

Auswirkung der Landnutzung auf Bestäubernetzwerke

Nico Blüthgen*

Zusammenfassung

Wechselwirkungen zwischen vielen Arten in einer Lebensgemeinschaft werden oft als Netzwerk beschrieben. Hierzu gehören wichtige Ökosystemfunktionen wie die Blütenbesuche bestäubender Insektenarten. Engmaschige Netzwerke – viele Bestäuberarten pro Pflanze und umgekehrt – sollten besser gedämpft sein gegenüber Fluktuationen (Portfolio-Effekt) und robuster gegen Störungen und Ausfälle einzelner Arten (Versicherungs-Hypothese). Dies gilt insbesondere, wenn funktionell »redundante« Arten – also solche mit gleicher Funktion – unterschiedliche Reaktionen gegenüber Umweltveränderungen zeigen, also beispielsweise unterschiedlichen Insektengruppen angehören (Reaktionsvielfalt). Soziale Bienen spielen hierbei durch ihre hohe Generalisierung und damit enge Vernetzung eine Schlüsselrolle.

Im mitteleuropäischen Grünland ist der Rückgang der Pflanzenvielfalt durch intensive Landnutzung sehr deutlich, v. a. durch Düngung und hohe Weideviehdichten. An den Blüten intensiv genutzter Wiesen und Weiden ist zudem eine reduzierte Vielfalt von Schmetterlingen und Bienen festzustellen, andere Gruppen wie Fliegen nehmen dagegen zu und führen zu einer etwa gleich bleibenden Gesamtartenzahl von Blütenbesuchern. Vor allem aus der Perspektive einzelner Insektenarten sind hier durch verminderte Ressourcenvielfalt – und größere Ähnlichkeit der Ressourcen – negative Auswirkungen auf die langfristige Stabilität der Netzwerke zu erwarten.

Summary

Effect of land-use on plant-pollinator networks. Interactions between multiple species in an ecosystem are often described as a network. They include important ecosystem functions such as flower visits by pollinating insects. More densely connected networks – many pollinator species per plant and vice versa – are assumed to be better buffered against fluctuations (portfolio effect) and more robust against disturbances and species extinctions (insurance hypothesis). The robustness further increases with the extent to which functionally "redundant" species, i. e. those that perform the same function, differ in their responses to environmental changes (response diversity), e. g. if they belong to different insect taxa. Social bees play a key role in this context due to their higher generalization and thus dense linkage in these networks.

Land-use intensification in central European grasslands has led to a strong decline in plant species richness due to fertilization and livestock densities. In our studies, the flower visitors on more intensively used grasslands showed an impoverished butterfly and bee diversity, whereas other groups such as flies compensated for these losses by an increased diversity. From the perspective of an insect species, both, a reduced diversity (redundancy) and a higher similarity of floral resources, are likely to impede the long-term stability of these networks.

* Blüthgen, Nico, Prof. Dr., Technische Universität Darmstadt, Fachbereich Biologie, Schnittspahnstraße 3, 64287 Darmstadt; bluethgen@bio.tu-darmstadt.de

Einführung

Ein Ökosystem in seiner ganzen Komplexität begreifen zu wollen, oder ein Nahrungsnetz in einem Ökosystem, stellt uns vor große Herausforderungen. Ökologische Netzwerke stellen nicht nur die Vielfalt der an ihnen beteiligten Arten, sondern auch die Vielfalt der Interaktionen zwischen diesen Arten dar. In unserer Arbeitsgruppe beschränken wir uns auf einen deutlich einfacheren Ausschnitt solcher komplexen Netze, nämlich bipartite Netzstrukturen. Diese stellen Interaktionen zwischen zwei Parteien dar, z. B. zwischen Pflanzenarten und verschiedenen Arten von Herbivoren oder zwischen Ameisen und ihren verschiedenen Interaktionspartnern. Der folgende Beitrag konzentriert sich auf Insekten und die von ihnen genutzten und teilweise bestäubten Blüten, d. h. auf so genannte Bestäubernetzwerke.

Funktionelle Redundanz

Bipartite Netzwerke stellen eine funktionelle Beziehung zwischen den beiden Artengruppen dar: Jede Interaktion (jeder »Link«) in diesem Netzwerk repräsentiert eine Funktion, z. B. die Beziehung zwischen Konsument und Ressource, zwischen Herbivoren und Pflanze oder zwischen Wirt und Parasit. Sobald mehrere Interaktionen die Arten miteinander verbinden – z. B. mehrere Pflanzenarten, die einer Biene als Nahrungsressource dienen –, können wir von funktioneller Redundanz sprechen, d. h. Redundanz (Überschneidung) verschiedener Arten in der spezifischen Funktion, die dieses Netzwerk darstellt.

Der Begriff der funktionellen Redundanz lässt sich auch an der folgenden Frage verdeutlichen: Wie viele Schrauben können von einem Flugzeug entfernt werden, bevor man dessen Flugfähigkeit misstraut? Vor einiger Zeit hat ein Fall Schlagzeilen gemacht: Ein Airbus war tagelang im Einsatz, obwohl bei einer Wartung 30 Schrauben vergessen worden waren. Man weiß zwar, dass bestimmte Schrauben überflüssig sind – Stichwort funktionelle Redundanz –, aber es bleibt die Frage, wie viele (bzw. welche) Schrauben »zu viel« sind. Diese Frage kann man auch bei der Biodiversität stellen: Möglicherweise sind viele Arten in bestimmten Funktionen in Ökosystemen redundant, aber wie viel Verlust an Diversität kann toleriert werden, um die Funktionen des Ökosystems aufrechtzuerhalten?

Heute haben wir es nicht nur mit weitgehend natürlichen Ökosystemen zu tun, z. B. mit tropischen Regenwäldern, die als Paradebeispiele für die Interaktionen von sozialen Insekten und anderen Arten gelten, sondern auch mit Brandrodingflächen oder mit intensiv bewirtschafteten Acker- oder Weideflächen. Oft (aber nicht immer) geht mit zunehmender Nutzungsintensität einer Fläche ein Verlust an Diversität einher. Mit dem Verlust an Diversität kann auch ein Rückgang der Konnektivität erfolgen: Interaktionen gehen verloren, die Netzwerke werden ausgedünnt. Damit sinkt auch die funktionelle Redundanz, d. h. die Zahl der Links, die jeder Art zur Verfügung steht.

Rolle der Biodiversität in Netzwerken

Wir kennen zwei verschiedene Wirkungsweisen von Artenvielfalt auf Ökosystemfunktionen (Tilman et al. 2001, 2006). Zum einen bieten verschiedene Arten unterschiedliche Funktionen oder sie können subtile Unterschiede in der Ausführung ihrer Funktionen ausüben. So können z. B. unterschiedliche Bestäuber für unterschiedliche Pflanzenarten zuständig sein (Abb. 1a). Es kann aber auch sein, dass eine einzelne Pflanzenart davon profitiert, wenn unterschiedliche Bestäuber zu ihrer Befruchtung beitragen, z. B. weil dann verschiedene Blütenbereiche bestäubt werden (Chagnon et al. 1993; Abb. 1b) oder weil Blüten in unterschiedlichen Höhen entlang der Pflanze bestäubt werden (Abb. 1c). Hier wirkt die Diversität also durch funktionelle Komplementarität, was die Ökosystemfunktion an sich fördert (Blüthgen & Klein 2011).

