

Blütenbesuchende Wildbienen-Gemeinschaften (Hymenoptera, Apoidea) in Sand-Ökosystemen

Vom Fachbereich Biologie der
Technischen Universität Darmstadt
zur
Erlangung des akademischen Grades
eines Doctor rerum naturalium
genehmigte Dissertation
von

Dipl. Biol. Marion Beil

aus Passau

Referentin: Prof. Dr. Angelika Schwabe-Kratochwil

Koreferent: Prof. Dr. Stefan Scheu

Tag der Einreichung: 15.03.2007

Tag der mündlichen Prüfung: 04.05.2007

Darmstadt 2007

D17



Dasypoda hirtipes

Inhaltsverzeichnis

| | | |
|-----------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Kapitel 1 | Einführung | 1 |
| Kapitel 2 | Untersuchungen zur Community-Struktur von blütenbesuchenden Wildbienen (Hymenoptera, Apoidea) in Sand-Ökosystemen | 12 |
| Kapitel 3 | Stabilität versus Fluktuation blütenbesuchender Wildbienen (Hymenoptera, Apoidea) in Sand-Ökosystemen | 40 |
| Kapitel 4 | Pollen als Ressource von Wildbienen (Hymenoptera, Apoidea, excl. <i>Bombus</i>) in Sand-Ökosystemen | 69 |
| Kapitel 5 | Zur Bedeutung von isolierten Sandflächen und ihrem Blüten-Angebot für Wildbienen (Hymenoptera, Apoidea) in Sand-Ökosystemen | 98 |
| Kapitel 6 | Gesamtdiskussion | 129 |
| | Zusammenfassung | 136 |
| | Danksagung | 140 |
| | Lebenslauf | 142 |
| | Anhang | 144 |

Kapitel 1

Einführung

In terrestrischen Ökosystemen gilt die Bestäubung von Wild- und Kulturpflanzen als einer der wichtigsten Schlüsselfaktoren (Kearns & Inouye 1997, Kevan 1999), so dass den Bestäubern als „keystone-species“ für die Erhaltung von Ökosystemprozessen eine besondere Bedeutung beizumessen ist (Corbet et al. 1991, Batra 1995, Kratochwil 2003, Biesmeijer et al. 2006). Die Wildbienen (Hymenoptera, Apoidea) können in vielen Ökosystemen als die wichtigsten und effektivsten Bestäuber betrachtet werden (Batra 1995, Waser et al. 1996, Kevan 1999), welche durch verschiedene Ursachen und Faktoren gefährdet sind. Die Hauptgründe für die Gefährdung sind wahrscheinlich in der Habitatfragmentierung und dem Lebensraumverlust (Jennersten 1998, Kevan 1999, Lennartsson 2002), der Isolation von Lebensräumen (Steffan-Dewenter & Tschardtke 1999, Artz & Waddington 2006) und der Intensivierung der Landwirtschaft (Kremen et al. 2002, 2004) zu sehen. Der Rückgang der Bestäuberdiversität wird auch als „pollination crisis“ diskutiert (Buchmann & Nabham 1996, Kearns et al. 1998, siehe aber auch Ghazoul 2005), so dass ein zunehmendes Interesse an Schutzmaßnahmen und -konzepten besteht, welche die Anforderungen von Pflanzen- und Tiergemeinschaften integrieren können (WallisDe Vries et al. 2002). Außerdem hat der Rückgang der Honigbienen-Populationen (vor allem durch die *Varroa*-Milbe) dazu beigetragen, dass die Bedeutung von Wildbienen als Bestäuber von Nutzpflanzen, stärker beachtet werden (Kremen et al. 2002, 2004, Ricketts 2004).

Die Sand-Ökosysteme sollen als ein Modell für trockene, offene Lebensräume dienen, welche durch das Vorkommen einer Vielzahl an gefährdeten, wärmeliebenden Tier- und Pflanzenarten charakterisiert werden (Zehm et al. 2002). Die charakteristischen Vegetationstypen der Sandstandorte sind vor allem durch fehlende Nutzung und dynamische Prozesse in ihrem Vorkommen bedroht und werden nach der Fauna-Flora-Habitat (FFH)-Richtlinie als primär zu fördernde Lebensräume eingestuft (Ssymank et al. 1998, Schwabe et al. 2004). Der Sukzessionsverlauf in den basenreiche Sandgebieten der Oberrheinebene ist in verschiedenen Arbeiten thematisiert worden (Stroh et al. 2002, Süß et al. 2004, Schwabe & Kratochwil 2004), während die Untersuchung von Veränderungen der Wildbienengemeinschaften in Verbindung mit verschiedenen Sukzessionsstadien bzw. der Ressourcenverfügbarkeit innerhalb der unterschiedlichen Vegetationstypen noch aussteht.

Community-Struktur

Für die Zusammensetzung und Diversität von Wildbienengemeinschaften können verschiedene lokale Einflussfaktoren wie z.B. Phytodiversität, Blütenabundanz, Verfügbarkeit an Nistplatzressourcen (Tschardtke et al. 1998, Steffan-Dewenter & Tschardtke 2001, Potts et al. 2003, 2005, Viana & Kleinert 2006, Vulliamy et al. 2006), aber auch - auf einer höheren

Skalenebene - die umgebende Landschaftsmatrix eine Rolle spielen (Ricketts 2001, Hirsch & Wolters 2003, Hines & Hendrix 2005, Chacoff & Aizen 2006).

Die Bestäubersysteme repräsentieren „interaction webs“ bzw. „pollination networks“ (Bronstein 1995, Memmott 1999, Olesen et al. 2006), in denen blühende Pflanzenarten und ihre Blütenbesucher ein Netz aus Interaktionen bilden. Die Strukturen dieser Netzwerke, wie z.B. die Schachtelung, sind erst in letzter Zeit stärker in den Fokus der Wissenschaft gerückt, wurden aber bisher kaum auf konkrete Ökosysteme bezogen (Petanidou & Ellis 1996, Bascompte et al. 2003, Ollerton et al. 2003). Außerdem kann die Reaktion von Gemeinschaften auf Habitatverlust auch von der Netzwerkstruktur beeinflusst werden (Fortuna & Bascompte 2006). Auch wird zunehmend über das Phänomen der Bedeutung von Generalisten in Bestäubungssystemen diskutiert (Waser et al. 1996, Johnson & Steiner 2000, Herrera 2005, Sahli & Conner 2006).

Stabilität versus Fluktuation

Die Entwicklung von Bestäubergemeinschaften in einem Zeitraum von über zwei Jahren wurde bisher nur in wenigen Arbeiten untersucht, obwohl sich herausgestellt hat, dass diese in ihrer Zusammensetzung zwischen verschiedenen Jahren deutlich variieren können (Herrera 1988, Petanidou & Ellis 1993, Barthell et al. 1997, Frankie et al. 1998, Nakano & Washitani 2003, Cane et al. 2005). Diese natürliche Variation bzw. Dynamik scheint charakteristisch für Wildbienengemeinschaften zu sein (Allen-Wardell et al. 1998, Williams et al. 2001). Die komplexen Beziehungen zwischen Blütenbesucher-Gemeinschaften und Pflanzengesellschaften verschiedener Sukzessionsstadien sind vor allem in Verbindung mit Restitutionsmaßnahmen für Hummeln untersucht worden (Carvell et al. 2002, Pywell et al. 2005, 2006, Goulson et al. 2006), für kleinere Wildbienen-Arten liegen bisher nur wenige Vergleiche von mehreren Sukzessionsstadien innerhalb einer Studie vor (Kratochwil 1984, Corbet 1995, Steffan-Dewenter & Tschardt 2001).

Es ist bisher wenig darüber bekannt, welcher Dynamik Wildbienengemeinschaften über längere Zeiträume unterliegen und welche Rolle Stabilität und Fluktuation im Auftreten von Wildbienenarten und ihren Blütenressourcen spielen. Die Verbindung von verschiedenen Sukzessionsstadien in Ökosystemen mit der Entwicklung von Wildbienengemeinschaften in einer mehrjährigen Zeitachse wurde in dieser Form unseres Wissens bisher nicht untersucht.

Pollen als Ressource

Die Ressourcennutzung von Wildbienen stellt sich aufgrund ihrer Bestäubungsfunktion verbunden mit der Erhaltung vieler Wildpflanzen als wichtige Grundlage für den Schutz von Lebensräumen dar (Corbet et al. 1991, Osborne et al. 1991, Batra 1995, Kearns et al. 1998, Biesmeijer et al. 2006, Larson & Franzén 2007). Über die Hummeln als Bestäubergruppe und ihre Nahrungsressourcen liegt eine Vielzahl an Informationen vor (u.a. Carvell et al. 2004, Goulson et al. 2005, Peat & Goulson 2005, Pywell et al. 2005, Westphal et al. 2006). Die Nutzung ihrer Ressourcen durch die Wildbienen lässt sich erst über die Pollenanalyse

zweifelsfrei klären, allerdings wurde diese Methode in blütenökologischen Untersuchungen von Wildbienengemeinschaften bisher nur sehr selten angewendet (Kohl 1987, Westrich & Schmidt 1987, Sipes & Tepedino 2003, Carvell et al. 2006). Sie diene bisher vor allem dazu, ausgewählte Wildbienenarten auf ihre Eignung zur wirtschaftlichen Nutzung zu überprüfen (Marquez et al. 1994, O'Neill et al. 2004, Kraemer & Favi 2005). Zur Ermittlung von Aktionsradien, die bisher nur von wenigen Wildbienenarten bekannt sind (Wesslerling 1996, Walther-Hellwig & Frankl 2000, Goulson & Stout 2001, Gathmann & Tscharntke 2002, Klein et al. 2004, Westphal et al. 2006), wurde die Pollenanalyse unseres Wissens bisher noch nicht eingesetzt, obwohl für die Koordination von Naturschutzmaßnahmen grundlegende Kenntnisse sowohl über die Nahrungsressourcen als auch die Reichweite der Wildbienen beim Pollensammeln benötigt werden (siehe auch Allen-Wardell et al. 1998).

Fragmentierung

Die Fragmentierung von Lebensräumen wird als eine der größten Bedrohungen für die weltweite Biodiversität angesehen (Saunders 1991). In Verbindung mit zunehmender Isolation von Lebensräumen kann die Habitatfragmentierung Auswirkungen auf die Interaktionen von Pflanzen und Tieren haben, zu Veränderungen im Bestäuberverhalten und zur Abnahme der Dichte und Artenvielfalt von Bestäubern führen (Steffan-Dewenter & Tscharntke 1999, Goverde et al. 2002, Lennartsson 2002, Artz & Waddington 2006), so dass sich daraus ein verminderter Samenansatz bei Pflanzen ergeben kann (Jennersten 1988, Murren 2002, Artz & Waddington 2006). Allerdings konnte auch gezeigt werden, dass sich der Einfluss von Fragmentierung nicht auf alle Arten gleichermaßen auswirkt (Aizen & Feinsinger 1994, Donaldson et al. 2002) und auch die Qualität der umgebenden Landschaftsmatrix eine wichtige Rolle spielt (Ricketts 2004, Chacoff & Aizen 2006, Cane et al. 2006). Besonders wichtig erscheint in diesem Zusammenhang die Vernetzung von Lebensräumen, welche den Austausch von Bestäubern und damit auch den Pollentransfer zwischen isolierten Pflanzenpopulationen gewährleisten könnte (Townsend & Levey 2005, siehe aber auch Review von Beier & Noss 1998).

Zielsetzung der vorliegenden Arbeit

Als Ziel der vorliegenden Arbeit sollen verschiedenste Aspekte der Struktur von Wildbienengemeinschaften in einem Modell-Ökosystem erarbeitet werden, um u.a. angemessene Schutzmaßnahmen für intakte Wildbienengemeinschaften erstellen zu können (Abb. 1.1).

In **Kapitel 2** wurde deshalb als Ausgangspunkt die Gemeinschaftsstruktur der Wildbienen unter der Berücksichtigung von Interaktionen zwischen blühenden Pflanzenarten und Wildbienenarten in fünf verschiedenen Vegetationstypen von Sand-Lebensräumen untersucht. Im Vordergrund stand zum einen die Analyse der Netzwerkstrukturen zwischen Pflanzen und Wildbienen (Interaktion) bzw. der räumlichen Gemeinschaftsstruktur mit Hilfe der Nested Subset-Analyse und zum anderen die Ermittlung der wichtigsten Faktoren, welche auf die Abundanz und Diversität sowie die Zusammensetzung von Wildbienengemeinschaften ein-

wirken. Eine wichtige Fragestellung in diesem Zusammenhang betrifft den Verlauf der Sukzession im Lebensraum Sand bezüglich der unterschiedlichen Vegetationsparameter innerhalb der Haupt-Untersuchungsgebiete „Ehemaliger August-Euler-Flugplatz“ und „Griesheimer Düne und Eichwäldchen“ (Abb. 1.2) und deren Einwirkung auf die Wildbienencommunity.

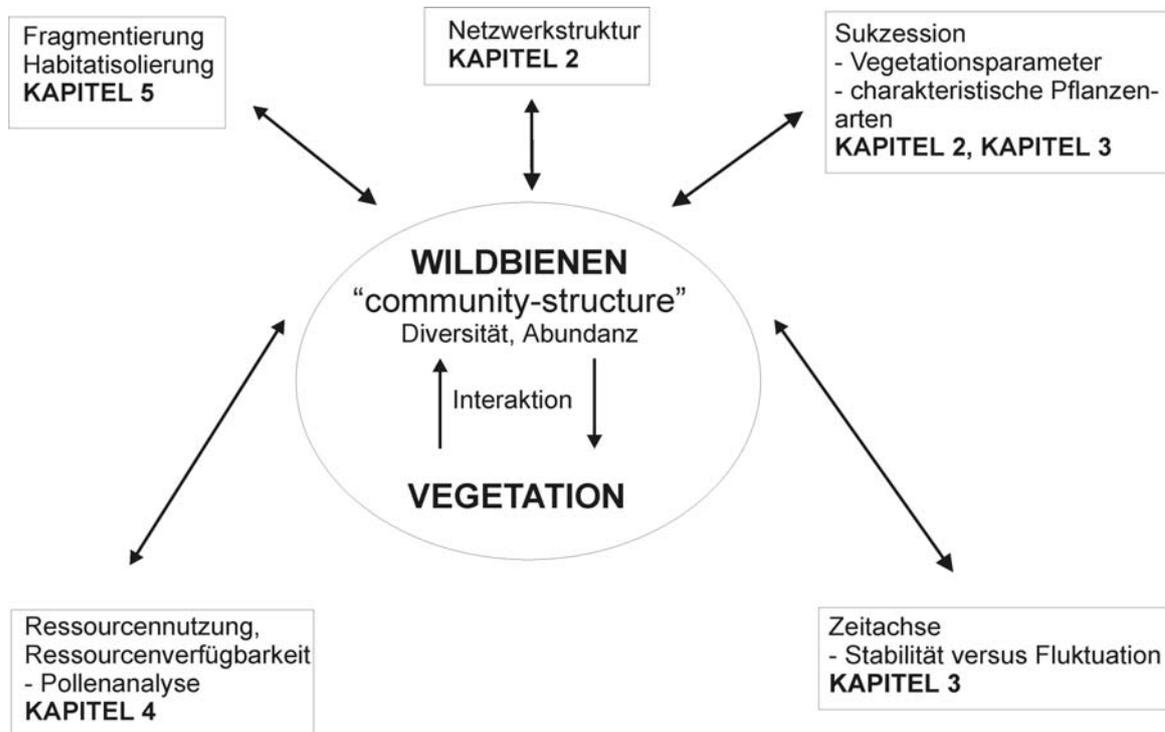


Abb. 1.1: Strukturierung und Zusammenhänge der vorliegenden Arbeit.

Neben den Vegetationsparametern spielt auch die Zeitachse und die damit verbundene Dynamik von Abundanz und Diversität eine Rolle für die Zusammensetzung von Blütenbesuchergemeinschaften. Deshalb wurde in **Kapitel 3** in einem Zeitrahmen von vier Jahren die Entwicklung der Wildbienencommunity unter dem Gesichtspunkt von Stabilität versus Fluktuation und die Entwicklung von charakteristischen blühenden entomophilen Pflanzenarten dreier verschiedener Sukzessionsstadien (*Koelerion glaucae*, *Armerio-Festucetum*, ruderalisiertes *Armerion*) in Sand-Pflanzengesellschaften untersucht.

