1957 – *Die Taxonomie der Gattung Pulsatilla*. Feddes Repert. **60**: 1-3: 1-230.
- BENNO, P., 1941 – *Een tweetal zeldsame bijen uit de Lyers, met aantekeningen bij een nest van Osmia papaveris Latr.* Entomol. Ber. **238**: 311-315.
- BÜRGER, R., 1980 – *Die Trespenrasen (Brometalia) im Kaiserstuhl. Dokumentation ihres Zustandskommens und Hinweise für Pflegemaßnahmen*. Diplomarb. Univ. Freiburg.
- COURTNEY, S. P. & DUGGAN, A. E., 1983 – *The population biology of the Orange Tip butterfly Anthocharis cardamines in Britain*. Ecol. Entomol. **8**: 271-281.
- DAFNI, A., IVRI, Y. & BRANTJES N. B. M., 1981 – *Pollination of Serapias vomeracea Briq. (Orchidaceae) by imitation of holes for sleeping solitary male bees (Hymenoptera)*. Acta Bot. Neerl. **30** (1/2): 69-73.
- DAUMER, K., 1958 – *Blumenfarben, wie sie die Bienen sehen*. Z. vergl. Physiol. **41**: 49-110.
- DENNIS, R. L. H., 1982 – *Observations on habitats and dispersion made from oviposition markers in North Cheshire Anthocharis cardamines (L.) (Lepidoptera: Pieridae)*. Entomol. Gaz. **33**: 151-159.
- DERSCHE, G., 1969 – *Über das Vorkommen von diploidem Wiesenschaumkraut (Cardamine pratensis L.) in Mitteleuropa*. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **82**: 201-207.
- DOUGLAS, S., 1983 – *Floral color patterns and pollinator attraction in a bog habitat*. Can. J. Bot. **61**: 3494-3501.
- EICKWORT, G. C. & GINSBERG H. S., 1980 – *Foraging and mating behavior in Apoidea*. Ann. Rev. Entomol. **25**: 241-246.
- ENSSLIN, W., 1958 – *Die Blütenfarbstoffe der Gattung Pulsatilla*. Naturw. Rdsch. **11**: 18-20.

- EVOY, W.H. *et al.*, 1971 – *Motor patterns of male Euglossine bees evoked by floral fragrances*. *Animal Behaviour* **19**: 583-588.
- FRIESE, H., 1891 – *Beiträge zur Biologie der solitären Blumenwespen (Apidae)*. *Zool. Jb. Syst.* **5**: 751-860.
- FROHLICH, M. W., 1976 – *Appearance of vegetation in ultraviolet light: absorbing flowers, reflecting backgrounds*. *Science*, **194**: 893-841.
- GILBERT, L. E., 1975 – *Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants*. In: Gilbert, L. E. & Raven, P. H. (Eds.): *Coevolution of animal and plants*: 210-240.
- GOTTLIEB, O. R., 1982 – *Micromolecular Evolution, Systematics and Ecology*. 170 S., Springer Berlin, Heidelberg, New York.
- GOTTSBERGER, G. & GOTTLIEB, O. R. 1980 – *Blue flowers and phylogenie.*, *Revta. brasil. Bot.* **3**: 79-83.
- GOTTSBERGER, G. & GOTTLIEB, O. R., 1981 – *Blue flower pigmentation and evolutionary advancement*. *Biochem. Syst. Ecol.* **9**: 13-18.
- GULDBERG, L. D. & ATSATT, P. R., 1975 – *Frequency of reflection and absorption of ultraviolet light in flowering plants*. *Amer. Midl. Natur.* **93**: 35-43.
- HESS, H. E., LANDOLT, E. & HIRZEL, R., 1977 – *Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete*. Bd. 2. *Nymphaeaceae bis Primulaceae*. 2. A., 956 S., Basel.
- HOCKING, B. & SHARPLIN, C. D., 1965 – *Flower basking by Arctic insects*. *Nature*, **4980**: 215.