Der zweite Aspekt ist der Einfluss der Biodiversität auf die funktionelle Stabilität, d. h. letztlich auf die Kontinuität solcher Netzwerke. Hier spielt die Arten-Redundanz eine Rolle: Verschiedene Arten üben dieselbe Funktion aus (funktionelle Redundanz) und stabilisieren dadurch in gewisser Weise diese Funktion. Hier kommt der so genannte Portfolio-Effekt ins Spiel, ein Begriff, der ursprünglich aus der Börsensprache stammt. Aus der Finanzwelt wissen wir, dass einzelne Wertpapiere instabil sind und starken Schwankungen unterliegen. Solche Schwankungen lassen sich beschreiben durch den Mittelwert ($\bar{x}$) und die Standardabweichung (σ_x), aus denen sich der Variationskoeffizient (CV) ergibt:

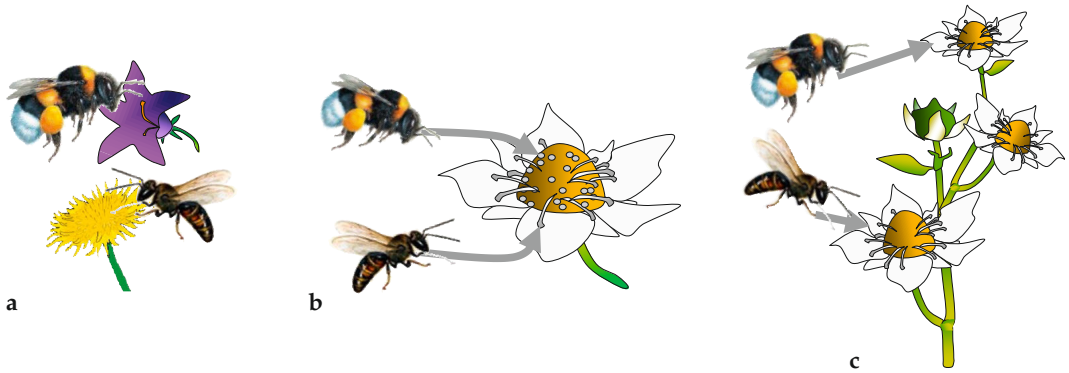


Abb. 1. Vereinfachte Darstellung zur Komplementarität von Arten: Unterschiedliche Bestäuber besuchen verschiedene Pflanzen (a), verschiedene Blütenbereiche (b) und verschiedene Blüten (c) einer Pflanze. – Nach Blüthgen & Klein (2011).

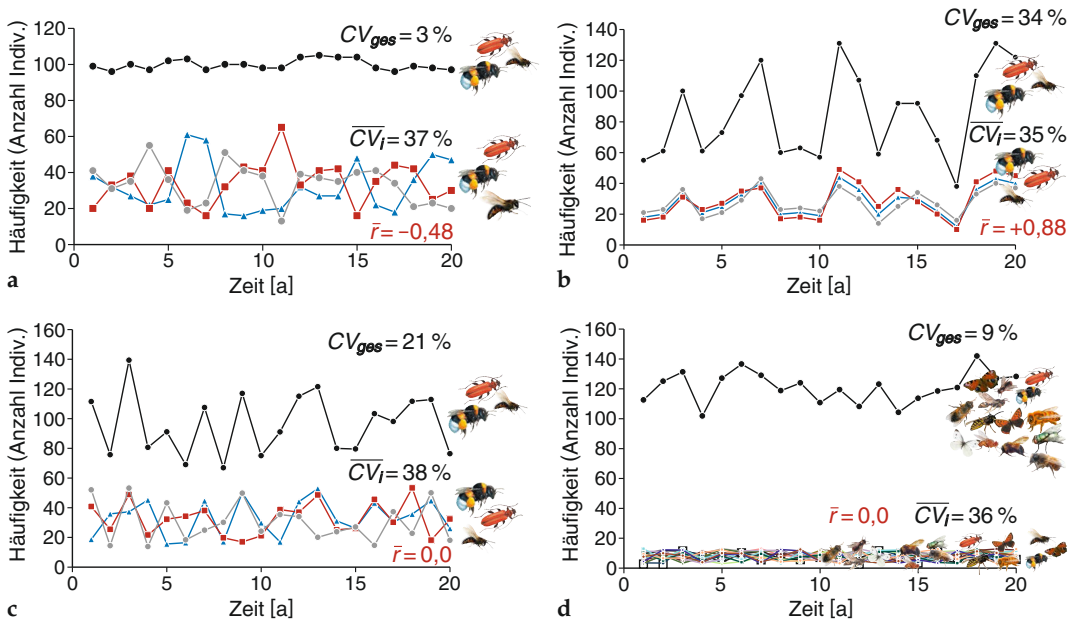


Abb. 2. Portfolio-Effekt: Häufigkeit (in Anzahl der Individuen) einzelner Bestäuberarten und durchschnittliche Schwankungsbreite ($\overline{CV}_I$) (jeweils unten) sowie Häufigkeit der Summe dieser Bestäuberarten und Schwankungsbreite (CV_{ges}) (jeweils oben) über die Zeit (in Jahren); Einfluss der Synchronität (geringer (a) bzw. hoher (b) durchschnittlicher Korrelationskoeffizient ($\bar{r}$) zwischen den Arten) sowie der Zahl der Bestäuberarten (3 (c) bzw. 15 (d) Arten). – Eigene Zusammenstellung.

$$CV = \frac{\sigma_x}{\bar{x}} \quad (1)$$

Werden jedoch verschiedene Finanzwerte, die jeweils hohen Schwankungen unterworfen sind, zusammengefasst in einem »Portfolio«, z. B. im DAX, so zeigt dieser eine geringere Schwankung (Portfolio-Effekt).

Funktionelle Stabilität durch Biodiversität

Analog lässt sich dieser Portfolio-Effekt auch auf die stabilisierende Wirkung der Biodiversität übertragen (Abb. 2; Doak et al. 1998, Tilman et al. 1998). Die Population einer blütenbesuchenden Insektenart beispielsweise ist nicht konstant, sondern schwankt zwischen verschiedenen Jahren,

abhängig z. B. von klimatischen Einflüssen. Diese Fluktuationen treten i. d. R. bei verschiedenen Bestäuberarten nicht synchron auf. Gegenläufige Schwankungen können entstehen, wenn die Arten unterschiedlich auf die Wetterbedingungen reagieren, etwa auf kühle oder trocken-warme Sommer. Obwohl die Schwankung für jede einzelne Bestäuberart groß sein kann, ist sie in der Summe der (redundanten) Arten, die eine bestimmte Funktion (hier: Bestäubung von Blüten) erfüllen, geringer. In dieser Dämpfung – oder »Stabilisierung« – der Fluktuationen drückt sich der Vorteil der Redundanz aus. Der stabilisierende Effekt auf die Funktion dieser Arten ist umso größer, je weniger synchron die Arten schwanken, d. h., stärkere Unterschiede (negative Korrelationen) zwischen den Arten verstärken den Portfolio-Effekt bis hin zu einer kompletten Stabilisierung, wenn die Arten perfekt gegenläufig schwanken (Abb. 2a). Lediglich bei hoher Synchronität der Arten tritt der dämpfende Effekt kaum in Erscheinung (Abb. 2b). Neben der Synchronität kommt es beim Portfolio-Effekt auf die Anzahl der (redundanten) Arten an, die dieselbe Funktion ausüben, hier also die Vielfalt der Bestäuberarten (Abb. 2c,d). Stark vereinfacht lässt sich der Portfolio-Effekt dann wie folgt mathematisch darstellen:

$$CV_{ges} = \sqrt{\left[\frac{1 - \bar{r}}{S} + \bar{r} \right]} \cdot \bar{CV}_i \quad (2)$$

(mit CV_{ges} = Variationskoeffizient der gesamten Artengemeinschaft, $\bar{r}$ = durchschnittlicher Korrelationskoeffizient zwischen den Arten bzw. deren Synchronität, S = Anzahl der Arten, $\bar{CV}_i$ = durchschnittlicher Variationskoeffizient jeder Art).