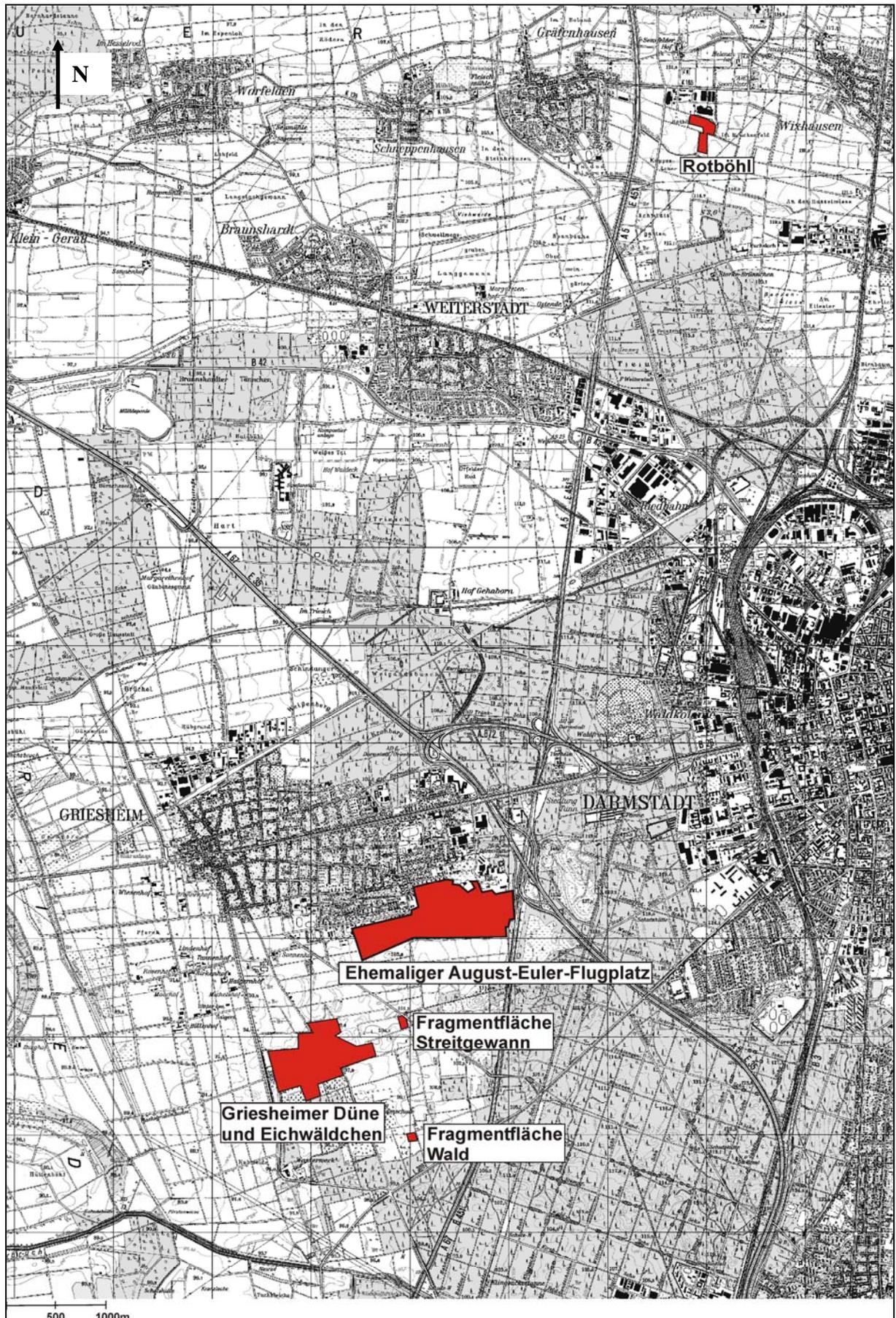


Abb. 1.2: Übersicht der Untersuchungsgebiete.

Hinsichtlich der Ressourcennutzung spielt der Pollen, welcher von den Wildbienen gesammelt wird, die wichtigste Rolle für die Versorgung der Nachkommen. Die tatsächliche Nutzung von Blütenressourcen lässt sich nur mit Hilfe der Pollenanalyse zweifelsfrei bestimmen. In **Kapitel 4** steht deshalb die Analyse von insgesamt 558 Pollenproben auf ihre Zusammensetzung im Vordergrund, um herauszufinden, welche Blütenressourcen sich in den Pollenladungen nachweisen lassen und ob sich Überschneidungen zwischen dem beobachteten Blütenbesuch und tatsächlicher Pollennutzung finden. Außerdem wird mit der Analyse von Aktionsradien beim Pollensammeln eine weitere Möglichkeit des Einsatzes der Pollenanalyse überprüft.

Neben den Sand-Ökosystemen sind viele andere Lebensräume der heutigen Kulturlandschaft von Fragmentierung und Isolation betroffen. In **Kapitel 5** wurde deshalb in zwei verschiedenen Untersuchungsgebieten mit der Habitatisolierung ein weiterer Einflussfaktor auf die Artendiversität, Individuendichte und Blütenbesuchsrate von Wildbienen untersucht. Ein Schwerpunkt der Analysen liegt auf der Körpergröße der verschiedenen Wildbienenarten bzw. ihrer Spezialisierung auf Nahrungsressourcen, welche von der Isolierung unterschiedlich betroffen sein könnten.

In **Kapitel 6** erfolgt abschließend die synoptische Diskussion aller Ergebnisse der vorhergehenden Kapitel.

Literatur

- Allen-Wardell, G., Bernhardt, P., Bitner, R., Burquez, A., Buchmann, S., Cane, J., Cox, P.A., Dalton, V., Feinsinger, P., Ingram, M., Inouye, D., Jones, C E., Kennedy, K., Kevan, P, Koopowitz, H. Medellin, R., Medellin-Morales, S & Nabhan, G.P. (1998): The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. - *Conservation Biology* 12 (1): 8-17.
- Artz, D.R. & Waddington, K.D. (2006): The effects of neighbouring tree islands on pollinator density and diversity, and on pollination of a wet prairie species, *Asclepias lanceolata* (Apocynaceae). - *Journal of Ecology* 94: 597-608.
- Barthell, J.F., Griswold, T.L., Frankie, G.W. & Thorp, R.W. (1997): *Osmia* (Hymenoptera: Megachilidae) diversity at a site in central coastal California. - *Pan-Pacific Entomologist* 73 (3): 141-151.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C.J. & Olesen, J.M. (2003): The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. - *Proceedings of the National Academy of Science* 100 (16): 9382-9387.
- Batra, S.W.T. (1995): Bees and pollination in our changing environment. - *Apidologie* 26: 361-370.
- Beier, P. & Noss, R.F. (1998): Do habitat corridors provide connectivity? - *Conservation Biology* 12: 1241-1252.
- Biesmeijer, J.C., Roberts, S.P.M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A.P., Potts, S.G., Kleukers, R., Thomas, C.D., Settele, J. & Kunin, W.E. (2006): Parallel

- declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. - *Science* 313: 351-354.
- Bronstein, J. (1995): The plant - pollinator landscape. - *Mosaic Landscapes and Ecological Processes*, 256-288.
- Buchmann, S.L. & Nabhan, G.P. (1996): *The forgotten pollinators*. - Island Press, Washington DC, 292 S.
- Chacoff, N.P. & Aizen, M.A. (2006): Edge effects on flower-visiting insects in grapefruit plantations bordering premontane subtropical forest. - *Journal of Applied Ecology* 43: 18-27.
- Cane, J.H., Minckley, R., Kervin, L. & Roulston, T. (2005): Temporally persistent patterns of incidence and abundance in a pollinator guild at annual and decadal scales: the bees of *Larrea tridentata*. - *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 319-329.
- Cane, J.H., Minckley, R.L., Kervin, L.J., Roulston, T.H. & Williams, N.M. (2006): Complex responses within a desert bee guild (Hymenoptera: Apiformes) to urban habitat fragmentation. - *Ecological Applications* 16 (2): 632-644.
- Carvell, C. (2002): Habitat use and conservation of bumblebees under different grassland management regimes. - *Biological Conservation* 103: 33-49
- Carvell, C., Westrich, P., Meek, W.R., Pywell, R.R. & Nowakowski, M. (2006): Assessing the value of annual and perennial forage mixtures for bumblebees by direct observation and pollen analysis. - *Apidologie* 37: 326-340.
- Corbet, S.A., Williams, I.H. & Osborne, J.L. (1991): Bees and the pollination of crops and wild flowers in the European Community. - *Bee World* 72: 47-59.
- Corbet, S. A. (1995): Insects, plants and succession: advantages of long-term set-aside. - *Agriculture, Ecosystems and Environment* 53: 201-217.
- Donaldson, J., Nänni, I., Zachariades, C. & Kemper, J. (2002): Effects of habitat fragmentation on pollinator diversity and plant reproductive success in Renosterveld Shrublands of South Africa. - *Conservation Biology* 16 (5): 1267-1276
- Fortuna, M.A. & Bascompte, J. (2006): Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks. - *Ecology letters* 9: 281-286.
- Frankie, G.W., Thorp, R.W., Newstrom-Lloyd, L.E., Rizzardi, M.A., Barthell, J.F., Griswold, T.L., Kim, J.-Y. & Kappagoda, S. (1998): Monitoring solitary bees in modified wildland habitats: Implications for bee ecology and conservation. - *Environ. Entomol.* 27 (5): 1137-1148.
- Gathmann, A. & Tschardtke, T. (2002): Foraging ranges of solitary bees. - *Journal of Animal Ecology* 71: 757-764.
- Ghazoul, J. (2005): Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis. - *Trends in Ecology and Evolution* 20 (7). 367-373.
- Goulson, D. & Stout, J.C. (2001): Homing ability of the bumblebee *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apoidea). - *Apidologie* 32: 105-111.
- Goulson, D., Hanley, M.E., Darvill B. & Ellis, J.S (2006): Biotope associations and the decline of bumblebees (*Bombus* spp.). - *Journal of Insect Conservation* 10: 95-103.
- Goverde, M. Schweizer, K., Baur, B. & Erhardt A. (2002): Small-scale habitat fragmentation effects on pollinator behaviour: experimental evidence from the bumblebee *Bombus veteranus* on calcareous grasslands. - *Biological Conservation* 104: 293-299.

- Herrera, C.M. (1988): Variation in mutualisms: the spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage. - *Biological Journal of the Linnean Society* 35: 95-125.
- Herrera, C.M. (2005): Plant generalization on pollinators: species property or local phenomenon? - *American Journal of Botany* 92 (1): 13-20.
- Hines, H.M. & Hendrix, S.D. (2005): Bumble Bee (Hymenoptera, Apidae) diversity and abundance in tallgrass prairie patches: Effects of local and landscape floral resources. - *Environmental Entomology* 34 (6): 1477-1484.
- Hirsch, M. & Wolters, V. (2003): Response of aculeate Hymenoptera to spatial features of an agricultural landscape. - *Journal for Nature Conservation* 11: 179-185.
- Jennersten, O. (1988): Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): Effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. - *Conservation Biology* 2 (4): 359-366.
- Johnson, S.D. & Steiner, K.E. (2000): Generalization versus specialization in plant pollination systems. - *Trends in Ecology and Evolution* 15 (4): 140-143.
- Kearns, C.A. & Inouye D.W. (1997): Pollinators, flowering plants, and conservation biology. - *BioScience* 47 (5): 297-306.
- Kearns, C.A., Inouye D. & Waser N.M. (1998): Endangered mutualisms: The conservation of plant-pollinator interactions. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29: 83-112.
- Kevan, P.G. (1999): Pollinators as bioindicators of the state of the environment: species, activity and diversity. - *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74: 373-393.
- Klein, A.-M., Steffan-Dewenter, I. & Tschardt, T. (2004): Foraging trip duration and density of megachilid bees, eumenid wasps and pompilid wasps in tropical agroforestry systems. - *Journal of Animal Ecology* 73: 517-525.
- Kohl, A. (1989): Untersuchungen von eingetragenen Pollen bei in künstlichen Nestern gehaltenen Hummelarten (Hymenoptera, Apoidea) und Rekonstruktion der besuchten Phytozönosen im Jahresverlauf. - *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 17: 713-718.
- Kraemer, M.E. & Favi F.D. (2005): Flower phenology and pollen choice of *Osmia lignaria* (Hymenoptera: Megachilidae) in Central Virginia. - *Environmental Entomology* 34 (6): 1593-1605.
- Kratochwil, A. (1984): Pflanzengesellschaften und Blütenbesucher-Gemeinschaften: bioökologische Untersuchungen in einem nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasen (Mesobrometum) im Kaiserstuhl (Südwestdeutschland). - *Phytocoenologia* 11 (4): 455-669.
- Kratochwil, A. (2003): Bees (Hymenoptera: Apoidea) as key-stone species: specifics of resource and requisite utilisation in different habitat types. - *Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft* 15: 59-77.
- Kremen, C., Williams, N.M. & Thorp, R.W. (2002): Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. - *PNAS* 99 (26): 16812-16816.
- Kremen, C., Williams, N.M., Bugg, R.L., Fay, J.P. & Thorp, R.W. (2004): The area requirements of an ecosystem service: crop pollination by native bee communities in California. - *Ecology Letters* 7: 1109-1119.
- Larsson, M. & Franzén, M. (2007): Critical resource levels of pollen for the declining bee *Andrena hattorfiana* (Hymenoptera, Andrenidae). - *Biological Conservation* 134: 405-414.
- Lennartsson, T. (2002): Extinction thresholds and disrupted plant-pollinator interactions in fragmented plant populations. - *Ecology* 83 (11): 3060-3072.

- Marquez, J., Bosch, J. & Vicens N. (1994): Pollens collected by wild and managed populations of the potential orchard pollinator *Osmia cornuta* (Latr.) (Hym., Megachilidae). - Journal of Applied Entomology 117: 353-359.
- Memmott, J. (1999): The structure of a plant-pollinator food web. - Ecology Letters 2: 276-280.
- Murren, C.J. (2002): Effects of habitat fragmentation on pollination: pollinators, pollinia viability and reproductive success. - Journal of Ecology 90: 100-107.
- Nakano, C. & Washitani, I. (2003): Variability and specialization of plant-pollinator systems in a northern maritime grassland. - Ecological Research 18: 221-246.
- Olesen, J.M., Bascompte, J., Dupont Y.L. & Jordano, P. (2006): The smallest of all worlds: Pollination networks. - Journal of Theoretical Biology 240: 270-276.
- Ollerton, J. Johnson, S.D., Cranmer, L. & Kellie, S. (2003): The pollination ecology of an assemblage of grassland asclepiads in South Africa. - Annals of Botany 92: 807-834.
- O'Neill, K.M., O'Neill, R.P. & Fultz, J. (2004): Composition of pollen loads of *Megachile rotundata* in relation to flower diversity (Hymenoptera: Megachilidae). - Journal of the Kansas Entomological Society 77 (4): 619-625.
- Osborne, J.L., Williams, I.H. & Corbet, S. (1991): Bees, pollination and habitat change in the European Community. - Bee World 72: 99-113.
- Peat, J. & Goulson D. (2005): Effects of experience and weather on foraging rate and pollen versus nectar collection in the bumblebee, *Bombus terrestris*. - Behav. Ecol. Sociobiol. 58: 152-156.
- Petanidou, T. & Ellis, W.N. (1993): Pollinating fauna of a phryganic ecosystem: composition and diversity. - Biodiversity Letters 1: 9-22.
- Petanidou, T. & Ellis, W.N. (1996): Interdependence of native bee faunas and floras in changing Mediterranean communities. - In: Matheson, A. et al. (eds): The conservation of bees. - Academic Press, 201-226.
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G. & Willmer P. (2003): Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities?. - Ecology 84 (10): 2628-2642.
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Roberts, S., O'Toole, C., Dafni, A., Ne'eman, G. & Willmer P. (2005): Role of nesting resources in organising diverse bee communities in a Mediterranean landscape. - Ecological Entomology 30: 78-85.
- Pywell, R.F., Warman, E.A., Carvell, C., Sparks, T.H., Dicks, L.V., Bennett, D., Wright, A., Critchley, C.N.R. & Sherwood, A. (2005): Providing foraging resources for bumblebees in intensively farmed landscapes. - Biological Conservation 121: 479-494.
- Pywell, R. F., Warman, E. A., Hulmes, L., Hulmes, S., Nuttall, P., Sparks, T. H., Critchley, C. N. R. & Sherwood, A. (2006): Effectiveness of new agri-environment schemes in providing foraging resources for bumblebees in intensively farmed landscapes. - Biological Conservation 129: 192-206.
- Ricketts, T.H. (2001): The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. - The American Naturalist 158 (1): 87-99.
- Ricketts, T.H. (2004): Tropical forest fragments enhance pollinator activity in nearby coffee crops. - Conservation Biology 18 (5): 1262-1271.
- Sahli, H.F. & Conner, J.K. (2006): Characterizing ecological generalization in plant-pollination systems. - Oecologia 148: 365-372.

- Saunders, D.A. (1991): Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. - *Conservation Biology* 5 (1): 19-32.
- Schwabe, A. & Kratochwil, A. (2004): Beweidung und Restitution als Chancen für den Naturschutz? - *NNA-Berichte* 17. Jg., H. 1, Schneverdingen, 237 S.
- Schwabe, A., Zehm, A., Eichberg, C., Stroh, M., Storm, C. & Kratochwil, A. (2004): Extensive Beweidungssysteme als Mittel zur Erhaltung und Restitution von Sand-Ökosystemen und ihre naturschutzfachliche Bedeutung. - *Schr.-R. f. Landschaftspfl. u. Natursch.* 78: 63-92.
- Sipes, S.D. & Tepedino, V.J. (2005): Pollen-host specificity and evolutionary patterns of host switching in a clade of specialist bees (Apoidea: Diadasiinae). - *Biological Journal of the Linnean Society* 86: 487-505.
- Ssymank, A., Hauke, U., Rückriem, C. & Schröder, E. (1998): Das europäische Schutzgebietssystem Natura 2000. - *Schr.-R. f. Landschaftspfl. u. Naturschutz* 53: 1- 558.
- Steffan-Dewenter, I. & Tschardt T. (1999): Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. - *Oecologia* 121: 432-440.
- Steffan-Dewenter, I. & Tschardt T. (2001): Succession of bee communities on fallows. - *Ecography* 24: 83-93.
- Stroh, M., Storm, C., Zehm, A. & Schwabe, A. (2002): Restorative grazing as a tool for directed succession with diaspore inoculation: the model of sand ecosystems. - *Phytocoenologia* 32 (4): 595-625.
- Süß, K., Storm, C., Zehm, A. & Schwabe, A. (2004): Succession in inland sand ecosystems: which factors determine the occurrence of the tall grass species *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth and *Stipa capillata* L. ? - *Plant Biology* 6: 465-476.
- Townsend, P.A. & Levey, D.J. (2005): An experimental test of whether habitat corridors affect pollen transfer. - *Ecology* 86 (2): 466-475.
- Tschardt, T., Gathmann, A. & Steffan-Dewenter, I. (1998): Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interaction. - *Journal of Applied Ecology* 35: 708-719.
- Viana, B.F. & Kleinert A.M.P. (2006): Structure of bee-flower system in the coastal sand dune of Abaeté, northeastern Brazil. - *Revista Brasileira de Entomologia* 50(1): 53-63.
- Vulliamy, B., Potts, S.G. & Willmer, P.G. (2006): The effects of cattle grazing on plant-pollinator communities in a fragmented Mediterranean landscape. - *Oikos* 114: 529-543.
- WallisDe Vries, M.F., Poschlod, P. & Willems, J.H. (2002): Challenges for the conservation of calcareous grasslands in northwestern Europe: integrating the requirements of flora and fauna. - *Biological Conservation* 104: 265-273.
- Walther-Hellwig, K. & Frankl, R. (2000): Foraging habitats and foraging distances of bumblebees, *Bombus* spp. (Hym., Apidae) , in an agricultural landscape. - *Journal of Applied Entomology* 124: 299-306.
- Waser, N.M., Chittka, L., Price, M.V., Williams, N.M. & Ollerton, J. (1996): Generalization in pollination systems, and why it matters. - *Ecology* 77: 1043-1060.
- Wesserling, J. (1996): Habitatwahl und Ausbreitungsverhalten von Stechimmen (Hymenoptera: Aculeata) in Sandgebieten unterschiedlicher Sukzessionsstadien. - *Dissertation, Cuvillier, Göttingen*, 121 S.

- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. (2006): Foraging trip duration of bumblebees in relation to landscape-wide resource availability. - *Ecological Entomology* 31: 389-394.
- Westrich, P. & Schmidt K. (1987): Pollenanalyse, ein Hilfsmittel beim Studium des Sammelverhaltens von Wildbienen (Hymenoptera, Apoidea). - *Apidologie* 18 (2): 199-214.
- Williams, N.M., Minckley, R.L. & Silveira, A. (2001): Variation in native bee faunas and its implications for detecting community changes. - *Conservation Ecology* 5 (1).
- Zehm. A., Storm, C. Nobis, M., Gebhardt, S. & Schwabe, A. (2002): Beweidung in Sand-Ökosystemen - Konzept eines Forschungsprojektes und erste Ergebnisse aus der nördlichen Oberrheinebene. - *Naturschutz- und Landschaftsplanung* 34 (2/3): 67-73.

Kapitel 2

Untersuchungen zur Community-Struktur von blütenbesuchenden Wildbienen (Hymenoptera, Apoidea) in Sand-Ökosystemen

Einführung

Obwohl Wildbienen zu den „Schlüssel-Bestäubern“ (Cane 2001) gezählt werden, welche für die Erhaltung vieler Ökosysteme und ihrer Pflanzenarten von großer Bedeutung sind (u.a. Batra 1995, Kevan 1999), ist in den letzten Jahren ein deutlicher Rückgang der Wildbienenarten innerhalb Europas zu beobachten (Westrich 1996), welcher vor allem auf die Auswirkungen der Habitatfragmentierung, den Einsatz von Herbiziden und Pestiziden in der Landwirtschaft und Veränderung der Landnutzung zurückgeführt wird (Osborne et al. 1991, Kearns et al. 1998). Der Verlust der Diversität von bestäubenden Insekten ist vor allem wegen ihres Einflusses auf die Reproduktion der Pflanzen besonders schwerwiegend, da viele Nutzpflanzen, aber auch Wildkräuter, auf diese Bestäuber-Gemeinschaften angewiesen sind (Biesmeijer et al. 2006). Kremen et al. (2002) konnten nachweisen, dass die Artendiversität von Wildbienen für das Aufrechterhalten der Nutzpflanzen-Bestäubung essentiell ist, da jährliche Schwankungen in der Individuendichte einzelner Wildbienenpopulationen ausgeglichen werden können (siehe aber auch Ghazoul 2005).

Auch Klein et al. (2003) stellten positive Beziehungen zwischen Ökosystemfunktionen wie der Bestäubung und der Diversität der Bestäuber fest, trotzdem ist über die Wirkung von „keystone-species“ auf verschiedene Ökosystemprozesse nur wenig bekannt (Hector et al. 2001).

Viele Wildbienengemeinschaften werden durch das Auftreten weniger Arten mit hohen Abundanzen charakterisiert, während viele Arten nur selten auftreten (Minckley et al. 1998, Potts et al. 2003, Oertli et al. 2005). Für die Artenzusammensetzung dieser Gemeinschaften können verschiedene Faktoren eine Rolle spielen: die Phytodiversität eines Lebensraumes (Tscharrntke et al. 1998, Potts et al. 2003), die Blütendichte (Steffan-Dewenter & Tscharrntke 2001, Viana & Kleinert 2006), die Diversität der Nektarressourcen (Potts et al. 2006) und die Verfügbarkeit von Nistplätzen (Potts et al. 2005), aber auch die Zusammensetzung der umgebenden Landschaftsmatrix (Ricketts 2001, Steffan-Dewenter et al. 2002, Chacoff & Aizen 2006).

Die Interaktionen zwischen Pflanzen und Bestäubern auf der Gemeinschaftsebene bilden sogenannte „pollination networks“, in denen die Bestäuber die jeweiligen Pflanzen u.a. als Nahrungsquelle nutzen, während viele Pflanzenarten auf die Bestäubung durch Insekten angewiesen sind (Dupont et al. 2003).

In vielen dieser Netzwerke scheint Generalisierung weit verbreitet zu sein (Waser et al. 1996, Memmott 1999), d.h. die meisten Pflanzenarten werden von einer Vielzahl verschiedener

Bestäuber besucht und die meisten Bestäuberarten besuchen ebenfalls mehrere Pflanzenarten. Verschiedene Studien haben die Gesamt-Bestäubungsnetzwerke untersucht, welche innerhalb eines definierten Gebietes alle vorkommenden Pflanzenarten als auch die blütenbesuchenden Tiere einschließen (u.a. Arroyo et al. 1982, Jordano 1987, McCall & Primack 1992, Petanidou & Ellis 1993, Memmott 1999, Olesen et al. 2002, Philipp et al. 2006), während die Strukturen dieser Netzwerke wie z.B. die Schachtelung (Petanidou & Ellis 1996, Bascompte et al. 2003, Ollerton et al. 2003) erst in letzter Zeit in den Fokus der Wissenschaft getreten sind. In geschachtelten Netzwerken sind Pflanzen mit wenigen Interaktionen mit Blütenbesuchern assoziiert, die weit verbreitet auftreten und umgekehrt sind spezialisierte Blütenbesucher mit Pflanzenarten verbunden, welche durch eine Vielzahl an Interaktionen charakterisiert sind; die Generalisten beider Seiten tendieren dazu, mit Generalisten zu interagieren, so dass ein dichtes Netz von Interaktionen entsteht (Lewinson et al. 2006). Die Bestäuber-Netzwerke sind dann perfekt geschachtelt, wenn die am meisten spezialisierten Pflanzenarten von einem Teil derjenigen Bestäuber besucht werden, welche auch weit verbreitete, häufige Pflanzenarten (Generalisten) besuchen (DUPONT et al. 2003). Diese Schachtelung wurde nicht nur für Bestäuber-Netzwerke, sondern auch für Nahrungsnetze und Samenausbreitung festgestellt (Bascompte et al. 2003). Ähnliche Ergebnisse hinsichtlich der Verbreitung von asymmetrischer Spezialisierung in Pflanze-Bestäuber-Interaktionen wurden auch von Vázquez & Aizen (2004) nachgewiesen.

Außerdem konnte das Muster der Schachtelung in vielen Untersuchungen zu räumlichen Gemeinschaftsstrukturen nachgewiesen werden, in denen die Arten von artenarmen Gemeinschaften einen Ausschnitt der artenreicheren Gemeinschaften darstellen (Beispiele in Worthen 1996, Wright et al. 1996).

Im Vordergrund dieser Studie steht die Untersuchung der Wildbienen-Gemeinschaftsstruktur in Sand-Ökosystemen der nördlichen Oberrheinebene unter der Berücksichtigung der Interaktionen zwischen den blühenden Pflanzen- und Wildbienenarten. Folgende Fragestellungen sollen beantwortet werden:

- Wie lassen sich die Wildbienengemeinschaften der Sand-Ökosysteme charakterisieren?
- Welche Faktoren beeinflussen die Zusammensetzung von Wildbienengemeinschaften?
- Lassen sich für die Vegetationstypen der Sand-Ökosysteme räumliche, geschachtelte Strukturen ermitteln?
- Welche Interaktions-Strukturen zeigen die Pflanzen- und Wildbienenarten? Lassen sich geschachtelte Netzwerk-Strukturen feststellen?

Material und Methoden

Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungen zur Gemeinschaftsstruktur der Wildbienen fanden in den Sandgebieten der hessischen Oberrheinebene im Raum Darmstadt statt. Die beiden Naturschutzgebiete „Ehemaliger August-Euler-Flugplatz“ mit einer Größe von 70 ha sowie die „Griesheimer Düne mit Eichwäldchen“ (45 ha), welche zusätzlich unter dem europäischen Schutzstatus als FFH-Gebiete stehen, wurden aufgrund der vorhandenen verschiedenen Sukzessionsstadien von Sand-Pflanzengesellschaften ausgewählt. Es handelt sich im Fall des „August-Euler-Flugplatzes“ um initiale Pioniergesellschaften wie das *Koelerion glaucae* im östlichen basenreichen Teil des Gebietes, gefolgt vom *Armerio-Festucetum* im weiter westlich gelegenen schwach sauren Bereich, über Bereiche eines ruderal geprägten *Armerion* bis hin zu einem Komplex verschiedener Ruderalgesellschaften auf ehemaligen Spargeläckern am westlichen Ende (Zehm & Zimmermann 2004). Auf der der „Griesheimer Düne“ dominiert hingegen ein Komplex basenreicher Sand- bis Steppenrasen (Zehm & Zimmermann 2004); hier liegen die Untersuchungsflächen innerhalb eines *Koelerion glaucae*-*Allio-Stipetum*-Komplexes.

Die mittlere Jahrestemperatur im Gebiet der Oberrheinebene liegt bei 9-10 °C, verbunden mit niedrigen durchschnittlichen Niederschlagsmengen von etwa 700 mm pro Jahr (Walter & Lieth 1967). Im Untersuchungszeitraum lagen die mittleren Temperaturen bei 10,7 °C und 11,0 °C, die Jahresniederschläge bei 556 mm bzw. 524 mm sowie die mittlere jährliche Sonnenscheindauer bei 1632 Stunden bzw. 1770 Stunden (Mittelwerte der Jahre 2004 und 2005; Daten vom Flughafen Frankfurt, Internet), so dass die beiden Untersuchungsjahre bezüglich der Witterung als „normal“ angesehen werden können.

Untersuchungsdesign

Alle Wildbienen-Untersuchungen und die Erfassung der Blütenressourcen fanden im Zeitraum von Anfang April bis Anfang September in den Jahren 2004 und 2005 auf insgesamt 45 Flächen mit einer Größe von jeweils 200 m² statt. In den fünf verschiedenen Vegetationstypen (NSG „Ehemaliger August-Euler-Flugplatz“: *Koelerion glaucae*, *Armerio-Festucetum*, *Armerion ruderalisiert*, ehemaliger Acker und NSG „Griesheimer Düne“: *Allio-Stipetum*-Komplex) wurden jeweils 9 dieser Flächen bearbeitet (Abb. 2.1a,b).

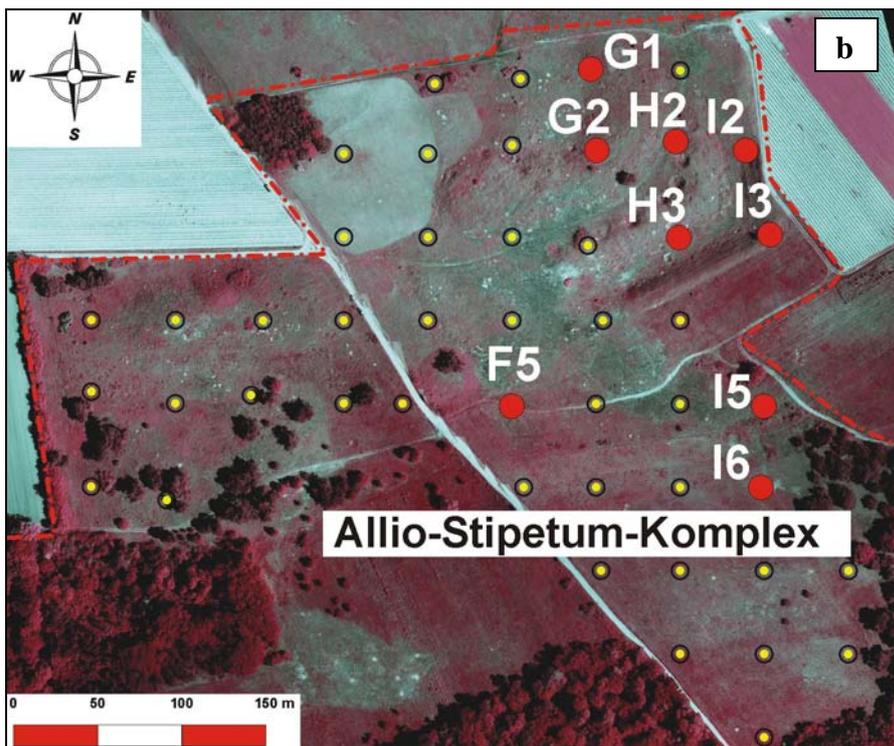
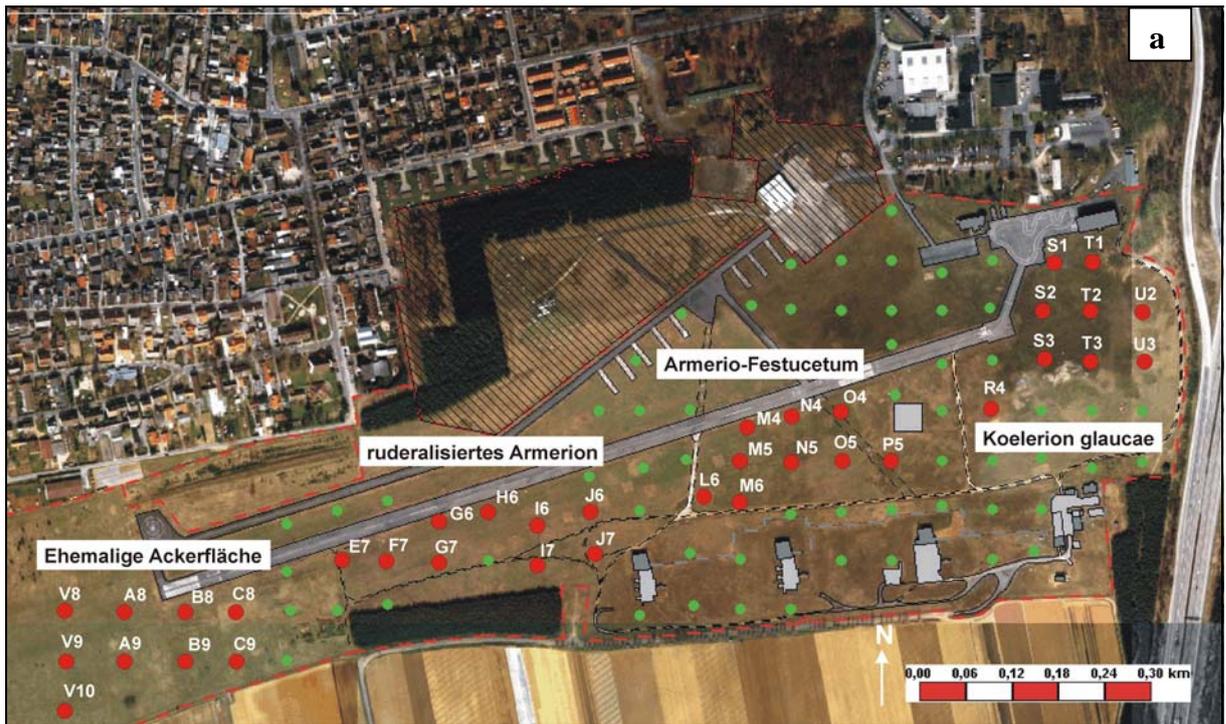


Abb. 2.1: Untersuchungsflächen in den beiden Naturschutzgebieten „Ehemaliger August-Euler-Flugplatz“ (a) und „Griesheimer Düne und Eichwäldchen“ (b)

Die Aufnahme aller Blütenressourcen einer Fläche erfolgte wöchentlich nach der Methode von Kratochwil (1984) mit einer zusätzlichen Schätzung der Deckung der blühenden entomophilen Pflanzenarten, so dass sowohl die mittlere Deckung der blühenden Pflanzenarten als auch die mittlere Anzahl der blühenden Pflanzenarten pro Vegetationstyp ermittelt werden konnten. Im Folgenden bezieht sich die Bezeichnung der „blühenden Pflanzenarten“ immer auf die „blühenden entomophilen Pflanzenarten“.