- HURD, P. D. Jr., 1979 – *Apoidea*. In: Krombein, K. F.; Hurd, P. D. Smith, D. R. & Burks, B., D.: *Catalog of Hymenoptera in America north of Mexico. II. Apocrita (Aculeata)*. Smithsonian Institutional Press. Wash. D.C.
- JALAS, J. & SUOMINEN, J. (Eds.), 1989 – *Atlas Flora Europaea. Distribution of vascular plants in Europe*. Bd. 8: *Nymphaeaceae to Ranunculaceae*.
- JANZEN, D. H.: *When is it coevolution?* *Evolution*, **34**: 611-612.
- KERNER von MARILAUN, A., 1891 – *Pflanzenleben*. 2. Bd. *Geschichte der Pflanzen*, Leipzig u. Wien.
- KEVAN, P.G., 1972 – *Floral colors in the high arctic with reference to insect-flower relations and pollination*. *Can. J. Bot.*, **50**: 2289-2316.
- KEVAN, P.G., 1975 – *Sun-tracking solar furnaces in high arctic flowers: significance for pollen and insects*. *Science*, **189**: 723-726.
- KNUTH, P., 1898ff. – *Handbuch der Blütenökologie* 1-3. Leipzig.
- KRATOCHWIL, A., 1983 – *Zur Phänologie von Pflanzen und blütenbesuchenden Insekten (Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera, Coleoptera) eines versauerten Halbtrockenrasens im Kaiserstuhl (Südbaden) - ein Beitrag zur Erhaltung brachliegender Wiesen als Lizenzbiotopie gefährdeter Tierarten*.- *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspfl. Bad.-Württ.* **34**: 57-108.
- KRATOCHWIL, A., 1984a – *Pflanzengesellschaften und Blütenbesuchergemeinschaften: bioökologische Untersuchungen in einem nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasen (Mesobrometum) im Kaiserstuhl (Südwestdeutschland)*. *Phytocoenologia*, **11** (4): 455-669.
- KRATOCHWIL, A., 1984b – *Some phylogenetical aspects of stenanthy and euryanthy in bees (Hymenoptera, Apoidea)*. XVII Int. Congr. of Entomol. 1984 Abstr. Vol. p. 64. Hamburg.
- KRATOCHWIL, A., 1988a – *Zur Bestäubungsstrategie von Pulsatilla vulgaris Mill.*, *Flora* 261-325.
- KRATOCHWIL, A., 1988b – *Funktionsmorphologische Veränderungen im Blütenbau innerhalb der Gattung Pulsatilla (Ranunculaceae)*. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, **81**: 187.
- KRATOCHWIL, A., 1988c – *Morphologische Untersuchungen im Blütenbereich in der Ontogenie von Pulsatilla vulgaris Mill. und ihre Bedeutung bei der Sippenabgrenzung*. *Bauhinia*, **9** (1): 15-26.
- KRATOCHWIL, A., 1988d – *Co-phenology of plants and anthophilous insects: a historical area-geographical interpretation*. *Entomol. Gener.* **13** (3): 67-80.

- KRATOCHWIL, A., 1989a – *Grundsätzliche Überlegungen zu einer Roten Liste von Biotopen*. Schr.R. f. Landschaftspflege u. Naturschutz, **29**: 136-150.
- KRATOCHWIL, A., 1989b – *Community structure of flower-visiting insects in different grassland types in Southwestern Germany (Hymenoptera Apoidea, Lepidoptera, Diptera)*. Spixiana, **12** (3): 289-302.
- KRATOCHWIL, A., 1989c – *Erfassung von Blütenbesuchergemeinschaften verschiedener Rasengesellschaften im Naturschutzgebiet Taubergießen (Oberrheinebene)*. Verhandl. Ges. f. Ökol. (Göttingen 1987), **17**: 701-710.
- KRATOCHWIL, A., 1989d – *Biozönotische Umschichtungen im Grünland durch Düngung*: NNA-Berichte **2/1**: 46-58.