Die Stabilität ergibt sich aus dem Kehrwert des Variationskoeffizienten:

$$\text{Stabilität} = \frac{1}{CV} \quad (3)$$

Die Stabilität einer bestimmten Funktion wird also dadurch erhöht, dass möglichst viele Arten beteiligt sind, die redundant sind und dieselbe Funktion ausüben, und dass diese Arten möglichst unterschiedlich (asynchron) auf bestimmte Bedingungen reagieren. Dass dies tatsächlich der

Fall ist, zeigt ein Beispiel aus Argentinien, wo über 5 Jahre dieselben Pflanzen und ihre Bestäuber erfasst worden sind. Verschiedene Pflanzen hatten unterschiedlich viele Blütenbesucherarten, und tatsächlich unterscheidet sich damit auch die Stabilität der Besuchsraten zwischen den Jahren. Diejenigen Pflanzen, die viele Bestäuberarten hatten (hohe Redundanz), wiesen eine viel beständigere Besuchsraten auf (Abb. 3).

Spezialisierte und generalistische Arten

Ist eine Pflanzenart auf nur einen Bestäuber spezialisiert und dieser Bestäuber fällt aus, so würde man direkte funktionelle Konsequenzen erwarten, einen Fitnessnachteil für die Pflanze bis hin zu ihrem Aussterben. Generalistische Pflanzen, die von mehreren (redundanten) Insektenarten bestäubt werden können, sind entsprechend funktionell robuster und besser abgesichert für den Fall, dass einer der Bestäuber ausfällt. Pflanzen, die auf wenige Partner spezialisiert sind, sind anfälliger gegen solche Risiken. Dies ist letztlich die Illustration der sog. Versicherungs-Hypothese: Die Vielfalt der Arten, die eine bestimmte Funktion ausüben, steht als Rückversicherung zur Verfügung, falls einzelne Arten Populationsrückgänge verzeichnen oder lokal aussterben.

Umgekehrt gilt dies auch für die Blütenbesucher – dort sogar in verstärktem Maße, da sie von den Pflanzen als Nahrungsressourcen abhängig sind: Fällt eine dieser Ressourcen aus, sind Spezialisten stärker betroffen als Generalisten, die dann auf andere Pflanzenarten ausweichen können.

Für Netzwerke lässt sich daraus die Folgerung ableiten, dass sie möglichst viele Arten (sowohl Bestäuber als auch Pflanzen) enthalten sollten, um stabil zu sein, dass aber auch möglichst viele Links (Interaktionen) zwischen diesen Arten realisiert sein sollten. Besonders große und engmaschige Netzwerke sind folglich unter diesem Aspekt stabiler.

Beide Betrachtungen – der Portfolio-Effekt und die Versicherungs-Hypothese – sind Ausdruck derselben stabilisierenden Wirkung von funktioneller Redundanz. Und diese Redundanz steigt mit der Komplexität der Netzwerke, d. h. der Zahl der Arten und der Zahl der Links.

Auswirkung der Landnutzungsintensität auf die Biodiversität

Im bundesweiten Forschungsverbund der sog. Biodiversitäts-Exploratorien¹ werden die Auswirkungen der Landnutzung im Wald und im Grünland auf die Biodiversität und verschiedene Ökosystemfunktionen untersucht. Im Grünland reicht die Landnutzungsintensität von extensiv bewirtschafteten Flächen (ohne Düngung, ohne Mähen oder ohne Beweidung) bis zu intensiv bewirtschafteten Wiesen oder Weiden [Düngung bis 140 kg N/(ha·Jahr), 3 × jährlich Mahd; Beweidung bis 1200 Großvieh-Einheiten·Tage/(ha·Jahr)]. Aus diesen Angaben lässt sich der Landnutzungsintensitäts-Index L_i' errechnen (Blüthgen et al. 2012):

$$L_i' = \sqrt{\frac{F_i}{F_R} + \frac{M_i}{M_R} + \frac{G_i}{G_R}} \quad (4)$$

(mit F_i = Düngungslevel in kg N/(ha·Jahr), M_i = Anzahl Mähen/Jahr, G_i = Beweidungsintensität in GVE·Tage/(ha·Jahr) auf den einzelnen Untersuchungsflächen i ; F_R, M_R, G_R = Mittelwert über alle Untersuchungsflächen der drei Regionen R).

Auf insgesamt 150 Untersuchungsflächen – je 50 Flächen in den Regionen Schorfheide-Chorin (Brandenburg; Biosphärenreservat), Schwäbische Alb (Baden-Württemberg; Biosphärengebiet) und Hainich-Dün (Thüringen; Nationalpark und seine Umgebung) – werden von Mikroorganismen bis zu Pflanzenarten und Vögeln alle Taxa untersucht. In insgesamt 162 Tages-Netzwerken (je 600 m² für 6 Stunden) haben wir auf 119 Wiesen und Weiden insgesamt 25401 Besuche (Individuen) von 741 Bestäuberarten auf 166 Pflanzenarten erfasst. Zu den Bestäubern gehören v.a. Coleopteren (Käfer), Hymenopteren (Hautflügler, v.a. Bienen), Lepidopteren (Schmetterlinge) und Dipteren (Zweiflügler; v.a. Fliegen).

Wie zu erwarten geht der Artenreichtum an Pflanzen, d.h. das Blütenangebot, mit zunehmender Intensivierung der Landnutzung stark zurück. Der Verlust der Blütenpflanzen tritt in der Alb und im Hainich auf; in den zumeist artenarmen, moorigen Böden der Schorfheide ist dieser Trend jedoch nicht nachzuweisen (Abb. 4; Blüthgen et al. 2012). Interessanterweise geht die Bestäubervielfalt entlang dieses Gradienten nicht zurück.

Die Zusammensetzung der Bestäuber ändert sich dagegen stark: Bei intensiv genutzten Flächen finden wir sehr viel mehr Fliegen und sehr viel weniger Schmetterlinge und Bienen (sowohl sozial als auch solitär lebende Arten). Unter den Bestäubern gibt es folglich tendenzielle Gewinner bzw. Arten, die zumindest nicht stark mit der zunehmenden Intensivierung zurückgedrängt werden, wie die Schwebfliege *Episyrphus balteatus*. Andererseits gibt es viele Verlierer, etwa die soziale Wildbienenart *Lasioglossum albipes* (Abb. 5; Weiner et al. 2014).

Wenn wir vorhersagen wollen, welche Arten von einem Landnutzungswandel betroffen sein werden, können wir zwei Überlegungen anstellen. Möglicherweise sind die Spezialisten für bestimmte Blüten Verlierer, weil ihre bevorzugten Blüten wegfallen; möglicherweise sind sie aber auch Verlierer aus anderen Gründen, weil z.B. Standorte für die Larven oder für die Nester wegfallen.

Abbildung 6 zeigt die hohe Variabilität der Antworten auf Landnutzungsänderungen. Auch bei den Spezialisten unter den Bestäubern (rechte Hälfte der Abbildung) gibt es Gewinner und Verlierer (Weiner et al. 2014). Es gibt zwar einen signifikanten Effekt, aber dieser erklärt nicht sehr viel von der Variabilität zwischen den Arten. Tendenziell sind spezialisierte Blütenbesucher stärker von einer Intensivierung betroffen als generalistische. Bei dieser Zusammenstellung wurde jedoch nicht beachtet, auf welche Pflanzenart ein Bestäuber spezialisiert ist. Ein Spezialist für Löwenzahn wird z.B. weniger unter einer Landnutzungsintensivierung leiden als ein Spezialist für Glockenblumen, da diese Pflanzen in intensiv genutzten Wiesen oder Weiden fehlen. Dieser Zusammenhang zeigt sich in Abbildung 7 und ist sehr viel deutlicher als der Befund des Spezialisierungsgrades. Auch bei den Pflanzenarten gibt es bei einer Änderung der Landnutzungsintensität Verlierer und Gewinner; je nachdem, ob ein Bestäuber vorzugsweise Verlierer oder Gewinner besucht, ist er selbst entsprechend Verlierer oder Gewinner. Der Landnutzungseffekt, der sich direkt auf die Pflanzen auswirkt, bestimmt folglich auch das Schicksal der Blütenbesucher (Abb. 7; Weiner et al. 2014). Über die Netzwerke – d.h. über die Beobachtung, welche Interaktionen stattfinden und welche Gewichte den einzelnen Interaktionen beizumessen sind, und über den Spezialisierungsgrad – lässt sich somit eine relativ genaue Vorhersage machen, wer