Die Erfassung der Wildbienen erfolgte je nach Wetterlage 1-2 mal pro Woche für 15 Minuten bei ähnlichen Bedingungen (sonnig, windarm, Temperaturen ab ca. 12 °C) per Kescherfang an allen blühenden Pflanzenarten einer Untersuchungsfläche, wobei nicht zwischen Pollen- bzw. Nektarsammeln unterschieden wurde. Die Begehung der Flächen erfolgte in unterschiedlicher Reihenfolge. Diejenigen Wildbienenarten, die im Feld eindeutig anzusprechen waren (*Dasygaster hirtipes*, *Andrena carbonaria* agg., *Bombus humilis*, *Bombus terrestris*: beinhaltet alle Arten der *Bombus terrestris/lucorum*-Gruppe, *Bombus lapidarius*, *Nomioides minutissimus*, *Tetralonia macroglossa*) wurden durch Belegtiere dokumentiert und daraufhin lediglich protokolliert, während alle anderen Bienenarten zur späteren Determination durch Kälte (-20 °C) abgetötet wurden. Die Honigbiene (*Apis mellifera*) wurde aufgrund ihres semi-domestizierten Auftretens von den Untersuchungen ausgeschlossen. Die Nomenklatur der Wildbienen erfolgte mit Ausnahme von *Andrena dorsata* und *Andrena propinqua* nach Westrich (1989) auf der Basis folgender Bestimmungsliteratur: Mauss 1996, Scheuchl 1995, Scheuchl 1996, Scheuchl & Schmid-Egger 1997, Amiet et al. 1999, Amiet et al. 2001. Da für das Bundesland Hessen keine Rote Liste für Wildbienen existiert, wurden neben der Roten Liste Deutschlands (Bundesamt für Naturschutz 1998) auch die Listen Baden-Württembergs (Westrich et al. 2000) und von Rheinland-Pfalz (Schmid-Egger et al. 1995) herangezogen. Die Klassifizierung von Sandleitarten wurde mit Hilfe verschiedener Literaturangaben durchgeführt (Westrich 1989, Saure 1992, Krüss 1994, Schmid-Egger et al. 1995) und bezieht sich nur auf die regional in den Sandgebieten vorgefundenen Arten, während die Einteilung der Wildbienenarten in Spezialisten und Generalisten nach Westrich (1989) erfolgte. Die Bezeichnung „Parasiten“ bezieht sich auf brutparasitische Wildbienen. Für alle Flächen konnten Vegetationsaufnahmen nach Braun-Blanquet verwendet werden, welche im Rahmen des E&E-Projektes „Ried und Sand-Biotopverbund und Restitution durch extensive Landwirtschaft“ auf einer Größe von 80 m² im Mittelpunkt der Flächen erhoben wurden, und denen die folgenden Parameter zur Charakterisierung der Flächentypen entnommen wurden: mittlere Artenzahl der Pflanzen, mittlere Deckung von Kräutern und Gräsern bzw. mittlerer Anteil des Offenbodens (Aufnahmen von R. Cezanne, A. Schwabe-Kratochwil, M. Beil).

Statistische Analyse

Die Analyse des Einflusses der unabhängigen Variablen „Jahr“ und „Vegetationstyp“ auf die Wildbienen (Gesamtarten- und -individuenzahlen mit und ohne Hummeln sowie ohne Hummeln und Parasiten, Arten- und Individuenzahlen der Hummeln und RL-Arten) als auch auf die Vegetations-Parameter (Artenzahlen Pflanzen, Artenzahlen blühender Pflanzenarten, Deckung von Kräutern, Gräsern und Offenboden sowie der blühenden Pflanzenarten) wurde mit gemischt-linearen Modellen (SAS 9.1, proc mixed) durchgeführt. Dabei wurden die folgenden Kovarianzstrukturen getestet und diejenigen mit den besten AKAIKE-Werten (AIC) ausgewählt: autoregressive (1), heterogenous autoregressive (1), autoregressive moving averages (1,1), unstructured, compound symmetry und Huynh-Feldt. Für die multiplen

Mittelwertvergleiche wurde der Tukey-Test angewendet. Multiple lineare Regressionen wurden ausgewählt, um diejenigen Faktoren zu ermitteln, die den stärksten Einfluss auf das Vorkommen der Wildbienen besitzen. Um eine Normalverteilung der Daten zu erreichen, wurden die untersuchten Variablen log-transformiert ($\log x+1$), während für Prozentzahlen Winkeltransformationen (\arcsin) durchgeführt wurden. Die Analysen der Arten- und Individuendichten der Wildbienen wurden aufgrund des dominanten, weit verbreiteten Auftretens der Gattung *Bombus* jeweils „mit“ bzw. „ohne“ Hummeln durchgeführt.

Nested Subset-Analyse

Mit Hilfe der Nested Subset-Analyse lässt sich überprüfen, ob artenärmere Gemeinschaften hinsichtlich ihrer Artenzusammensetzung einen Ausschnitt einer artenreicheren Gemeinschaft darstellen (Atmar & Patterson 1993). Diese Analyseart findet vor allem in der Insel-Biogeographie aber auch bei der Quantifizierung der Konsequenzen von Fragmentierung auf Artengemeinschaften Verwendung (Patterson 1990, Worthen 1996, Wright et al. 1998, Fernández-Juricic 2000, Ganzhorn & Eisenbeiß 2001, Fischer & Lindenmayer 2005). Nach Bascompte et al. (2003) und Dupont et al. (2003) können auch Pflanzenarten als „Ressourceninseln“ für die Blütenbesucher-Arten angesehen werden, so dass die Wildbienen-gemeinschaft von einzelnen Pflanzenarten auf ihre Schachtelung (Nestedness) auf der Basis von Präsenz-Absenz-Matrices, in denen die Wildbienenarten in Spalten und die Pflanzenarten (als Inseln) in Zeilen angeordnet werden, überprüft werden können. Als Maß für die Ordnung bzw. Unordnung der Matrix dient die „Temperatur“, welche bei 0° ein perfekt geschachteltes Muster und bei 100° ein völlig zufällig entstandenes Muster anzeigt. Die statistische Signifikanz dieser „Temperatur“ wird durch einen Monte-Carlo-Test belegt (Atmar & Patterson 1993). Zur besseren Vergleichbarkeit mit weiteren Literaturwerten (siehe Bascompte et al. 2003) wird zusätzlich der „Level der Nestedness“ N angegeben ($N = (100-T) / 100$).

Zur Analyse der Schachtelung der Wildbienengemeinschaft auf Grundlage der besuchten Pflanzenarten („pollination network“) und auf Basis der Vegetationstypen (räumliche Analyse) wurde die Nestedness Calculator Software (Atmar & Patterson 1995) verwendet und zur Überprüfung der statistischen Signifikanz 1000 Wiederholungen innerhalb des Monte Carlo - Tests durchgeführt.

Zu Beginn wurden alle festgestellten Wildbienenarten bzw. Pflanzenarten beider Jahre getestet und erst in einem zweiten Schritt die Schachtelung der einzelnen Jahre analysiert. Da im Jahr 2005 im Vergleich zu 2004 (43 Pflanzenarten) nur 33 Pflanzenarten von den Wildbienen besucht wurden, von denen jedoch nur 28 Arten in beiden Jahren auftraten, wurden diese für die endgültige Nested Subset-Analyse ausgewählt und auch in der Zusammenfassung von 2004 und 2005 verwendet, um die Vergleichbarkeit zu gewährleisten. Um ein Maß für die Generalisierung festzulegen, wurden „linkage level“ von Pflanzen- und Wildbienenarten (Olesen et al. 2002, Dupont et al. 2003) berechnet. Spearman's Rang-Korrelationen wurden

verwendet, um mögliche Beziehung zwischen dem Generalisierungsgrad (linkage level) und der Abundanz zu testen.

Für die räumliche Analyse der Vegetationstypen und deren Wildbienenengemeinschaften wurden sowohl die Daten der einzelnen Jahre (2004 und 2005) als auch beider Jahre zusammen ausgewertet.

Ruderalisierungsindices

Die Pflanzenarten wurden auf der Basis ihrer pflanzensoziologischen Zuordnung in die folgenden Gruppen eingeteilt, um ein Maß für die Ruderalisierung der untersuchten Vegetationstypen zu besitzen: 1 Koelerio-Corynephoretea, 2 Festuco-Brometea, 3 Stellarietea mediae, 4 Artemisietea vulgaris, 5 Agropyretea intermedio-repentis. Die Arten der Gruppen 1 und 2 werden als Zielarten für die Sand-Ökosysteme betrachtet, während Arten der Gruppen 3, 4 und 5 als Ruderalarten eingeordnet werden (Stroh et al. 2002). Daraus ergeben sich die beiden Indices:

Qualitativer Ruderalisierungsindex = Artenzahlen der Gruppen (3+4+5)/Artenzahlen der Gruppen (4+5)

Quantitativer Ruderalisierungsindex = Deckungssumme der Gruppen (3+4+5)/ Deckungssumme der Gruppen (4+5)

Pflegemanagement und Beweidung

Alle Untersuchungsflächen wurden im Rahmen des Pflegemanagements der Naturschutzgebiete in beiden Jahren zu verschiedenen Zeitpunkten durch Esel bzw. Schafe beweidet (siehe Tab. 2.1)

Tab. 2.1: Beweidungsmanagement der Untersuchungsflächen in den Jahren 2004 und 2005.

| Jahr | Fläche | Beweidungsform | Tiere | Zeitraum |
|-------------|--------------------------|-----------------------------|--------------|------------------------------------------|
| 2004 | Koelerion glaucae | Kurzzeitige Hütebeweidung | Schafe | Anfang August |
| 2004 | Armerio-Festucetum | - | - | - |
| 2004 | ruderalisiertes Armerion | Kurzzeitige Koppelbeweidung | Schafe | Anfang August |
| 2004 | Ackergesellschaften | Kurzzeitige Koppelbeweidung | Schafe | Mitte August |
| 2004 | Allio-Stipetum-Komplex | Kurzzeitige Koppelbeweidung | Schafe | Mitte September |
| 2005 | Koelerion glaucae | Koppelbeweidung | Esel | Juli |
| 2005 | Armerio-Festucetum | Kurzzeitige Koppelbeweidung | Schafe | Ende Juli |
| 2005 | ruderalisiertes Armerion | Kurzzeitige Koppelbeweidung | Schafe | z.T. Mitte Juli und z.T. Mitte August |
| 2005 | Ackergesellschaften | Kurzzeitige Koppelbeweidung | Schafe | Ende Juni Ende Juli Ende August |
| 2005 | Allio-Stipetum-Komplex | Kurzzeitige Koppelbeweidung | Schafe | Mitte August |

Ergebnisse

Vegetation

Die Gesamtartenzahlen, die Anzahl der blühenden Pflanzenarten und die Deckung der blühenden Pflanzen zeigen signifikante Unterschiede sowohl zwischen den einzelnen untersuchten Vegetationstypen als auch zwischen den beiden Untersuchungsjahren (Tab. 2.2). Die signifikanten Interaktionen weisen darauf hin, dass dieser Einfluss der Vegetationstypen auf die Parameter jahresabhängig ist. Während sich der Anteil des Offenbodens weder vom Vegetationstyp noch vom Jahr beeinflusst zeigt, ist die Deckung der Kräuter nur innerhalb der verschiedenen Vegetationstypen signifikant unterschiedlich. Gleiches gilt für die Deckung der Gräser, auf welche sich zusätzlich ein signifikanter Jahreseinfluss nachweisen lässt.

Tab. 2.2: Ergebnisse des gemischt-linearen Modells der verschiedenen Vegetationsparameter der untersuchten Vegetationstypen. df = Freiheitsgrade; p = Signifikanzniveau, ns = nicht signifikant.

| Effekt | Zähler df | Nenner df | F-Wert | p |
|-------------------------------------------------|-----------|-----------|--------|--------------------|
| Mittlere Artenzahl Pflanzen | | | | |
| Vegetationstyp | 4 | 40 | 3,45 | 0,0162 |
| Jahr | 1 | 40 | 15,71 | 0,0003 |
| Vegetationstyp*Jahr | 4 | 40 | 4,98 | 0,0024 |
| Mittlere Anzahl blühender Pflanzenarten | | | | |
| Vegetationstyp | 4 | 40 | 32,33 | < 0,0001 |
| Jahr | 1 | 40 | 6,66 | 0,0136 |
| Vegetationstyp*Jahr | 4 | 40 | 4,27 | 0,0057 |
| Mittlere Deckung Kräuter | | | | |
| Vegetationstyp | 4 | 40 | 22,71 | < 0,0001 |
| Jahr | 1 | 40 | 2,68 | ns |
| Vegetationstyp*Jahr | 4 | 40 | 1,97 | ns |
| Mittlere Deckung blühender Pflanzenarten | | | | |
| Vegetationstyp | 4 | 40 | 16,04 | < 0,0001 |
| Jahr | 1 | 40 | 97,94 | < 0,0001 |
| Vegetationstyp*Jahr | 4 | 40 | 33,53 | < 0,0001 |
| Mittlere Deckung Gräser | | | | |
| Vegetationstyp | 4 | 40 | 14,14 | < 0,0001 |
| Jahr | 1 | 40 | 22,23 | < 0,0001 |
| Vegetationstyp*Jahr | 4 | 40 | 2,49 | 0,0586 |
| Mittlere Deckung Offenboden | | | | |
| Vegetationstyp | 4 | 40 | 1,16 | ns |
| Jahr | 1 | 40 | 0,3 | ns |
| Vegetationstyp*Jahr | 4 | 40 | 1,12 | ns |

In der Abbildung 2.2 sind die verschiedenen Vegetationsparameter der untersuchten Flächen im Detail dargestellt. Die Anzahl der Pflanzenarten zeigt lediglich im Jahr 2004 geringfügige, aber signifikante Unterschiede zwischen den Vegetationstypen, da die Flächen des ehemaligen Spargelackers geringere Werte aufweisen als das Allio-Stipetum und das Koelerion glaucae; diese Unterschiede verschwinden jedoch im Jahr 2005. Ein Jahreseinfluss zeigt sich für das Armerio-Festucetum und das Allio-Stipetum. Der Anteil der Ruderalarten nimmt im Sukzessionsverlauf der Vegetationstypen deutlich zu (Abb. 2.3).

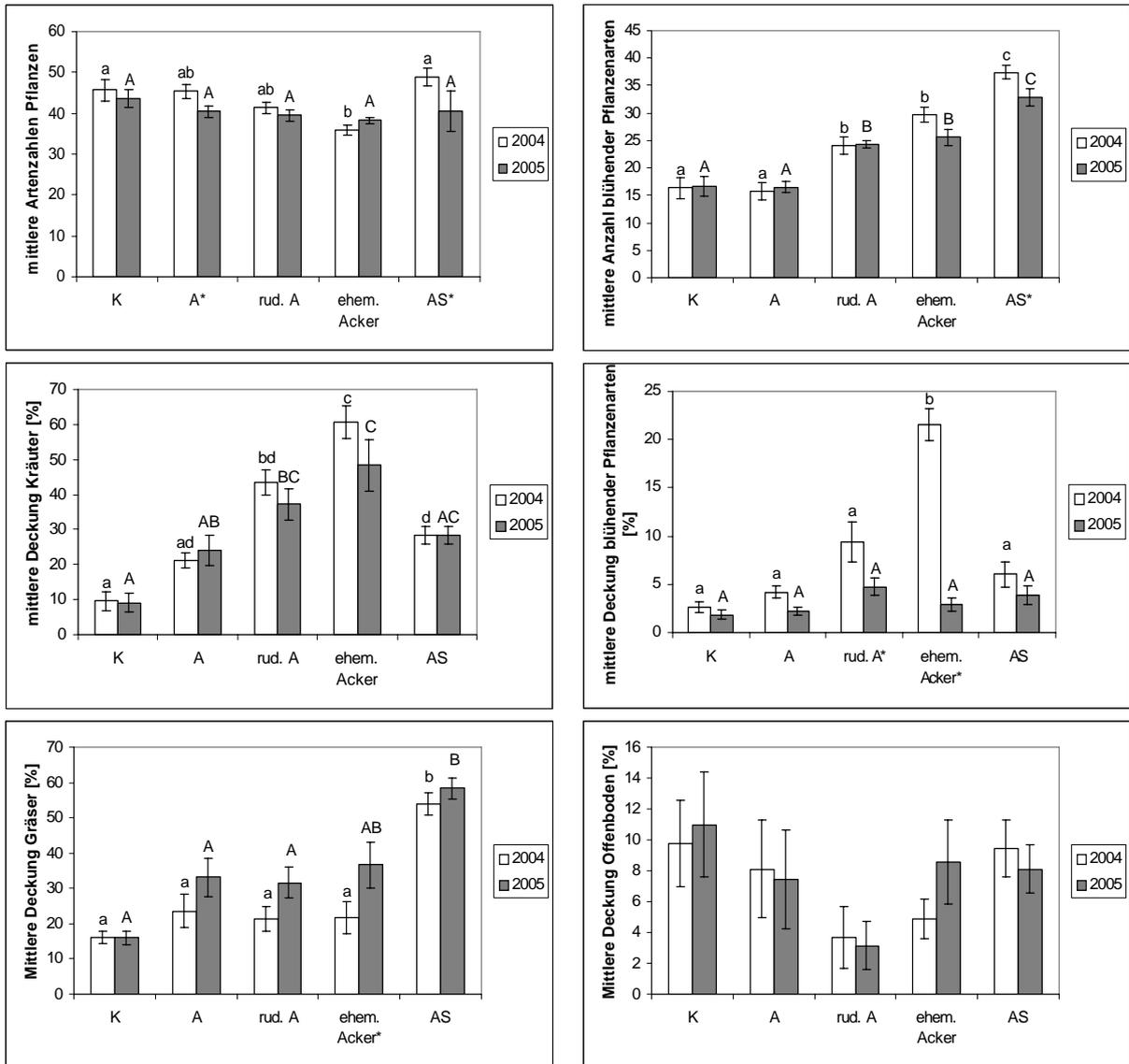


Abb. 2.2: Charakterisierung der verschiedenen untersuchten Vegetationstypen. Abkürzungen: K = Koelerion glaucae, A = Armerio-Festucetum, rud. A = ruderalisiertes Armerion, ehem. Acker = ehemaliger Spargelacker, AS = Allio-Stipetum-Komplex. Signifikante Unterschiede innerhalb der einzelnen Vegetationstypen zwischen den Jahren: „,*“. Signifikante Unterschiede zwischen den Vegetationstypen eines Jahres sind durch verschiedene Buchstaben gekennzeichnet: 2004 mit „kleinen“ Buchstaben und 2005 mit Großbuchstaben. Fehlerbalken = Standardfehler. (Grundlagen: Aufnahmen von R. Cezanne, A. Schwabe-Kratochwil und M. Beil)

Die Zahl der blühenden Pflanzenarten nimmt im Verlauf der Sukzessionsstadien, ausgehend vom Koelerion glaucae und Armerio-Festucetum, welche sich sehr ähnlich sind, über das ruderalisierte Armerion bis hin zu den ehemaligen Ackerflächen des August-Euler-Flugplatzes in beiden Jahren signifikant zu, wobei die höchsten Zahlen der blühenden Pflanzenarten im Allio-Stipetum-Komplex der Griesheimer Düne nachgewiesen werden konnten. Obwohl dort die Artenzahlen zwischen 2004 und 2005 signifikant abnehmen ($p = 0,0274$), liegen sie immer noch höher als auf den anderen Flächen.