- KUGLER, H., 1947 – *Hummeln und die UV-Reflexion an Kronblättern*. Die Naturwiss. **10**: 315-316.
- KUGLER, H., 1963 – *UV-Musterungen auf Blüten und ihr Zustandekommen*. Planta, **59**: 296-329.
- KULLENBERG, B., 1961 – *Studies on Ophrys pollination*. Zool. Bidr. Uppsala, **34**: 1-340.
- MAYER, D. F. & JOHANSEN C. A., 1978 – *Bionomics of Meloe niger Kirby (Coleoptera: Meloidae) a predator of the Alkali bee, Nomia melanderi Cockerell (Hymenoptera: Halictidae)*. Melanderia: 1-22.
- MEUSEL, H., JÄGER, E. & WEINERT, E., 1965ff. – *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora*. 2 Bde. Jena.
- MICHENER, Ch. D., 1944 – *Comparative external morphology, phylogeny, and a classification of the bees (Hymenoptera)*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **82**: 157-326.
- MORSE, D. H., 1984 – *How crab spiders (Araneae, Thomisidae) hunt at flowers*. J. Arachnol., **12**: 307-316.
- MULLIGAN G. A. & KEVAN, P. G., 1973 – *Color, brightness, and other floral characteristics attracting insects to the blossoms of some Canadian weeds*. Can. J. Bot., **51**: 1939-1952.
- OBERDORFER E., 1983 – *Pflanzensoziologische Exkursionsflora*. 5 A. 1051 S. Stuttgart.
- PAULUS, H. F., 1978 – *Co-Evolution zwischen Blüten und ihren tierischen Bestäubern*. Sonderbd. naturwiss. Ver. Hamburg, **2**: 51-81.
- PAULUS, H. F., 1988 – *Co-Evolution und einseitige Anpassungen in Blüten-Bestäubersystemen: Bestäuber als Schrittmacher in der Blütenesselution*. Verh. Dtsch. Zool. Ges., **81**: 25-46.
- PIGNATTI, S., 1982 – *Flora d'Italia*. Vol. 1-3. Bologna.
- PROCTOR, M. & YEO, P., 1975 – *The pollination of flowers*. London 418 S.
- RICHARD, J.L., 1985 – *Pelouses xérophiles alpines des environs de Zermatt (Valais, Suisse)*. Bot. hel., **95**: 193-211.
- RICHARDS, K. W., 1977 – *Ovarian development of queen and worker bumble bees (Hymenoptera, Apidae) in southern Alberta*. Can. Entomol., **109**: 109-116.
- ROCHOW, M.V., 1948 – *Die Vegetation des Kaiserstuhls. Pflanzensoziologische Gebietsmonographie mit einer Karte der Pflanzengesellschaften im Maßstab 1:25000*. Diss. Univ. Freiburg. 225 S. + Anhang.
- SCHEMSKE, D. W., WILSSON, M. R., MELAMPY, M. N., MILLER, L. J., VERNER, L., SCHEMSKE, K. M. & BEST, L. B., 1978 – *Flowering ecology of some spring woodland herbs*. Ecology, **59** (2): 351-366.
- SCHREMMER, F., 1969 – *"Geborgte" Beweglichkeit bei der Bestäubung von Blütenpflanzen*. Umschau, **8**: 228-234.
- SILBERGLIED, R.E., 1979 – *Communication in the ultraviolet*. Ann. Rev. Ecol. Syst., **10**: 373-398.
- STEFFNY H., KRATOCHWIL, A. & WOLF, A., 1984 – *Zur Bedeutung verschiedener Rasengesellschaften für Schmetterlinge (Rhopalocera, Hesperüidae, Zygaenidae) und Hummeln (Apidae, Bombus) im Naturschutzgebiet Taubergießen (Oberrheinebene) - Transekt-Untersuchungen als Entscheidungshilfe für Pflegemaßnahmen*. - Natur u. Landschaft, **59/11**: 435-443.