1 Exploratorien zur funktionellen Biodiversitätsforschung, www.biodiversity-exploratories.de.

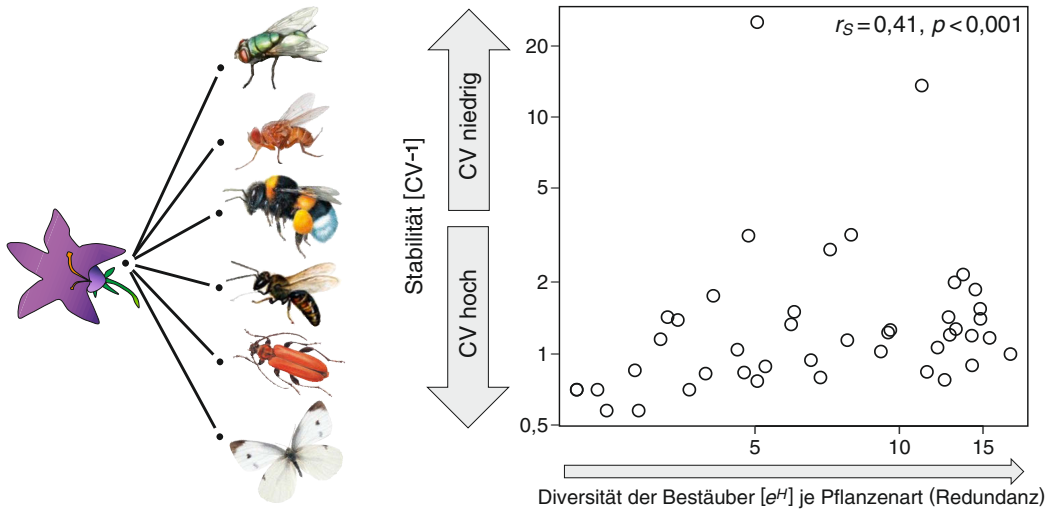


Abb. 3. Stabilität (in $1/\text{CV}$) der Besucherrate in Abhängigkeit von der Diversität der Bestäuber (Shannon-Diversitätsindex, e^H) je Pflanzenart; r_s : Spearman-Korrelationskoeffizient. – Nach Daten von D. Vazquez, N. Chacoff, N. Blüthgen.

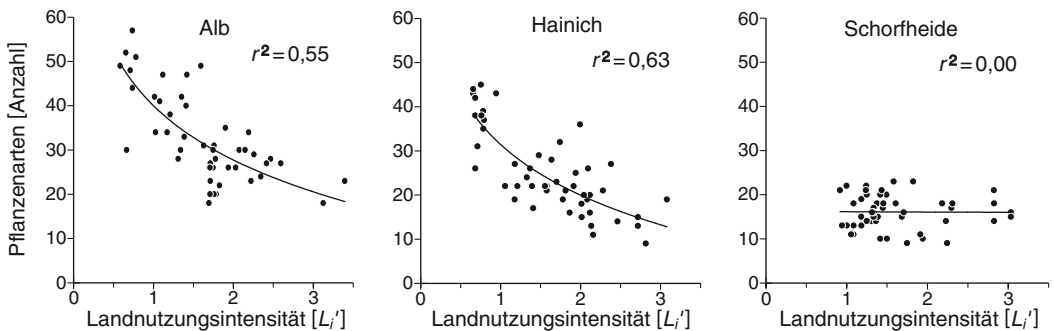


Abb. 4. Artenreichtum an Pflanzen (Anzahl der Arten) in Abhängigkeit von der Landnutzungsintensität (Index L_i' , s. Gleichung 4) auf je 50 Versuchsflächen in den drei untersuchten Regionen. – Nach Blüthgen et al. (2012).

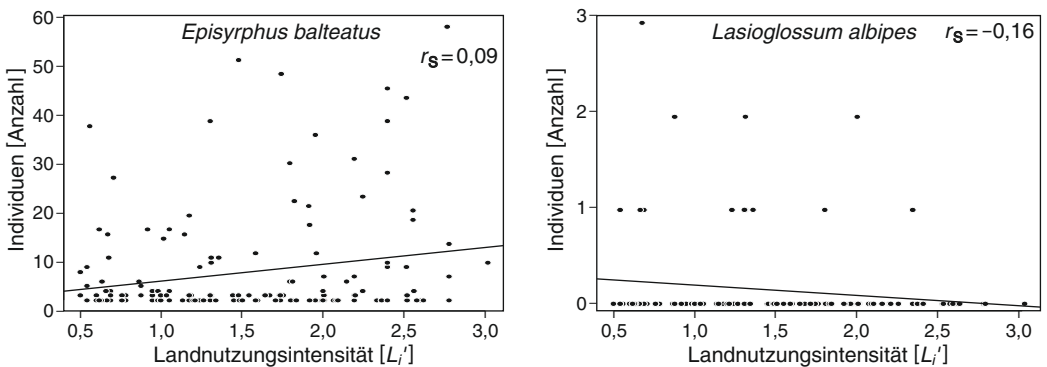


Abb. 5. Zahl der Individuen von *Episyrrhus balteatus* und *Lasioglossum albipes* in Abhängigkeit von der Landnutzungsintensität (Index L_i') in 162 Netzwerken. r_s : Spearman-Korrelationskoeffizient. – Nach Weiner et al. (2014).

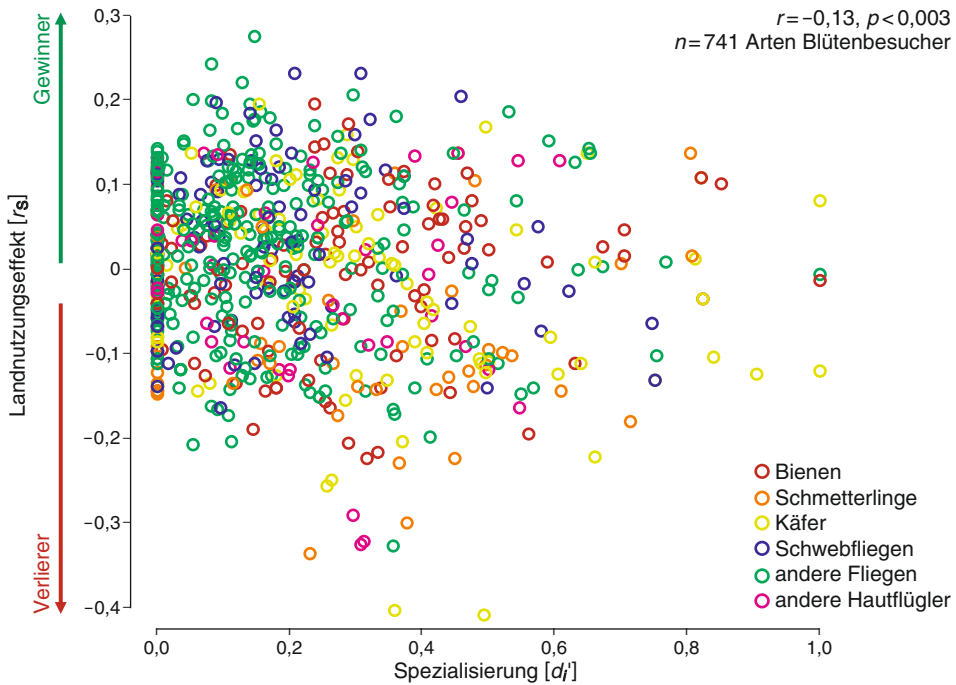


Abb. 6. Landnutzungseffekt (Spearman-Korrelationskoeffizient r_s zwischen Landnutzungsintensität und Häufigkeit, vgl. Abb. 5) in Abhängigkeit vom Spezialisierungsgrad (Index d'_i ; vgl. Blüthgen et al. 2006) für verschiedene Bestäuberarten. – Nach Weiner et al. (2014).