Die deutlichsten Unterschiede zwischen den Vegetationstypen zeigen sich bei der Deckung der Kräuter, da diese auf dem August-Euler-Flugplatz, ausgehend vom Koelerion glaucae bis

hin zu den ehemaligen Ackerflächen, signifikant zunehmen, während sich der Allio-Stipetum-Komplex nur im Jahr 2004 signifikant von den Ackerflächen unterscheidet.

Die Gräserdeckung unterscheidet sich auf den Flächen des August-Euler-Flugplatzes weder 2004 noch 2005 voneinander; lediglich im Allio-Stipetum-Komplex lassen sich 2004 signifikante Unterschiede zu allen anderen Flächen nachweisen.

Signifikante Jahresunterschiede hinsichtlich der Deckung der blühenden Pflanzenarten treten trotz der tendenziellen Abnahme nur im Bereich des ruderalisierten Armerion sowie den ehemaligen Ackerflächen auf, welche zudem im Jahr 2004 signifikant höhere Deckungswerte erreichen als alle anderen Untersuchungsflächen. Zusätzlich zeigt sich in beiden Jahren ebenfalls eine Zunahme der Deckung der Blütendichte im Verlauf der Sukzessionsstadien, welche sich 2005 lediglich durch die extrem niedrigen Deckungswerte der ehemaligen Ackerflächen unterscheiden.

Es treten zwar Unterschiede im Anteil des Offenbodens an der Gesamtdeckung der Untersuchungsflächen auf, diese unterscheiden sich zwischen den Vegetationstypen aufgrund der hohen Varianz zwischen einzelnen Flächen jedoch nicht signifikant voneinander. Trotzdem zeigt sich, dass die offenen Bereiche im Koelerion glaucae den größten Anteil ausmachen und in allen anderen Vegetationstypen deutlich niedriger sind.

Auch der quantitative Ruderalisierungsindex (Abb. 2.3) zeigt, dass die Deckung der Zielarten in den frühen Sukzessionsstadien am höchsten ist, während im Verlauf der fortschreitenden Sukzession der Anteil der Ruderalarten an der Gesamtdeckung bis hin zu der ehemaligen Ackerfläche deutlich zunimmt.

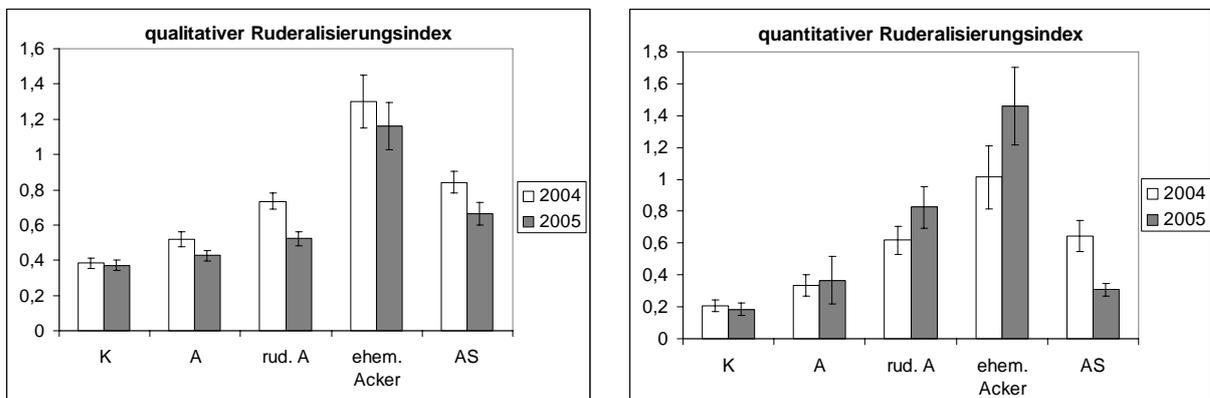


Abb. 2.3: Qualitativer und quantitativer Ruderalisierungsindex der untersuchten Vegetationstypen in den Jahren 2004-2005. Abkürzungen: K = Koelerion glaucae, A = Armerio-Festucetum, rud. A = ruderalisiertes Armerion, ehem. Acker = ehemaliger Spargelacker, AS = Allio-Stipetum-Komplex.

Generell spiegelt sich in den Ergebnissen der offene Charakter mit niedrigen Deckungswerten von Kräutern und Gräsern der initialen Pionierstadien und einem hohen Anteil von Zielarten im Osten des August-Euler-Flugplatzes wider (Koelerion glaucae), während im Verlauf der weiteren Sukzessionsstadien (Armerio-Festucetum, Allio-Stipetum-Komplex, ruderalisiertes Armerion, ehemalige Ackerflächen), die Kräuter- und Gräserdeckung sowie der Anteil an Ruderalarten zunehmen und der Anteil des Offenbodens abnimmt.

*Wildbienen**Verteilung der Arten und Individuen über die Vegetationstypen*

Für die untersuchten Arten- und Individuenzahlen der Wildbienen (Tab. 2.3) können signifikante Unterschiede sowohl zwischen den Vegetationstypen als auch zwischen den beiden Jahren festgestellt werden. Bis auf die Artenzahlen der Hummeln zeigt die Signifikanz der Interaktionen, dass auch für die Wildbienen der Jahreseinfluss in den einzelnen Vegetationstypen unterschiedlich ist.

Tab. 2.3: Ergebnisse des gemischt-linearen Modells zu den Arten- und Individuenzahlen der Wildbienen. df = Freiheitsgrade; p = Signifikanzniveau, ns = nicht signifikant.

| Effekt | Zähler df | Nenner df | F-Statistik | p |
|---------------------------------------------------------------|-----------|-----------|-------------|---------|
| Artenzahlen Wildbienen | | | | |
| Vegetationstyp | 4 | 40 | 13,50 | <0,0001 |
| Jahr | 1 | 40 | 17,63 | 0,0001 |
| Vegetationstyp*Jahr | 4 | 40 | 3,71 | 0,0117 |
| Artenzahlen Wildbienen ohne Hummeln | | | | |
| Vegetationstyp | 4 | 40 | 12,16 | <0,0001 |
| Jahr | 1 | 40 | 11 | 0,0019 |
| Vegetationstyp*Jahr | 4 | 40 | 5,24 | 0,0017 |
| Artenzahlen Hummeln | | | | |
| Vegetationstyp | 4 | 40 | 7,68 | 0,0001 |
| Jahr | 1 | 40 | 24,36 | <0,0001 |
| Vegetationstyp*Jahr | 4 | 40 | 1,36 | 0,2667 |
| Artenzahlen Wildbienen ohne Hummeln und Parasiten | | | | |
| Vegetationstyp | 4 | 40 | 12,16 | <0,0001 |
| Jahr | 1 | 40 | 11,36 | 0,0017 |
| Vegetationstyp*Jahr | 4 | 40 | 5,28 | 0,0016 |
| Artenzahlen Rote Liste-Arten | | | | |
| Vegetationstyp | 4 | 40 | 8,24 | <0,0001 |
| Jahr | 1 | 40 | 4,18 | 0,0476 |
| Vegetationstyp*Jahr | 4 | 40 | 4,08 | 0,0073 |
| Individuenzahlen Wildbienen | | | | |
| Vegetationstyp | 4 | 40 | 9,69 | <0,0001 |
| Jahr | 1 | 40 | 33,81 | <0,0001 |
| Vegetationstyp*Jahr | 4 | 40 | 13,31 | <0,0001 |
| Individuenzahlen Wildbienen ohne Hummeln | | | | |
| Vegetationstyp | 4 | 40 | 8,20 | <0,0001 |
| Jahr | 1 | 40 | 22,82 | <0,0001 |
| Vegetationstyp*Jahr | 4 | 40 | 8,67 | <0,0001 |
| Individuenzahlen Hummeln | | | | |
| Vegetationstyp | 4 | 40 | 7,74 | 0,0001 |
| Jahr | 1 | 40 | 27,49 | <0,0001 |
| Vegetationstyp*Jahr | 4 | 40 | 11,73 | <0,0001 |
| Individuenzahlen Wildbienen ohne Hummeln und Parasiten | | | | |
| Vegetationstyp | 4 | 40 | 8,25 | <0,0001 |
| Jahr | 1 | 40 | 23,35 | <0,0001 |
| Vegetationstyp*Jahr | 4 | 40 | 8,94 | <0,0001 |
| Individuenzahlen Rote Liste-Arten | | | | |
| Vegetationstyp | 4 | 40 | 6,57 | 0,0004 |
| Jahr | 1 | 40 | 13,34 | 0,0007 |
| Vegetationstyp*Jahr | 4 | 40 | 6,66 | 0,0003 |

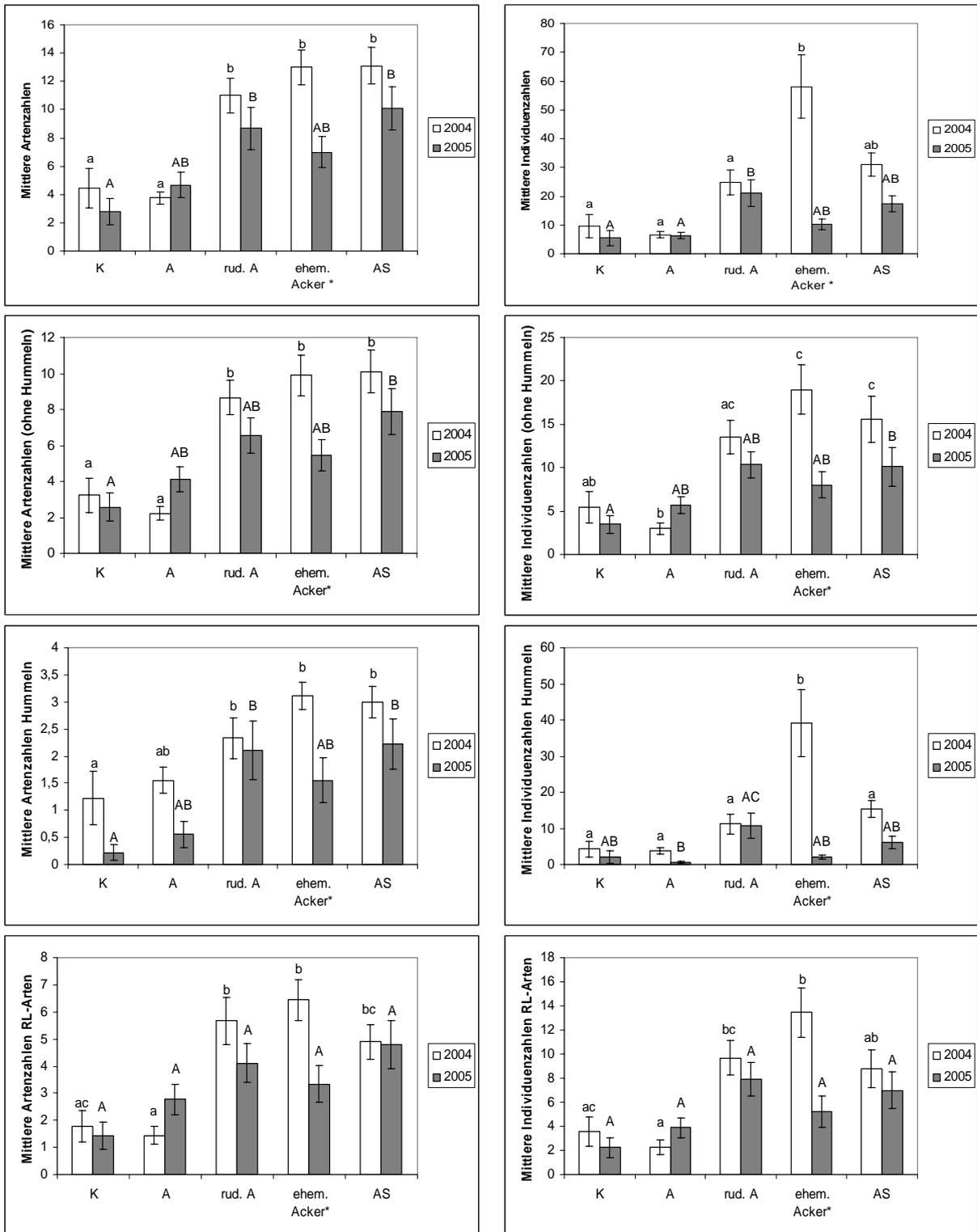


Abb. 2.4: Verteilung der Wildbienen in den verschiedenen untersuchten Vegetationstypen. Abkürzungen: K = Koelerion glaucae, A = Armerio-Festucetum, rud. A = ruderalisiertes Armerion, ehem. Acker = ehemaliger Spargelacker, AS = Allio-Stipetum-Komplex. Signifikante Unterschiede innerhalb der einzelnen Vegetationstypen zwischen den Jahren: „,*“. Signifikante Unterschiede zwischen den Vegetationstypen eines Jahres sind durch verschiedene Buchstaben gekennzeichnet: 2004 mit „kleinen“ Buchstaben und 2005 mit Großbuchstaben. Fehlerbalken = Standardfehler.

Bei der Verteilung der Wildbienenarten (Abb. 2.4) zeigen sich signifikante Unterschiede zwischen den Vegetationstypen, da auf den Flächen des ruderalisierten Armerion, des ehe-

maligen Ackers und auch im Allio-Stipetum-Komplex die höchsten Artenzahlen nachgewiesen wurden, von denen sich das Koelerion glaucae und das Armerio-Festucetum vor allem im Jahr 2004 deutlich absetzen, während sich die Flächen 2005, auch aufgrund des signifikanten Rückganges der Arten auf den ehemaligen Ackerflächen, ähnlicher werden. Die Trennung der Arten in „Wildbienen ohne Hummeln“ und „Hummeln“ zeigt ähnliche Tendenzen. Lediglich im Armerio-Festucetum ist eine Zunahme der Wildbienenarten (ohne Hummeln) und der Rote Liste-Arten im Jahr 2005 zu verzeichnen.

Im Vergleich der Individuenzahlen setzt sich der Bereich des ehemaligen Ackers im Jahr 2004 aufgrund des erhöhten Hummelvorkommens deutlich von den anderen Vegetationstypen des August-Euler-Flugplatzes ab, welche sich nicht signifikant voneinander unterscheiden. Bis auf den Bereich des Armerio-Festucetum sind in allen Vegetationstypen im Jahr 2005 Rückgänge der Individuen zu verzeichnen, die jedoch lediglich auf den Flächen des ehemaligen Ackers signifikant sind, was vor allem auf den Hummelrückgang zurückzuführen ist, welche bis zu 95% weniger Individuen aufweisen. Dieser signifikante Jahreseinfluss zwischen den einzelnen Vegetationstypen lässt sich hinsichtlich aller getesteten Wildbienen-Gruppen ausschließlich für die ehemaligen Ackerflächen feststellen, während die Differenzen zwischen den Jahren in allen anderen Vegetationstypen keine signifikanten Unterschiede aufweisen.

Hinsichtlich des Anteils der Sandleitarten an den Gesamtartenzahlen (Abb. 2.5c) zeigen sich für die beiden Untersuchungsjahre verschiedene Tendenzen, da im Jahr 2004 die höchsten Artenanteile im ruderalisierten Armerion und der ehemaligen Ackerflächen nachgewiesen wurden, während sich 2005 im Koelerion-Bereich mit Abstand die meisten Sandleitarten befinden. Für die Individuendichte der Sandleitarten (Abb. 2.5d) ergeben sich jedoch in beiden Jahren die höchsten Anteile für das Koelerion glaucae, während sich die anderen Vegetationstypen nur unwesentlich unterscheiden.

In beiden Untersuchungsjahren lassen sich auf den ehemaligen Ackerflächen des August-Euler-Flugplatzes die meisten, hinsichtlich ihrer Ressourcennutzung spezialisierten, Wildbienenarten nachweisen (Abb. 2.5a), obwohl sich in den anderen Vegetationstypen (mit Ausnahme des Armerio-Festucetum) der Anteil der Spezialisten im Bereich von 10 Prozent befindet. Die höchste Individuendichte der Spezialisten tritt nur 2005 auf der ehemaligen Ackerfläche auf (Abb. 2.5b), während 2004 im ruderalisierten Armerion und im Allio-Stipetum-Komplex die höchsten Anteile festgestellt wurden.