- STOECKHERT, F.K., 1954 – *Fauna Apoideorum Germaniae*. Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math.-naturw. Kl. N.F., **65**: 1-87.
- VOELTER-HEDKE, L., 1955 – *Das Problem der Artgrenzen bei Pulsatilla vulgaris*. Feddes. Repert., **57** (3): 572- 579.
- VOGEL, St., 1988 – *Die Ölblumensymbiosen - Parallelismus und andere Aspekte ihrer Entwicklung in Raum und Zeit*. Z. zool. Syst. Evolut.-Forsch., **26**: 341-362.
- WALTER, H. & LIETH, H., 1960 – *Klimadiagramm Weltatlas*. Jena.
- WARNCKE, K., 1968 – *Beitrag zur Kenntnis der westpaläarktischen Bienengattung Andrena F.* Mem. Est. Mus. Zool. Univ. Coimbra, **307**: 1-111.
- WEIDEMANN, H.J., 1985 – *Ökologisch orientierte Lepidopterologie als Grundlage für Konzeption und Durchführung von Lepidopterschutzprogrammen*. Entomol. Z., **95**: 49-64.
- WIKLUND, C., 1977 – *Oviposition, feeding and spatial separation of breeding and foraging habitats in a population of Leptidea sinapis (Lepidoptera)*. Oikos, **28**: 56-68.
- WIKLUND & ÅRHBERG, 1978 – *Hostplants, nectar source plants, and habitat selection of males and females of Anthocharis cardamines (Lepidoptera)*. Oikos, **31**: 169-183.
- WILMANNS, O., 1975 – *Junge Änderungen der Kaiserstühler Halbtrockenrasen*. In: Univ. Hohenheim (ed.): Vortr. Tagung "Umweltforschung": 15-22.
- WILMANNS, O., 1977 – *Vegetation*.- In: Wilmanns, O.; Wimmenauer, W.; Fuchs, G.; Rasbach, H. u. K. (Eds): *Der Kaiserstuhl. Gesteine und Pflanzenwelt*.- Natur u. Landschaftsschutzgeb. Baden-Württ., **8**: 33-71.
- WILMANNS, O., 1989a – *Vegetation*.- In: Wilmanns, O.; Wimmenauer, W.; Fuchs, G.; Rasbach, H. u. K. (eds): *Der Kaiserstuhl. Gesteine und Pflanzenwelt*.- Natur u. Landschaftsschutzgeb. Baden-Württ., **8**: 89-204.
- WILMANNS, O., 1989b – *Ökologische Pflanzensoziologie*. 4. A. , 378 S. Heidelberg, Wiesbaden.
- WINKLER, S., 1962 – *Systematische Untersuchungen über den Formenkreis Pulsatilla grandis Wenderoth*. Bot. Jb., **81**: 213-251.
- ZIMMERMANN, W., 1935 – *Genetische Untersuchungen an Pulsatilla I-III*. Flora, **129**: 158-234.
- ZIMMERMANN, W., 1952 – *Unsere Küchenschelle (Pulsatilla)*. Veröff. Natursch. Landschaftspf. Württ.-Hohenz., **21**: 132-156.
- ZOLLER, H., 1954 – *Die Arten der Bromus erectus-Wiesen des Schweizer Juras*. Veröff. Geobot. Inst. Eidg. techn. Hochsch. Stift. Rübel, **28**: 1-289.
- ZWÖLFER, H. & HERBST, J., 1988 – *Präadaptation, Wirtskreiserweiterung, und Parallel-Cladogenese in der Evolution von phytophagen Insekten*. Z. zool Syst. Evolut.-forsch., **26**: 320-340. Hamburg, Berlin.

Anschrift des Verfassers: Priv.-Doz. Dr. Anselm Kratochwil, Biologisches Institut I, Universität Freiburg, Albertstr. 21a, D-7800 Freiburg i.Br., F.R.G.