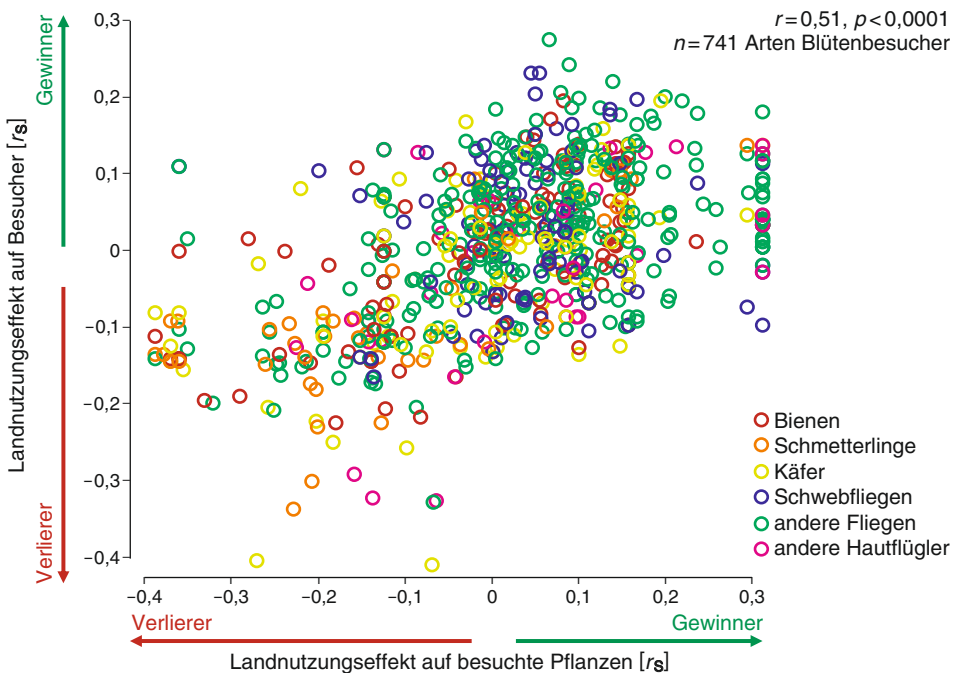


Abb. 7. Zusammenhang zwischen den Landnutzungseffekten (Spearman-Korrelationskoeffizient r_s , vgl. Abb. 5, 6) von Blütenbesuchern und besuchten Pflanzen für verschiedene Bestäuberarten. – Nach Weiner et al. (2014).

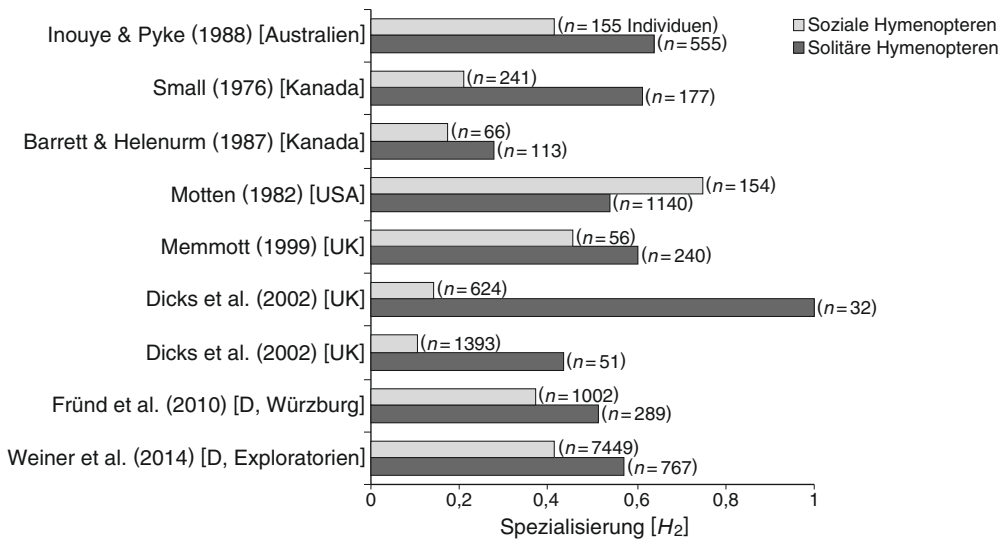


Abb. 8. Spezialisierungsgrad (Index H_2 ; vgl. Blüthgen et al. 2006) von sozial und solitär lebenden Hymenopteren (sozial s.l.: *Apis*, *Bombus*, *Lasioglossum*, *Halictus*, *Vespa*, Formicidae u.a.) nach verschiedenen Studien; sozial < solitär: $p=0,037$, gepaarter t -Test. – Eigene Zusammenstellung.

von den Blütenbesuchern bei einer Intensivierung der Landnutzung rückläufig sein wird und wer tendenziell davon profitieren wird.

Der umgekehrte Effekt der Bestäuber auf Pflanzen ist geringer ($r=0,33$, $p<0,001$). Die Reaktion von Pflanzen auf den Verlust ihrer Bestäuber ist allerdings eher ein langfristiger Prozess, der sich z. B. in einer reduzierten genetischen Vielfalt einer Population ausdrücken kann und in solchen Daten noch nicht sichtbar ist. Viele Pflanzen bilden auch dann Früchte aus, wenn in einem Gebiet nur wenige oder keine Bestäuber vorbeigekommen sind. Kurzfristig sind die Bestäuber sehr viel mehr von ihren Pflanzen abhängig als die Pflanzen von ihren Bestäubern.

Welche Rolle spielen soziale Bienen?

Der Anteil sozialer Bienen (Gattungen *Apis*, *Bombus*; semisozial: *Halictus*, *Lasioglossum*) lag in den erfassten Netzwerken zwischen 17 % in 2007 und 22 % in 2012 (Weiner et al. 2011, 2014, sowie Daten von S. Kühnel). Daneben finden wir eine ganze Reihe solitär lebender Wildbienen. Einige der sozialen Arten, wie die Honigbiene, gehören tendenziell zu den Gewinnern einer Landnutzungsintensivierung, bei den Hummeln gibt es Gewinner und Verlierer, die *Lasioglossum*-Arten

gehören tendenziell zu den stärksten Verlierern der sozialen Bienen (Daten aus Weiner et al. 2014). Insgesamt würde man einen weniger starken Effekt auf soziale Insekten erwarten im Vergleich zu solitären Arten, da diese tendenziell generalistischer sind, d. h. ein breiteres Spektrum von Blüten haben, das sie nutzen können (Abb. 8). Oft sind die Kolonien sehr viel langlebiger als solitäre Individuen, folglich müssen sie über die Saison hinweg unterschiedliche Blüten nutzen.