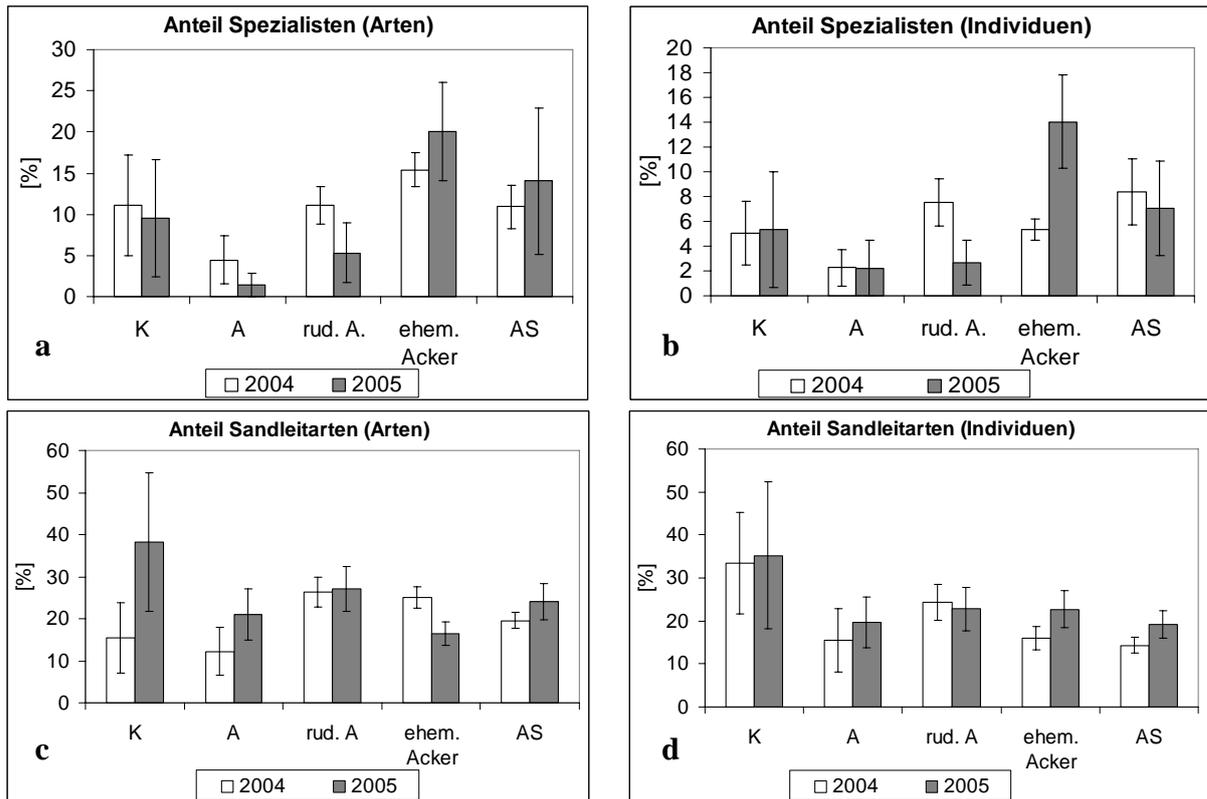
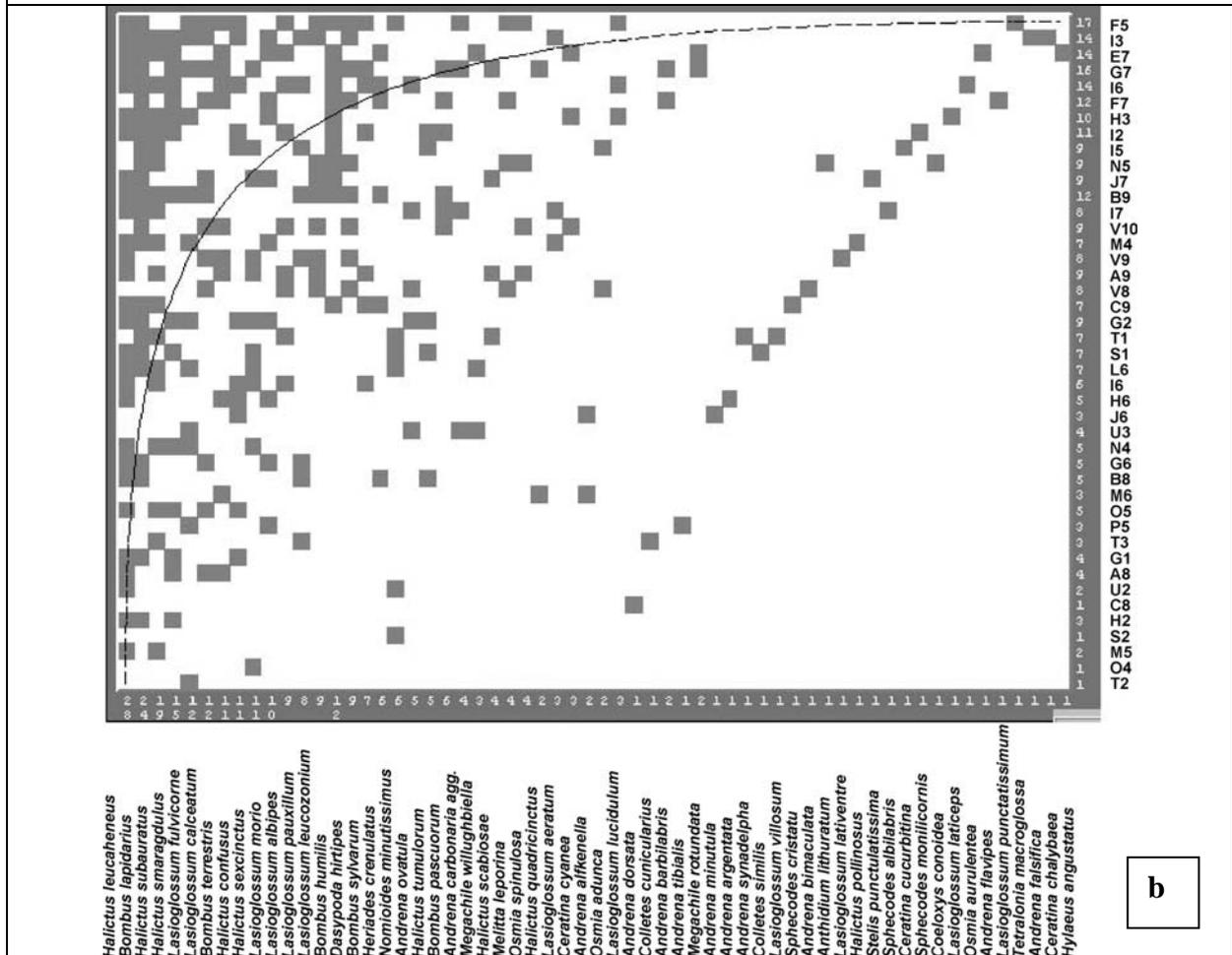
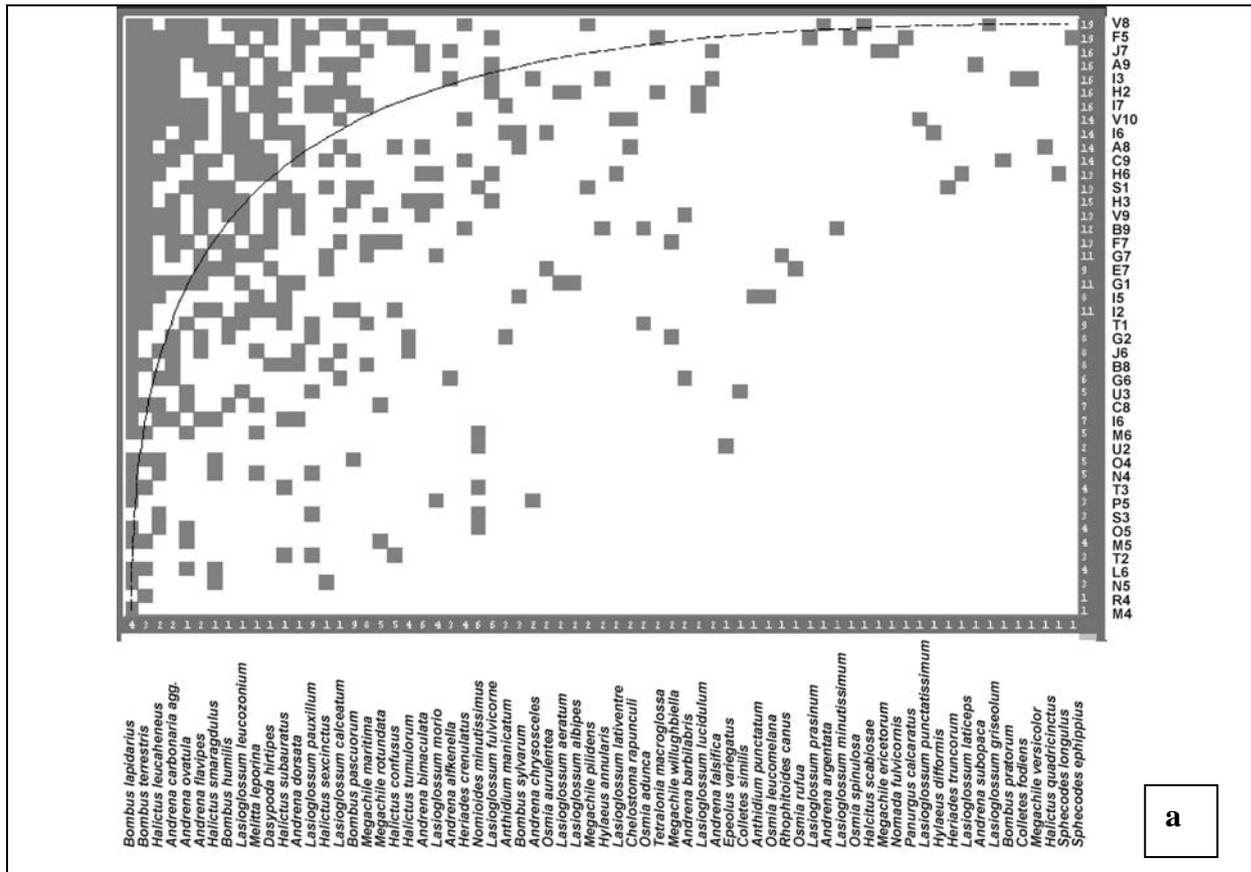


Abb. 2.5 a-d: Anteile der spezialisierten Wildbienenarten und -individuen bzw. der Sandleitarten (Arten und Individuen) an den Gesamtarten- bzw. Gesamtindividuenzahlen der untersuchten Vegetationstypen in den Jahren 2004 und 2005. Abkürzungen: K = Koelerion glaucae, A = Armerio-Festucetum, rud. A = ruderalisiertes Armerion, ehem. Acker = ehemaliger Spargelacker, AS = Allio-Stipetum-Komplex.

Räumliche Analyse der Vegetationstypen

Die Verteilung der Wildbienenarten auf die verschiedenen Vegetationstypen des August-Euler-Flugplatzes bzw. der Griesheimer Düne ist sowohl in den beiden Einzeljahren 2004 und 2005 als auch im Gesamtzeitraum sehr deutlich geschichtet (Tab. 2.4), da die ermittelten Temperaturwerte signifikant niedriger sind, als die durch den Monte Carlo-Test zufällig errechneten Temperaturen (2004: 12,3°, 2005: 12,7° und 2004/2005: 14,1°). Damit stellen diejenigen Vegetationstypen mit insgesamt niedrigeren Wildbienen-Artenzahlen, zu denen der Koelerion glaucae-Bereich sowie das Armerio-Festucetum zählen (siehe Abb. 2.4), Ausschnitte der Bereiche mit höheren Artenzahlen dar (ruderalisiertes Armerion, ehemalige Ackerfläche und Allio-Stipetum-Komplex). Die Flächen mit höherer Wildbienenendiversität lassen sich jedoch nicht in die einzelnen Vegetationstypen differenzieren (Abb. 2.6a-c).

Die Wildbienenarten, welche im Gesamtuntersuchungsgebiet häufig sind und weit verbreitet nachgewiesen wurden (u.a. *Bombus lapidarius*, *Halictus leucaheneus*, *Bombus terrestris*, *Halictus smaragdulus*, *Halictus subauratus*, *Bombus humilis*, *Andrena carbonaria* agg., *Lasioglossum pauxillum*, *Dasypoda hirtipes*, *Nomioides minutissimus*), treten somit in artenärmeren Gemeinschaften auf, während diejenigen Arten, welche nur selten nachgewiesen wurden (und dementsprechend einen geringen Verbreitungsgrad besitzen), meistens in artenreichen Gemeinschaften vorkommen.



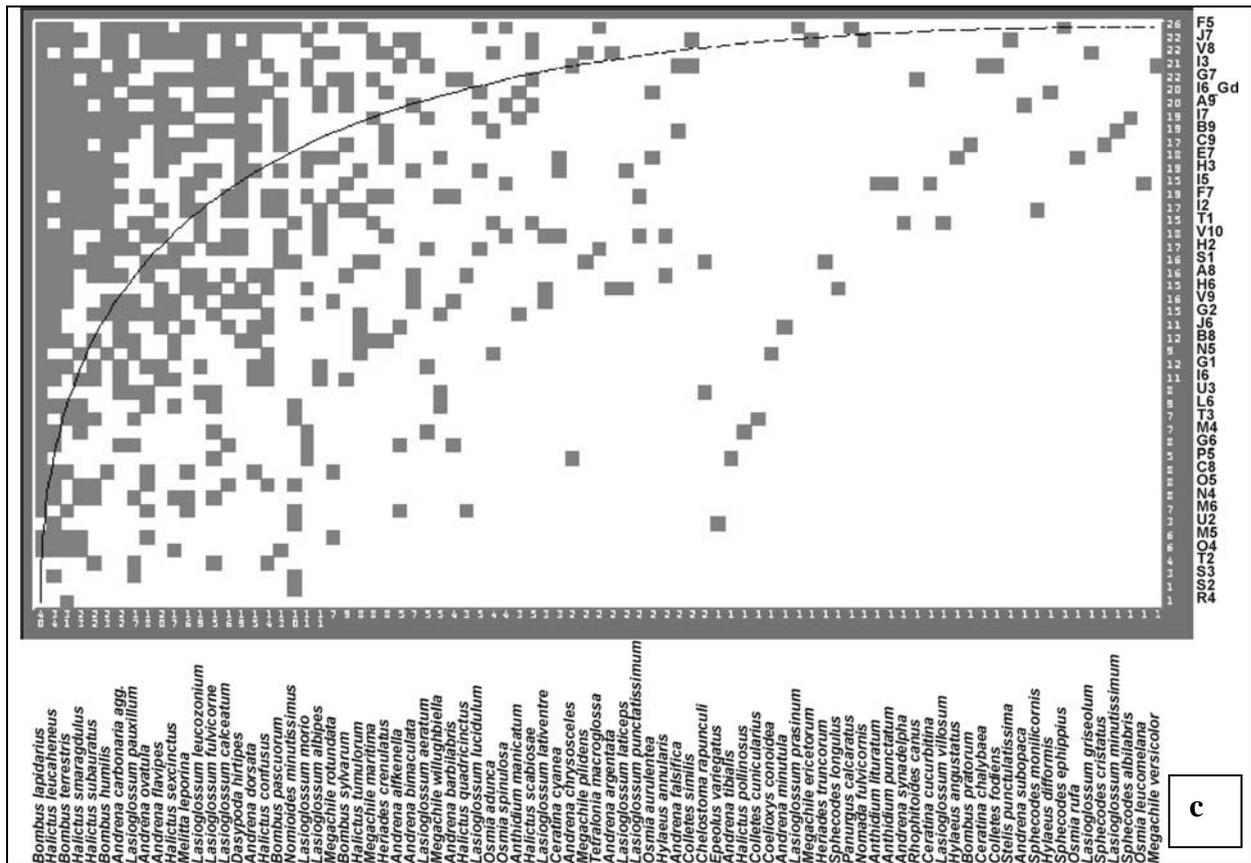


Abb. 2.6a-c: Die maximal gepackten Flächen-Wildbienen-Matrices der 45 Untersuchungsflächen aus den Jahren a) 2004, b) 2005 und c) 2004 und 2005. Informationen zur „Nestedness“ siehe Tab. 2.4

Tab. 2.4: Ergebnisse der Nested Subset-Analyse zur räumlichen Analyse der Vegetationstypen. p = Signifikanzniveau, T = Temperatur, T_{random} = im Monte Carlo-Test zufällig ermittelte Temperatur, N = Grad der Schachtelung.

| Jahr | Vegetationstyp | Wildbienenarten | Inseln | T | T _{random} | p |
|-----------|----------------|-----------------|--------|-------|---------------------|--------|
| 2004 | AEF_GD_Gesamt | 69 | 45 | 12,3° | 44,3° ± 2,4° | <0,001 |
| 2005 | AEF_GD_Gesamt | 60 | 45 | 12,7° | 37,5° ± 2,5° | <0,001 |
| 2004_2005 | AEF_GD_Gesamt | 85 | 45 | 14,1° | 50,4° ± 2,7° | <0,001 |

Artendiversität der blütenbesuchenden Wildbienen

Mit Hilfe von Regressionsanalysen sollen die Faktoren bestimmt werden, welche das Wildbienen-Vorkommen im Untersuchungsgebiet erklären können.