Landnutzungsintensität und funktionelle Redundanz

Die Netzwerke verändern sich mit der Intensität der Landnutzung, dabei sinkt die Komplexität der Beziehungen (Abb. 9). Aus der Perspektive jeder Bestäuberart geht die Redundanz der Blüten mit steigender Landnutzungsintensität tendenziell zurück (im Fallbeispiel, das in Abbildung 9 dargestellt ist, von 2 auf 1,5 Pflanzenarten pro Insektenart). Dies lässt sich vor allem dadurch erklären, dass die Vielfalt der Pflanzen insgesamt reduziert wird (vgl. Abb. 4). Aus Perspektive jeder einzelnen Pflanzenart steigt die Redundanz der Blütenbesucher mit steigender Landnutzungsintensität jedoch an, weil den wenigen Pflanzenarten eine unveränderte Bestäubervielfalt zur

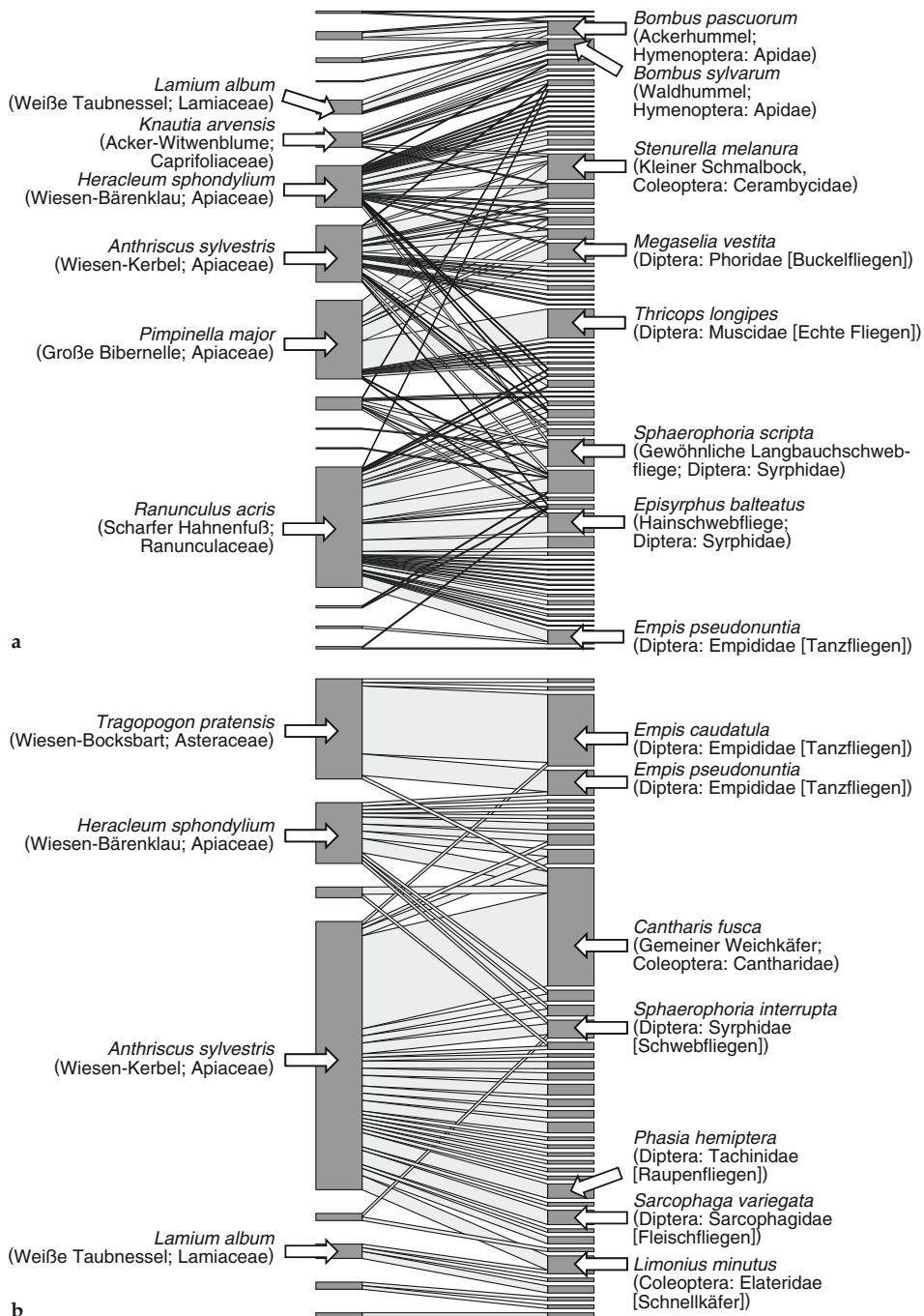


Abb. 9. Zwei Blütenbesucher-Netzwerke in der Schwäbischen Alb an einem Sommertag: in einer extensiv genutzten, ungedüngten Schafswiede (a) und in einer intensiv gedüngten dreischürigen Mähwiese (b). Pflanzenarten jeweils links, Blütenbesucher rechts. Die Dicke der Balken zeigt die Anzahl der Insekten-Individuen, insgesamt 236 (a) bzw. 662 (b). Jede Insektenart in der Schafswiede (a) ist durchschnittlich an 2,0, an der Mähwiese (b) nur an 1,5 Blütenarten zu finden – eine geringere Redundanz. Typische Pflanzen- und Insektenarten sind eingetragen. – Nach Weiner et al. (2014).

Verfügung steht. Bestäuber werden nicht nur mit weniger Pflanzenarten konfrontiert, sondern auch mit zunehmend ähnlichen, nahe verwandten Pflanzenarten. Die Pflanzen ähneln sich mit zunehmender Landnutzungsintensität stärker; in den intensiv genutzten Grünländern dominieren v.a. Doldenblütler (Apiaceae) und Korbblütler (Asteraceae). Auch die Verwandtschaft der Blütenbesucher ändert sich; wie bereits erwähnt, sind bei intensiver Landnutzung z.B. sehr viel mehr Fliegen zu finden.

Dadurch, dass die Arten im intensiv genutzten Grünland näher verwandt sind, sind sie in vielen Merkmalen vermutlich ähnlicher als die Arten auf vergleichbaren extensiv genutzten Wiesen, z. B. in ihrer Reaktion auf Umweltveränderungen. Die Vielfalt der Reaktionsnormen (engl. response diversity) drückt die Unterschiede zwischen redundanten Arten in ihrer Reaktion auf variable Umweltfaktoren aus. Arten, die redundant hinsichtlich einer bestimmten funktionellen Nische sind, können komplementär sein in ihrer Reaktion auf Umweltbedingungen (Blüthgen & Klein 2011). Diese response diversity steht in enger Beziehung zur Empfindlichkeit eines Netzwerks. Die höchste Stabilität sollte für ein engmaschiges Netzwerk gelten zwischen möglichst vielen – wenig verwandten – Arten, die sich in ihrer Reaktion stark unterscheiden. Artenspektren, die sich stark in ihrer Reaktion auf Umweltbedingungen unterscheiden, verstärken den eingangs erwähnten Portfolio-Effekt (Abb. 2a,b) durch stärkere asynchrone Schwankungen.

Verschiedene Blütenbestäuber haben unterschiedliche Temperaturspektren, in denen sie an Blüten aktiv sind. Unsere Daten zeigen beispielsweise, dass Bienen höhere Temperaturen bevorzugen als viele Fliegenfamilien; Hummeln decken einen besonders weiten Aktivitätsbereich ab. Insekten haben dabei nicht nur unterschiedliche Toleranzbereiche in der Temperatur, innerhalb derer sie existieren können, sondern auch sehr unterschiedliche Wasserverlustraten. Dies wird bei künftigen Temperaturänderungen im Zuge des Klimawandels eine wichtige Rolle spielen.

Fazit

- Netzwerke stellen funktionelle Beziehungen zwischen Arten im Ökosystem dar, z. B. zwischen Blüten und Bestäubern.
- Die Stabilität der Bestäuberfunktion in einem Ökosystem steigt (a) mit der Anzahl der an dem Netz beteiligten Arten, (b) wenn diese Arten komplementär (asynchron) auf bestimmte Umweltbedingungen reagieren (Portfolio-Effekt), und (c) mit der Anzahl der Interaktionen (Links) zwischen den Arten.
- Bei einer Intensivierung der Landnutzung im Grünlandbereich sinkt die Diversität der Blütenpflanzen. Die Diversität der Bestäuber bleibt etwa gleich hoch, die Artenzusammensetzung ändert sich jedoch.
- Der Landnutzungseffekt auf die Pflanzen bestimmt das Schicksal der Blütenbesucher; spezialisierte Blütenbesucher sind stärker von einer Landnutzungsintensivierung betroffen als generalistische.
- Mit zunehmender Intensivierung der Landnutzung ändert sich der Verwandtschaftsgrad sowohl von Blütenpflanzen (mehr Apiaceen- und Asteraceen-Arten) als auch von ihren Bestäubern (mehr Dipteren-Arten).