Die Ressourcenverfügbarkeit wurde zum einen in Form der Artenzahlen der blühenden Pflanzen und zum anderen in Form der Deckung der Blütenflächen analysiert. Auf der Grundlage einer multiplen linearen Regression wurden zusätzlich zur den beiden Parametern der Ressourcenverfügbarkeit die folgenden unabhängigen Habitatparameter getestet: Absolute Artenzahlen der Pflanzen und Deckung Offenboden. Aufgrund der hohen Korrelationen der Kräuter- und Gräserdeckung wurden diese in der Regression nicht berücksichtigt.

| | b | S.E. von b | p |
|------------------------------------|--------|------------|---------|
| Artenzahlen Wildbienen | | | |
| Artenzahlen Pflanzen | 0,03 | 0,05 | 0,574 |
| Artenzahlen Blütenpflanzen | 0,34 | 0,05 | < 0,001 |
| Deckung blühender Pflanzenarten | 14,39 | 2,86 | < 0,001 |
| Deckung Boden | -3,27 | 2,1 | 0,124 |
| Individuenzahlen Wildbienen | | | |
| Artenzahlen Pflanzen | -0,001 | 0,004 | 0,76 |
| Artenzahlen Blütenpflanzen | 0,026 | 0,004 | < 0,001 |
| Deckung blühender Pflanzenarten | 1,76 | 0,24 | < 0,001 |
| Deckung Boden | -0,32 | 0,18 | 0,08 |

Tab. 2.5: Ergebnisse der multiplen linearen Regression. p = Signifikanzniveau, S.E. = Standardfehler.

Im Ergebnis der multiplen Regression zu den Artenzahlen (Tab. 2.5) ergibt sich ein sehr hohes adjustiertes Bestimmtheitsmaß von $r^2 = 0,69$. Dabei stellen sich für die Artenzahlen der Wildbienen die Artenzahlen der blühenden Pflanzen als der entscheidende signifikante Faktor dar (Abb. 2.7a), so dass bei einer Zunahme der Diversität der blühenden Pflanzenarten auch eine Zunahme der Wildbienenarten zu erwarten ist, obwohl auch die Deckung der Blüten (Abb. 2.7c) eine wichtige Rolle für die Wildbienen Diversität spielt.

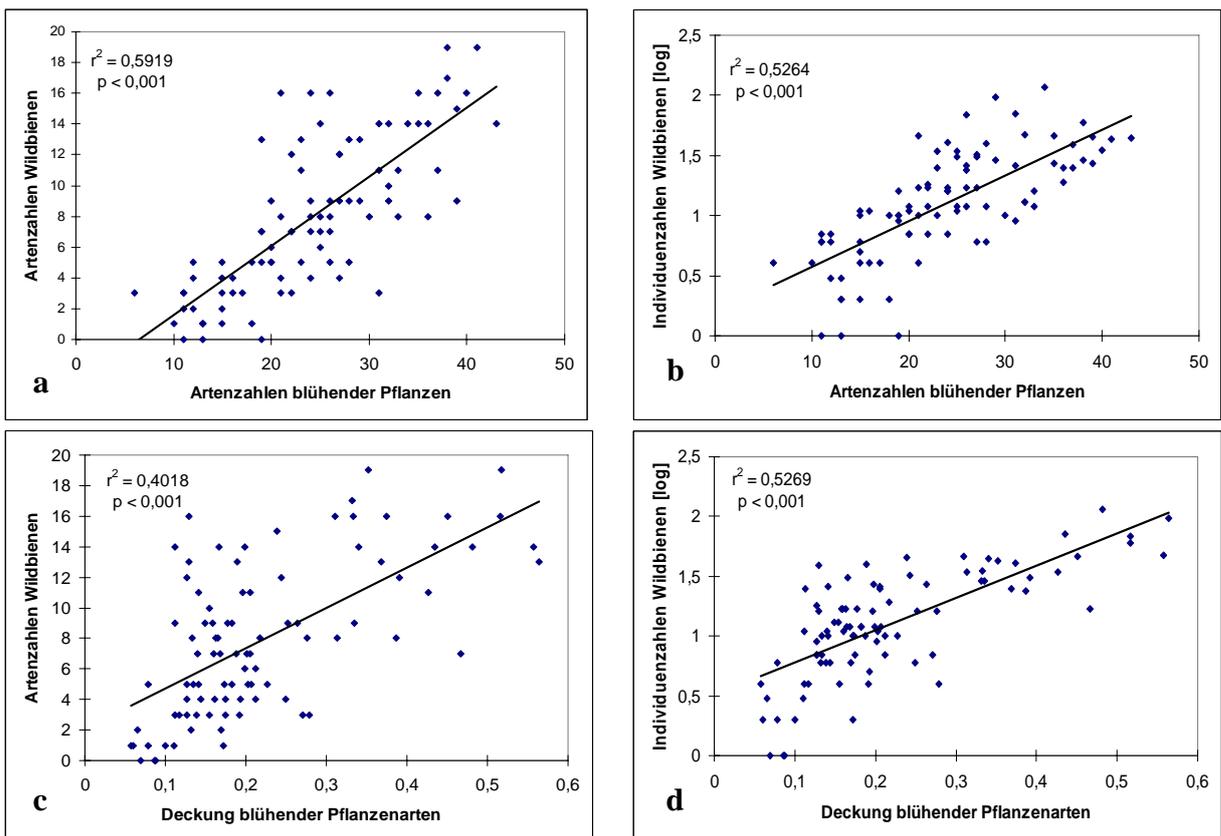


Abb. 2.7a-d: Einfluss der Ressourcenverfügbarkeit auf die Arten- und Individuenzahlen der Wildbienen.

Für die Individuendichte zeigt sich ebenfalls ein hohes adjustiertes Bestimmtheitsmaß ($r^2 = 0,72$) der multiplen Regressionsgleichung. Zwischen der Höhe der Individuenzahlen, der Blütendeckung (Abb. 2.7d), als auch den Artenzahlen der blühenden Pflanzen (Abb. 2.7b) besteht ein starker positiver Zusammenhang.

Die Gesamtartenzahlen der Pflanzen sowie der Anteil des Offenbodens zeigen keine signifikanten Zusammenhänge mit den Wildbienen auf (Tab. 2.5).

Wildbienengemeinschaften

Insgesamt wurden auf den 45 Untersuchungsflächen des NSG „Ehemaliger August-Euler-Flugplatz“ und NSG „Griesheimer Düne und Eichwäldchen“ in beiden Jahren 1714 Individuen (2004: 1172 Individuen; 2005: 542 Individuen) festgestellt, welche sich aus 85 Wildbienenarten (2004: 69 Arten; 2005: 60 Arten) zusammensetzen.

Für die Nested Subset-Analyse wurden insgesamt 28 Pflanzenarten verwendet, an denen in beiden Untersuchungsjahren insgesamt 82 Wildbienenarten mit 278 Interaktionen festgestellt werden konnten (Tab. 2.6), welche sich 2004 aus 65 Arten (185 Interaktionen) und 2005 aus 59 Arten (166 Interaktionen) zusammensetzen. Die „linkage level“ der Pflanzenarten (L_n) lagen 2004 und 2005 zwischen 0,02 und 0,42 und in der Zusammenfassung beider Jahre ebenfalls zwischen 0,02 und 0,42, während sich die „linkage level“ der Wildbienen (L_m) zwischen 0,03 und 0,61 bewegten und lediglich im Jahr 2005 mit maximal 0,35 niedriger lagen. Zudem zeigen die positiven Korrelationen zwischen der Abundanz und dem Generalisierungsgrad für die untersuchten Pflanzenarten (in allen Jahren $n=28$; 2004: $r_s = 0,74$; $p < 0,001$; 2005: $r_s = 0,33$; $p = 0,078$; 2004/2005: $r_s = 0,72$; $p < 0,001$), die lediglich 2005 nicht signifikant sind, als auch die Wildbienenarten (2004: $n = 65$; $r_s = 0,89$; $p < 0,001$; 2005: $n = 59$; $r_s = 0,88$; $p < 0,001$; 2004/2005: $n = 82$; $r_s = 0,91$; $p = 0,001$), dass die häufigen, weit verbreiteten Arten auch gleichzeitig am häufigsten mit anderen Arten interagieren.

Tab. 2.6: Ergebnisse der Nested Subset-Analyse der Wildbienengemeinschaften. p = Signifikanzniveau, T = Temperatur, T_{random} = im Monte Carlo-Test zufällig ermittelte Temperatur, N = Grad der Schachtelung.

| Jahr | Wildbienenarten | Pflanzenarten | Interaktionen | T | T_random | N | p |
|-----------|-----------------|---------------|---------------|-------|--------------|-------|--------|
| 2004 | 65 | 28 | 185 | 11,5° | 30,0° ± 2,7° | 0,885 | <0,001 |
| 2005 | 59 | 28 | 166 | 11,4° | 28,9° ± 2,8° | 0,886 | <0,001 |
| 2004/2005 | 82 | 28 | 278 | 13,6° | 37,8° ± 2,7° | 0,864 | <0,001 |

Die Wildbienen-Daten aller untersuchten Jahre zeigen geschachtelte Muster (mit N -Werten zwischen 0,86 und 0,88), welche nicht durch zufällige Blütenbesuche der Wildbienen zustande kommen, da die ermittelten Temperaturwerte von 11,5° (2004), 11,4° (2005) und 13,6° (2004 + 2005) signifikant niedriger liegen, als die durch den Monte Carlo-Test zufällig ermittelten Temperaturen (Tab. 2.6).

Dabei zählen im Jahr 2004 *Centaurea stoebe*, *Berteroa incana*, *Crepis capillaris*, *Medicago falcata*, *Sisymbrium altissimum*, *Ononis repens* und *Medicago minima* zu den von den meisten Wildbienenarten besuchten Pflanzen sowie *Bombus lapidarius*, *Bombus terrestris*, *Lasioglossum leucozonium*, *Halictus leucaheneus*, *Andrena flavipes*, *Halictus subauratus* und *Halictus smaragdulus* zu den Wildbienenarten, welche das größte Spektrum an Pflanzenarten besuchen (Abb. 2.8a).

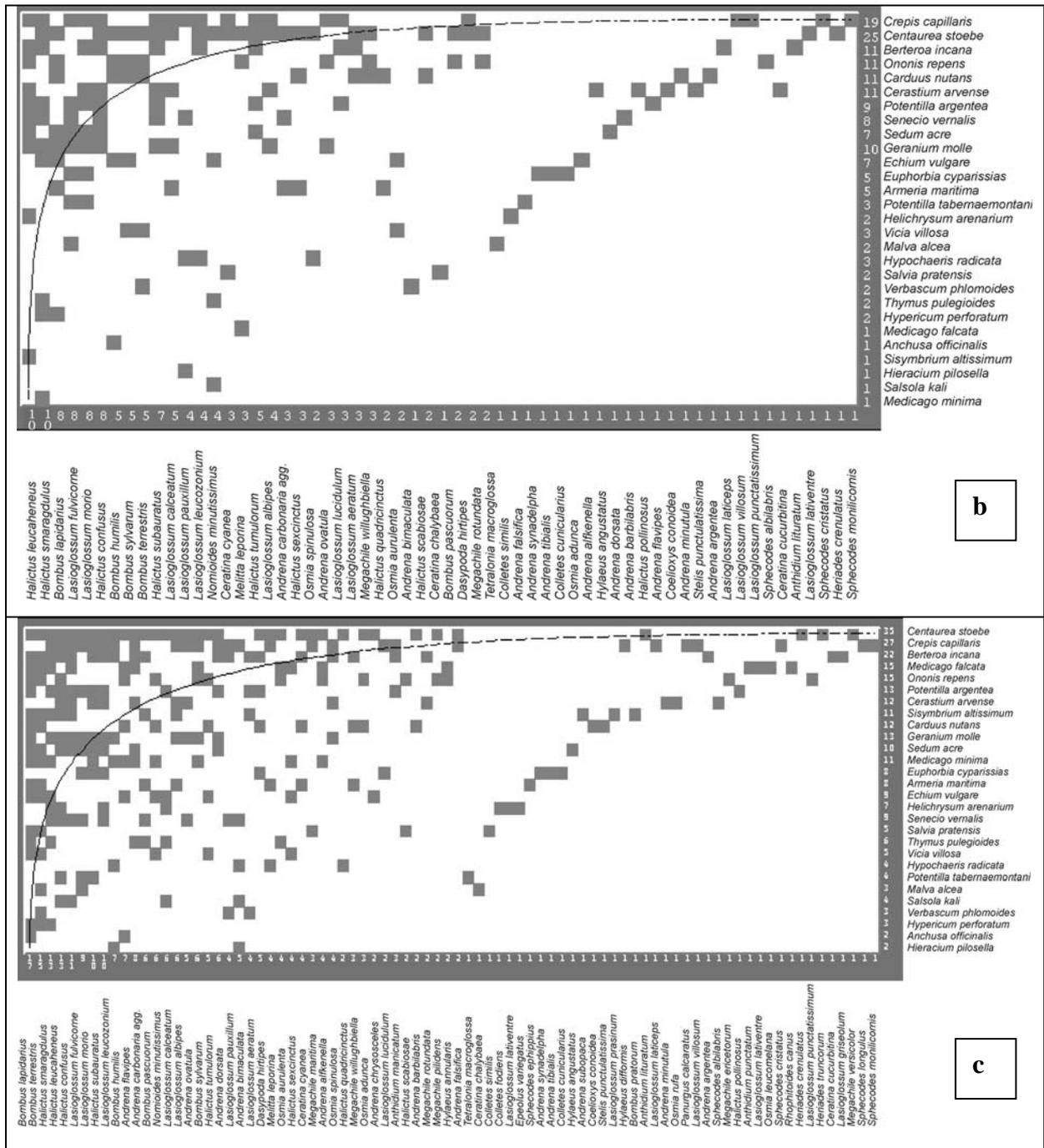


Abb. 2.8: Die maximal gepackten Pflanzen-Wildbienen-Matrices aus den Jahren a) 2004, b) 2005 und c) 2004 und 2005. Informationen zur „Nestredness“ siehe Tab. 2.6

Diskussion

Verteilung der Wildbienen über die Vegetationstypen und Charakterisierung der Wildbienen-gemeinschaft durch verschiedene Habitatfaktoren

Die Anzahl der blühenden Pflanzenarten und die Deckung der Blüten, Kräuter und Gräser nimmt im Verlauf der Sukzessionsstadien zu, während gleichzeitig der Anteil des Offenbodens abnimmt (Abb. 2.2). Anhand der Arten- und Individuenzahlen der Wildbienen lässt sich dieser Verlauf der Sukzessionsstadien nicht deutlich nachvollziehen, da sich der Koelerion glaucae- und der Armerio-Festucetum-Bereich gegenüber den drei anderen Vegetationstypen (ruderalisiertes Armerion, Allio-Stipetum-Komplex und ehemalige Ackerflächen) abgrenzen, welche insgesamt die höchste Wildbienen-diversität aufweisen. Trotzdem deutet der hohe Anteil an Sandleitarten und -individuen des Koelerion glaucae auf die Bedeutung dieser offenen Pionierstadien für Wildbienen hin. Bei getrennter Betrachtung der Hummeln wird deutlich, dass sich deren Individuendichte auf fast allen Flächen ähnelt und lediglich die ehemaligen Ackerflächen in 2004 die höchsten Individuenzahlen erreichen, die jedoch 2005 sehr stark abnehmen.

Die Ergebnisse der Nested Subset-Analyse zeigen eine deutliche Schachtelung der Wildbienenverteilung über die Vegetationstypen, da die Flächen mit der artenreichsten Wildbienen-gemeinschaft in den Vegetationsbereichen der ruderalisierten mittleren Sukzessionsstadien liegen. Die in diesen Flächen weit verbreiteten Arten treten auch in den artenärmeren Gemeinschaften von Koelerion glaucae und Armerio-Festucetum auf und besitzen somit die geringste Spezialisierung hinsichtlich ihres Lebensraumes verbunden mit der geringsten Aussterbewahrscheinlichkeit (Patterson & Atmar 2000).

Generell zeigt der Jahreseinfluss auf die Wildbienen-gemeinschaft einen Trend zur Abnahme der Wildbienen, welcher jedoch nur auf den ehemaligen Ackerflächen signifikant ist. Diese Schwankungen der Dichte und Artenzusammensetzung zwischen den Jahren scheint zwar in den verschiedensten Wildbienenpopulationen aufzutreten (u.a. Herrera 1988, Oertli 2005, Larson et al. 2006), aber da der Rückgang lediglich für die ehemaligen Ackerflächen signifikant ist, könnte sich in diesem Fall das veränderte Beweidungsmanagement im Vergleich zu 2004 auswirken, da diese Flächen 2005 dreimal innerhalb kürzester Zeit vollständig beweidet wurden, so dass die verfügbaren Blütenressourcen deutlich reduziert wurden.

Die Artendiversität der blühenden Pflanzen in Verbindung mit der Blütendichte stellen sich als wichtigste Habitatfaktoren für die Wildbienen-gemeinschaft der Sand-Ökosysteme heraus; d.h. die Flächen mit einer größeren Blütendiversität, wie im Allio-Stipetum-Komplex oder auch den ehemaligen Ackerflächen bieten vielen blütenbesuchenden Wildbienen, unter denen sich ein hoher Anteil an spezialisierten Arten befindet, eine Nahrungsgrundlage. Steffan-Dewenter & Tschardtke (2001) fanden den höchsten Artenreichtum an Wildbienen in den Übergangsstadien zwischen Pionierstadien und frühen Sukzessionsstadien auf brachliegenden Flächen, die durch perenne Pflanzenarten dominiert werden; auch hier stellen der Artenreichtum der blühenden Pflanzenarten bzw. die Deckung der blühenden Pflanzenarten die wichtigsten unabhängigen Variablen dar, während Potts et al. (2003) in mediterranen

Gebieten vor allem die Diversität annueller Pflanzenarten mit der Bienendiversität verbinden. Auch Carvell et al. (2004) stellten einen engen Zusammenhang zwischen der Abundanz von Hummeln und Sukzessionsveränderungen in Form der Verfügbarkeit von geeigneten Nahrungsressourcen fest.