Literatur

- Barrett, S. C. H. & K. Helenurm. 1987. The reproductive biology of boreal forest herbs. 1. Breeding systems and pollination. – *Canadian Journal of Botany*, 65 (10): 2036–2046.
- Blüthgen, N. & A. M. Klein. 2011. Functional complementarity and specialisation: Why biodiversity is important in plant-pollinator interactions. – *Basic and Applied Ecology*, 12 (4): 282–291.
- Blüthgen, N., F. Menzel & N. Blüthgen. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. – *BMC Ecology* 6: 9; doi:10.1186/1472-6785-6-9
- Blüthgen, N., C. F. Dormann, D. Prati, V. H. Klaus, T. Kleinebecker, N. Hölzel, F. Alt, S. Boch, S. Gockel, A. Hemp, J. Müller, J. Nieschulze, S. C. Renner, I. Schöning, U. Schumacher, S. A. Socher, K. Wells, K. Birkhofer, F. Buscot, Y. Oelmann, C. Rothenwöhrer, C. Scherber, T. Tschamtkke, C. N. Weiner, M. Fischer, E. K. V. Kalko, K. E. Linsenmair, E.-D. Schulze & W. W. Weisser. 2012. A quantitative index of land-use intensity in grasslands: Integrating mowing, grazing and fertilization. – *Basic and Applied Ecology*, 13 (3): 207–220.

- Chagnon, M., J. Ingras & O. de Domingos. 1993. Complementary aspects of strawberry pollination by honey and indigenous bees (Hymenoptera). – *Journal of Economic Entomology*, 86(2): 416–420.
- Dicks, L. V., S. A. Corbet & R. F. Pywell. 2002. Compartmentalization in plant-insect flower visitor webs. – *Journal of Animal Ecology*, 71(1): 32–43.
- Doak, D. F., D. Bigger, E. K. Harding, M. A. Marvier, R. E. O'Malley & D. Thomson. 1998. The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. – *The American Naturalist*, 151(3): 264–276.
- Fründ, J., K. E. Linsenmair & N. Blüthgen. 2010. Pollinator diversity and specialization in relation to flower diversity. – *Oikos*, 119(10): 1581–1590.
- Inouye, D. W. & G. H. Pyke. 1988. Pollination biology in the Snowy Mountains of Australia: Comparisons with montane Colorado, USA. – *Australian Journal of Ecology*, 13(2): 191–205.
- Memmott, J. 1999. The structure of a plant-pollinator food web. – *Ecology Letters*, 2(5): 276–280.
- Motten, A. F. 1982. Pollination ecology of the spring wildflower community in the deciduous forests of Piedmont North Carolina. – Dissertation, Duke University, Durham, NC, USA, 410 S.
- Small, E. 1976. Insect pollinators of the Mer Bleue peat bog of Ottawa. – *Canadian Field Naturalist*, 90(1): 22–28.
- Tilman, D., C. L. Lehman & C. E. Bristow. 1998. Diversity-stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence? – *The American Naturalist*, 151(3): 277–282.
- Tilman, D., P. B. Reich, J. Knops, D. Wedin, T. Mielke & C. Lehmann. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment – *Science*, 294(5543): 843–845.
- Tilman, D., P. B. Reich & J. M. H. Knops. 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. – *Nature*, 441(7093): 629–632.
- Weiner, C. N., M. Werner, K. E. Linsenmair & N. Blüthgen. 2011. Land use intensity in grasslands: changes in biodiversity, species composition and specialisation in flower-visitor networks. – *Basic and Applied Ecology*, 12(4): 292–299.
- Weiner, C. N., M. Werner, K. E. Linsenmair & N. Blüthgen. 2014. Land-use impacts on plant-pollinator networks: interaction strength and specialization predict pollinator declines in grasslands. – *Ecology*, 95(2): 466–474.

Diskussion

S. Foitzik: Ich habe eine Frage zur Effektivität der Bestäubung. Wir haben gelernt, dass die Fliegen an intensiv genutzten Standorten zunehmen. Ist eine Fliege ein ebenso effizienter Bestäuber, das heißt, verbreitet sie den Pollen ebenso gut wie zum Beispiel eine Hummel oder eine Biene?

N. Blüthgen: Das ist sehr umstritten. Letztlich muss man das Spektrum aller Pflanzenarten sehen. Für einige wenige Kulturpflanzen, für die diese Frage untersucht worden ist, sind Bienen und Hummeln sehr wichtige Bestäuber und sicher effektiver als eine durchschnittliche Schwebfliege. Es gibt aber viele Pflanzenarten, die sehr effektiv von Fliegen bestäubt werden. Pauschal lässt sich die Frage daher nicht beantworten. Es gibt zumindest keinen Grund zu sagen, dass Fliegen generell schlechtere Bestäuber wären. Ein Hinweis wäre vielleicht, dass die Blütentreue bei Fliegen nicht sehr stark ist, Fliegen sind auch mehr generalistisch als viele Bienenarten. Die sozialen Insekten kommen hier ins Spiel, da sie zwar sehr stark generalistisch, aber sehr blütentreu sind. Das heißt, bei ihnen sind zwei Faktoren kombiniert: Als Generalisten sind sie robuster gegen das Verschwinden einzelner Ressourcen und können auf das verbliebene Blütenangebot besser reagieren. Aber sie sind sehr blütentreu, was wiederum den Pflanzen zugute kommt. Das wäre ein Argument theoretischer Natur, zu sagen, soziale Insekten erfüllen in vielen Fällen die Bestäubungsleistung besser als zum Beispiel Fliegen. Aber es gibt im Moment nicht den Hinweis darauf, dass dies über viele Pflanzenarten hinweg gilt.

D. Süßenbach: Kann man aus den Datensätzen innerhalb der verschiedenen Gruppen von Nutzungsintensitäten etwas über den Einfluss der Flächengröße herauslesen? Anders ausgedrückt: Wie groß muss zum Beispiel eine Fläche innerhalb einer wenig intensiv genutzten Landnutzungsgruppe mindestens sein, damit die Flächengröße als solche keinen Einfluss auf die Interaktionen und die Biodiversität hat? Ab wann wird es allein von der Flächengröße her kritisch?

N. Blüthgen: Auch das ist nicht leicht zu beantworten. Man muss sich die untersuchten Wiesen und Weiden auch in ihrer Relation zu anderen, benachbarten Wiesen und Weiden vorstellen. In

dem Projekt wurde teilweise untersucht, wie stark der Einfluss von anderen Flächen ist, die nicht zu dem Lebensraum »Wiese und Weide« gehören, also zum Beispiel von Acker- oder Waldflächen. Die Befunde, wie stark diese Flächen unsere Daten erklären können, liegen im Moment noch nicht vor. Es stellt sich hier die Frage, wie stark isoliert die Flächen von ähnlichen Flächen sind. Die Bestäuberfunktion ist dabei allerdings kein allzu gutes System, um eine Isolation oder Mindestgröße von Flächen zu überprüfen. Wir haben es bei den Blütenbesuchern mit sehr mobilen Organismen zu tun, das heißt, die direkten Bezüge zur Fläche sind nicht so stark ausgeprägt wie beispielsweise bei den weniger mobilen Insektenlarven oder bei flugunfähigen Arten.

I. Steffan-Dewenter: Ich habe eine Frage zur Spezialisierung und ihrer Definition. Kann man zum Beispiel die Fliegen, die im Gegensatz zu den Bienen Pollen nicht für ihre Reproduktion verwenden, genauso als Spezialisten definieren, wie man das bei den Bienen machen kann?

N. Blüthgen: Hinter dem Begriff Spezialisierung steckt insgesamt ein sehr komplexes Konzept. Als einfachstes Maß für Spezialisierung würde man untersuchen, wie viele Pflanzenarten ein Blütenbesucher nutzt. Das hängt aber sehr stark davon ab, wie viele Beobachtungen und Informationen für eine Art vorhanden sind. Das habe ich bei den Indizes herausgerechnet, was die Sache sehr kompliziert macht. Wir versuchen sozusagen zu korrigieren, dass wir für jede Bestäuberart unterschiedlich viele Beobachtungen, aber auch ein unterschiedliches Blütenangebot haben, und daher sind die Maße, die wir verwenden, sehr kompliziert. Wenn man den Effekt herausrechnet, wie wir das machen, finden wir durchaus für einzelne Fliegen eine sehr starke Präferenz für bestimmte Pflanzenarten, obwohl diese relativ selten sind. Das würde sehr dafür sprechen, dass es auch Spezialisten unter den Fliegen gibt. Sie sind nicht unbedingt eklatant von den einzelnen Blüten abhängig; der Befund drückt schließlich nur das aus, was sie in der Wiese letztlich an Blütenbesuchen realisieren. Es kann durchaus sein, dass die Abhängigkeit nicht so groß ist und dass, wenn wir diese Pflanze entfernen, die Fliege andere Pflanzen nutzt und daher trotz-

dem noch genügend Futter bekommt. Fliegen fressen übrigens Nektar und Pollen, das heißt, sie suchen auch gezielt nach solchen Ressourcen. Es gibt also durchaus Fliegen, die spezialisierter sind, aber im Großen und Ganzen sind Fliegen nach unseren Berechnungen deutlich weniger spezialisiert als Bienen.

M. Ayasse: Was sind die Gründe dafür, dass zum Beispiel die Halictiden Verlierer von intensiver Landnutzung sind und Hummeln Gewinner? Die sozial lebenden Halictiden sind in ihrer Biologie durchaus mit Hummeln vergleichbar: Sie sind polylektisch, das heißt, sie sammeln Pollen aus verschiedenen Pflanzenfamilien, und sie sind über längere Zeit im Jahr aktiv.

N. Blüthgen: In diesem Fall liegen die Gründe nicht in der Spezialisierung. Der Spezialisierungsgrad war bei beiden Gruppen ähnlich. Letztlich wissen wir nicht, ob es vielleicht doch an den Niststandorten liegt. Halictiden sind bodennistend und haben geringere Flugradien als zum Beispiel Hummeln, bei denen einige Arten bodennistend sind und andere Arten andere Neststandorte haben. Die direkten Störungen durch die Landwirtschaft (Beweidung, Mahd oder Düngung) könnten sich hier unmittelbar äußern. Möglicherweise haben wir es daher mit einem indirekten Effekt zu tun und nicht mit einem blütenvermittelten Effekt.

C. Gietl: Eben war die Rede von Generalisten, die verschiedene Blüten bestäuben können. Wenn man die Koevolution von Insekten und Blüten bzw. Blütenformen im Auge hat, so fressen die Käfer zum Beispiel am Klatschmohn, bei dem so gut wie jeder in die Blüte eindringen und Pollen mitnehmen oder fressen kann, während es beim Wiesensalbei schon eine kräftige Hummel zur Bestäubung braucht; eine Fliege kommt da gar nicht an den Pollen heran. Wenn ich als Landwirt nur Raps anbaue, kann ich mir fast ausrechnen, welche Bestäuber kommen, noch dazu, wenn ich die Tageszeit der Blütenöffnung bzw. die Jahreszeit bedenke. Daher meine Frage: Inwieweit lassen sich die Auswirkungen von bestimmten Landnutzungsformen auf die Bestäuber nicht schon allein durch die Koevolution der angebauten Pflanzen mit ihren Bestäubern vorhersagen?

N. Blüthgen: Diese Koevolution ist bei Wiesensalbei eher diffus. Der Wiesensalbei ist

eines der Beispiele für ein enges Spektrum von Bestäubern; es gibt nicht viele Bienenarten, die mit ihm klarkommen. Aber wenn Sie zum Beispiel Schwebfliegen nehmen, so tragen diese nicht zur Bestäubung bei, aber sie gehen dennoch gezielt an Pollen von solchen Pflanzen, an den nur langrüsselige Arten herankommen. Das heißt, wir haben auf Seiten der Bestäuber das Phänomen, dass sie keinen Pollen auf die Narbe übertragen, den Pollen aber trotzdem als wichtige Ressourcen konsumieren können.

S. Renner: Aber das sind dann keine Bestäuber.

N. Blüthgen: Nein, aber in diesem Fall der Vorhersage von Bestäubern ist auch die Perspektive des Insekts als Konsument entscheidend, ob sie Erfolg haben oder eben nicht. Es ist letztlich nicht möglich, das über Artenkomplexe von über 700 Bestäuber- und über 160 Pflanzenarten zu untersuchen und in jedem Fall nachzuweisen, dass ein Bestäubungserfolg auftritt. Aber ich habe versucht, den Vortrag sehr stark aus der Perspektive der Blütenbesucher zu halten. Diese sind sehr viel stärker von den Pflanzen als Nahrungsressourcen abhängig und leiden, zumindest zum Teil, sehr viel stärker unter einer Landnutzungsintensivierung. Die Pflanzenvielfalt geht zwar stärker zurück, aber die direkten Auswirkungen von wegfallenden Ressourcen auf die Blütenbesucher ist oft sehr viel unmittelbarer. Wir kümmern uns immer gern um die Pflanzen, aber andersherum ist auch das Schicksal der Bestäuber wichtig.

C. Gietl: Für den Menschen ist andererseits wichtig, dass Kulturpflanzen wie der Raps bestäubt werden.

T. Gschlößl: Inwieweit können Einflüsse des Klimawandels ausgeschlossen werden und sind Ihre Ergebnisse auch auf die Stadtnatur, das heißt auf Ökosysteme in Städten, übertragbar?

N. Blüthgen: Der Klimawandel lässt sich bei den kurzfristigen Datensätzen nicht nachvollziehen. Es ist eine unserer Perspektiven, zu untersuchen, wie Arten auf Klimaunterschiede reagieren, als Beispiel hatte ich die Laborversuche zum Wasserverlust und zur letalen Temperatur bei Ameisen kurz angesprochen. Was wir auf jeden Fall als sehr starken Effekt erwarten würden, ist, dass es zu einer Asynchronie kommt. Wir erleben heuer zum Beispiel einen rekordverdächtig frühen Frühling

und mittlerweile ist diese Vorverlagerung des Frühljahrs-Blühtermins ein Phänomen, das sich über die Zeit stark bestätigt. Wenn davon nicht alle Arten gleichermaßen betroffen sind, kann es zu Entkopplungen von Blüten und ihren Bestäubern kommen. Da kommt natürlich wieder die Biodiversität ins Spiel. Wenn es bei sehr diversen Systemen mit vielen redundanten Arten zu Entkopplungen kommt, so sind diese Systeme sehr robust. Wir haben das in Berchtesgaden an einem Höhengradienten untersucht, wo es entlang der Höhe – als Modell für den Klimawandel – zu Entkopplungen kommen könnte. Dieses System ist relativ ungestört, mit sehr vielen Tier- und Pflanzenarten, und wir sehen keine direkten Auswirkungen, weil die Diversität als Rückversicherung gegen den Klimawandel wirkt.

P. Rosenkranz: Lassen sich aus den Ergebnissen konkrete Empfehlungen ableiten, wie auch im ländlichen Raum so etwas wie Nachhaltigkeit umgesetzt werden kann?

N. Blüthgen: Die Quintessenz aus meinem Vortrag ist, dass wir die Vielfalt brauchen. Ich habe versucht, Argumente zu liefern, dass wir nicht immer die Auswirkungen von einem Diversitätsverlust direkt sehen. Das heißt, die Stabilität ist gefährdet, wenn viele redundante Arten – die vermeintlich überflüssig scheinen, weil sie in einem System dieselbe Funktion ausfüllen – verloren gehen. Die langfristigen Folgen dieses Verlusts an Biodiversität können wir damit grundsätzlich vorzeichnen, aber sehr schlecht überprüfen. Wir wissen nicht, welchen kritischen Punkt wir überschreiten dürfen.