Der Anteil des Offenbodens scheint in dieser Untersuchung hinsichtlich der nachgewiesenen Wildbienendiversität und Individuendichte kein limitierender Faktor zu sein. Dies könnte darauf zurückzuführen lassen, dass die Tiere direkt von den Blüten gefangen wurden, d.h. sie befanden sich in ihrem „Ressourcenraum“, so dass sich ihr Vorkommen nach dem Blütenangebot richtete und nicht nach dem Angebot an potentiellen Nistplätzen, welche nach Potts et al. (2005) in Form des Anteils an Offenboden und der Verfügbarkeit von Nistplatzressourcen für die Zusammensetzung der untersuchten Wildbiengemeinschaft von großer Bedeutung sind. Zudem ist in den Untersuchungsgebieten generell ein hoher Anteil an Offenboden vorhanden. Die Kombination von blütenreichen, weiter entwickelten Sukzessionsstadien der Sandrasen mit einem hohen Anteil an Ruderalpflanzen mit den offenen Pionierstadien, welche vor allem für bodennistende Wildbienen Bedeutung besitzen, stellt eine Grundlage für die Erhaltung der Wildbienendiversität dar (Westrich 1996). Dies gilt, solange diese Stadien nicht durch dominanzbildende Gräser wie *Calamagrostis epigejos* besiedelt werden.

Wildbiengemeinschaft

Die geschachtelte Struktur der beiden Einzeljahre als auch beider Untersuchungsjahre zusammen, welche von abundanten Arten dominiert wird, zeigt, dass die „spezialisierten“ Pflanzenarten von weit verbreiteten Wildbienen besucht werden, die ein weites Spektrum an Nahrungsressourcen nutzen. Die „spezialisierten“, eher seltenen Wildbienenarten besuchen tendenziell ebenfalls die lokal weit verbreiteten, von vielen anderen Arten genutzten Blütenressourcen. Der Grad der Nestedness N mit 0,86 bis 0,88 in den untersuchten Jahren liegt im Vergleich mit den von Bascompte et al. (2003) ausgewerteten 25 Bestäubernetzwerken mit einer mittleren Nestedness von 0,85 auf ähnlichem Niveau.

Generell scheinen Bestäubernetzwerke, welche sich aus insgesamt über 50 Arten zusammensetzen, signifikant geschachtelt zu sein (Bascompte et al. 2003). Diese mutualistischen Netzwerke (dazu zählen auch Samenausbreitung und Nahrungsnetze) entstehen weder zufällig, noch bilden sie Kompartimente; die Schachtelung führt zu einer stark asymmetrischen Anordnung der Interaktionen, da Spezialisten fast nur mit Generalisten interagieren (Bascompte et al. 2003). Diese asymmetrische Spezialisierung scheint in Pflanze-Bestäuber-Interaktionen weit verbreitet zu sein (Vázquez & Aizen 2004) und könnte für seltene Arten Auswege liefern, um zu überleben (Jordano 1987). Die signifikante Schachtelung der untersuchten Wildbiengemeinschaft in den Sand-Ökosystemen bedeutet, dass „spezialisierte“ Pflanzenarten auf weit verbreitete, ubiquitäre Blütenbesucher spezialisiert sind. Umgekehrt bedeutet es, dass „spezialisierte“ Wildbienenarten Pflanzen besuchen, die häufig und weit verbreitet vorkommen und eine Vielzahl an Blütenbesuchern anziehen (Ollerton et al. 2003).

Diese Pflanze-Insekten-Interaktionen werden auch in anderen Untersuchungen vor allem durch die abundanten Arten dominiert (Dicks et al. 2002, Olesen et al. 2002, Dupont et al. 2003, Viana & Kleinert 2006) und könnten ein Grund dafür sein, dass diese „spezialisierten“ Pflanzenarten nicht stärker vom Aussterben bedroht sind, als die „generalisierten“ Arten (Aizen et al. 2002). Nach Waser et al. (1996) scheint die Generalisierung in Bestäuber-Systemen eher die Regel als die Ausnahme zu sein.

Diese Schachtelung tritt auf, obwohl innerhalb der Wildbienengemeinschaft viele Arten oligolektisch sind, d.h. ausschließlich an einer bestimmten Pflanzenart oder –familie ihren Pollen sammeln. Es handelt sich jedoch um Pflanzenarten (bzw. –familien), welche nicht ausschließlich auf eine Wildbienenart angewiesen sind, sondern zusätzlich von einer Vielzahl anderer Arten besucht werden (wie z.B. *Echium vulgare* und *Osmia adunca*). In den untersuchten Wildbienengemeinschaften liegt der Anteil an oligolektischen Arten zwischen 18-25 %, während Petanidou & Ellis (1996) nachweisen konnten, dass mediterrane Gemeinschaften eher von spezialisierten Wildbienenarten dominiert sind.

Kompartimentierung tritt nach Dicks et al. (2002) bei komplexen Bestäubernetzwerken auf, welche mehrere Insektentaxa beinhalten und wurde für eine Gruppe (z.B. die Wildbienen) noch nicht nachgewiesen; trotzdem vertritt Corbet (2000) die These, dass Kompartimente z.B. bezüglich der Körpergröße (small bee/small flower versus large bee/large flower) auftreten könnten.

Schlussfolgerungen

Das Auftreten von geschachtelten Mustern zwischen den Wildbienen und Pflanzen bedeutet für den Naturschutz, dass neben den seltenen Arten auch die häufiger auftretenden, weit verbreiteten Pflanzenarten bzw. Wildbienenarten in den Sandgebieten unbedingt zu schützen bzw. im Pflegemanagement zu berücksichtigen sind. Dies ergibt sich aus der Tatsache, dass sie einerseits wichtige Nahrungsressourcen und andererseits wichtige potentielle Bestäuber innerhalb dieses Pflanze-Blütenbesucher-Netzwerkes darstellen. Die Überlebensfähigkeit von seltenen Pflanzenarten scheint auch von den weiter verbreiteten Arten einer Gemeinschaft abhängig zu sein (Gibson et al. 2006)

Der aus botanischer Sicht notwendige Schutz der gefährdeten offenen bzw. halboffenen Pflanzengesellschaften der Sand-Ökosysteme vor den Folgen der einsetzenden Sukzessionsprozesse (Zehm et al. 2002, Süß et al. 2004) sollte unbedingt die notwendigen Ressourcen der Wildbienen als „Schlüssel-Bestäuber“ (Cane 2001) berücksichtigen. Für artenreiche Wildbienengemeinschaften sind die mittleren Sukzessionsstadien der Sandrasen, vor allem aufgrund der hohen Diversität an blühenden Pflanzenarten verbunden mit einer hohen Blütendichte, von Bedeutung.

Zusammenfassung

Die Wildbienengemeinschaft in fünf verschiedenen Vegetationstypen von Sandrasen wurden hinsichtlich ihrer räumlichen Verteilung sowie ihrer Netzwerkstrukturen auf der Basis der genutzten Blütenressourcen untersucht.

Die Ergebnisse der Vegetationsanalyse charakterisieren die einzelnen Vegetationstypen: ausgehend von den offenen, initialen Pionierstadien mit einem hohen Anteil an Zielarten bis zu ehemaligen Ackerflächen, in deren Verlauf die Kräuter- und Gräserdeckung, der Anteil an ruderalen Pflanzenarten, aber auch die Diversität und Deckung der blühenden entomophilen Pflanzenarten zunimmt und der Anteil an Offenboden abnimmt. Die arten- und individuenreichste Wildbienengemeinschaft findet sich in den mittleren Sukzessionsstadien der Sandrasen, deren Artendiversität an blühenden entomophilen Pflanzenarten, verbunden mit einer hohen Blütendichte, sich als wichtigste Habitatfaktoren herausstellen.

Die Nested Subset-Analyse der Netzwerkstrukturen zwischen Wildbienen- und Pflanzenarten ergibt eine signifikante Schachtelung der Gemeinschaft, welche zeigt, dass die seltenen Pflanzenarten von weit verbreiteten Wildbienen (Generalisten) besucht werden, die ein breites Spektrum an Nahrungsressourcen nutzen, während die selten auftretenden Wildbienenarten vor allem die weit verbreiteten Pflanzenarten besuchen.

Die Ergebnisse bedeuten für den Naturschutz, dass neben den seltenen Arten unbedingt die weiter verbreiteten und häufiger vorkommenden Arten (Pflanzen und Wildbienen) zu schützen bzw. im Pflegemanagement zu berücksichtigen sind. Auch wenn die ruderalisierten mittleren Sukzessionsstadien der Sandrasen aus botanischer Sicht unbedeutend erscheinen, stellen sie, solange keine Dominanzbildung von z.B. *Calamagrostis epigejos* erfolgt, aufgrund ihrer Diversität an blühenden entomophilen Pflanzenarten und hohen Blütendeckung wichtige Lebensräume für artenreiche Wildbienengemeinschaften dar.

Literatur

- Aizen, M.A., Ashworth, L. & Galetto, L. (2002): Reproductive success in fragmented habitats: do compatibility systems and pollination specialization matter? - *Journal of Vegetation Science* 13: 885-892.
- Amiet, F., Müller, A. & Neumeyer, R. (1999): *Fauna Helvetica - Apidae 2.* - CSCF und SEG, Neuchâtel, 219 S.
- Amiet, F., Herrmann, M., Müller, A. & Neumeyer, R. (2001): *Fauna Helvetica - Apidae 3.* - CSCF und SEG, Neuchâtel, 208 S.
- Arroyo, M.T.K., Primack, R. & Armesto, J. (1982): Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. - *American Journal of Botany* 69 (1): 82-97.
- Atmar, W. & Patterson, B.D. (1993): The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. - *Oecologia* 96: 373-382.

- Atmar, W. & Patterson, B.D. (1995): The nestedness temperature calculator. A visual basic program, including 294 presence-absence matrices. - AICS Research, Inc., University Park, NM and The Field Museum, Chicago.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C.J. & Olesen, J.M. (2003): The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. - *Proceedings of the National Academy of Science* 100 (16): 9382-9387.
- Batra, S. W.T. (1995): Bees and pollination in our changing environment. - *Apidologie* 26: 361-370.
- Bundesamt für Naturschutz (1998): Rote Liste gefährdeter Tiere Deutschlands. - *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz* 55, Bonn-Bad Godesberg, 434 S.
- Biesmeijer, J.C., Roberts, S.P.M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A.P., Potts, S.G., Kleukers, R., Thomas, C.D., Settele, J. & Kunin, W.E. (2006): Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. - *Science* 313: 351-354.
- Cane, J.H. (2001): Habitat fragmentation and native bees: a premature verdict? - *Conservation Ecology* 5 (1).
- Carvell, C., Meek, W.R., Pywell, R.F., Nowakowski, M. (2004): The response of foraging bumblebees to successional change in newly created arable field margins. - *Biological Conservation* 118: 327-339.
- Chacoff, N.P. & Aizen, M.A. (2006): Edge effects on flower-visiting insects in grapefruit plantations bordering premontane subtropical forest. - *Journal of Applied Ecology* 43: 18-27.
- Corbet, S. (2000): Conserving compartments in pollination webs. - *Conservation Biology* 14 (5): 1229-1231.
- Dicks, L.V., Corbet, S.A. & Pywell, R.F. (2002): Compartmentalization in plant-insect flower visitor webs. - *Journal of Animal Ecology* 71: 32-41.
- Dupont, Y.L., Hansen, D.M. & Olesen, J.M. (2003): Structure of a plant-flower-visitor network in the high-altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Islands. - *Ecography* 26: 301-310.
- Fernández-Juricic, E. (2000): Bird community composition patterns in urban parks of Madrid: The role of age, size and isolation. - *Ecological Research* 15: 373-383.
- Fischer, J. & Lindenmayer, D.B. (2005): Nestedness in fragmented landscapes: a case study on birds, arboreal marsupials and lizards. - *Journal of Biogeography* 32: 1737-1750.
- Gathmann, A., Greiler, H.-J. & Tscharrntke, T. (1994): Trap-nesting bees and wasps colonizing set-aside fields: succession and body size, management by cutting and sowing. - *Oecologia* 98: 8-14.
- Ganzhorn, J.U. & Eisenbeiß, B. (2001): The concept of nested species assemblages and its utility for understanding effects of habitat fragmentation. - *Basic and Applied Ecology* 2: 87-95.
- Ghazoul, J. (2005): Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis. - *Trends in Ecology and Evolution* 20 (7): 367-373.
- Gibson, R.H., Nelson, L., Hopkins, G.W., Hamlett, B.J. & Memmott, J. (2006): Pollinator webs, plant communities and the conservation of rare plants: arable weeds as a case study. - *Journal of Applied Ecology* 43: 246-257.
- Hector, A., Joshi, J., Lawler, S.P., Spehn, E.M. & Wilby, A. (2001): Conservation implications of the link between biodiversity and ecosystem functioning. - *Oecologia* 129: 624-628.
- Herrera, C.M. (1988): Variation in mutualisms: the spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage. - *Biological Journal of the Linnean Society* 35: 95-125.

- Internet: www.dwd.de/de/FundE/Klima/KLIS/daten/online/nat/index.htm
- Kearns, C.A., Inouye, D. & Waser, N.M. (1998): Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29: 83-112.
- Kevan, P.G. (1999): Pollinators as bioindicators of the state of the environment: species, activity and diversity. - *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74: 373 – 393.
- Klein, A.-M., Steffan-Dewenter, I. & Tscharntke, T. (2003): Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. - *Proc. R. Soc. Lond. B.* 270: 955-961.
- Kratochwil, A. (1984): Pflanzengesellschaften und Blütenbesucher-Gemeinschaften: bioökologische Untersuchungen in einem nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasen (Mesobrometum) im Kaiserstuhl (Südwestdeutschland). - *Phytocoenologia* 11 (4): 455-669.
- Kremen, C., Williams, N.M., Bugg, R.L., Fay, J.P. & Thorp, R.W. (2004): The area requirements of an ecosystem service: crop pollination by native bee communities in California. - *Ecology Letters* 7: 1109-1119.
- Krüss, A. (1994): Die Stechimmen der Sandhausener Dünen. - *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.* 80: 223–240.
- Larson, D.L., Royer, R.A. & Royer, M.R. (2006): Insect variation and pollen deposition in an invaded prairie plant community. - *Biological Conservation* 130: 148-159.
- Lewinsohn, T.M., Ináco Prado, P., Jordano, P., Bascompte, J. & Olesen, J.M. (2006): Structure in plant-animal interaction assemblages. - *Oikos* 113 (1): 174-184.
- Mauss, V. (1996): Bestimmungsschlüssel für die Hummeln der Bundesrepublik Deutschland. - 6. Aufl., DJN, Hamburg, 50 S.
- McCall, C. & Primack, R.B. (1992): Influence of flower characteristics, weather, time of day and season on insect visitation rates in three plant communities. - *American Journal of Botany* 79: 434-442.
- Memmott, J. (1999): The structure of a plant-pollinator food web. - *Ecology Letters* 2: 276-280.
- Minckley, R.L., Cane, J.H., Kervin, L. & Roulston, T.H. (1998): Spatial predictability and resource specialization of bees (Hymenoptera: Apoidea) at a superabundant, widespread resource. - *Biological Journal of Linnean Society* 67: 119-147.
- Oertli, S., Müller, A. & Dorn, S. (2005): Ecological and seasonal patterns in the diversity of a species-rich assemblage (Hymenoptera: Apoidea: Apiformes). - *European Journal of Entomology* 102: 53-63.
- Olesen, J.M., Eskildsen, L.I. & Venkatasamy, S. (2002): Invasion of oceanic island-pollination networks: importance of invader complexes and endemic super generalists. - *Diversity and Distribution* 8: 181-192.
- Ollerton, J. Johnson, S. D., Cranmer, L. & Kellie, S. (2003): The pollination ecology of an assemblage of grassland asclepiads in South Africa. - *Annals of Botany* 92: 807-834.
- Osborne, J.L., Williams I.H. & Corbet S.A. (1991): Bees, pollination and habitat change in the European community. - *Bee World* 72: 99-113.
- Patterson, B.D. (1990): On the temporal development of nested subset patterns of species composition. - *Oikos* 59: 330-342.
- Patterson, B.D. & Atmar, W. (2000): Analyzing species composition in fragments. - IN: Rheinwald, G. (ed.): *Isolated Vertebrate Communities in the Tropics*. - *Bonn. Zool. Monogr.* 46: 9-24.

- Petanidou, T. & Ellis, W.N. (1993): Pollinating fauna of a phryganic ecosystem: composition and diversity. - *Biodiversity Letters* 1: 9-22.
- Petanidou, T. & Ellis, W.N. (1996): Interdependence of native bee faunas and floras in changing Mediterranean communities. - In: Matheson, A. et al. (eds): *The conservation of bees*. - Academic Press, 201-226.
- Philipp, M., Böcher, J., Siegismund, H.R. & Nielsen, L.R. (2006): Structure of a plant-pollinator network on a pahoehoe lava desert of the Galápagos Islands. - *Ecography* 29: 531-540.
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G. & Willmer, P. (2003): Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities?. - *Ecology* 84 (10): 2628-2642.
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Roberts, S., O'Toole, C., Dafni, A., Ne'eman, G. & Willmer P. (2005): Role of nesting resources in organising diverse bee communities in a Mediterranean landscape. - *Ecological Entomology* 30: 78-85.
- Potts, S.G., Petanidou, T., Roberts, S., O'Toole, C., Hulbert, A. & Willmer, P. (2006): Plant-pollinator biodiversity and pollination services in a complex Mediterranean landscape. - *Biological Conservation* 129: 519-529.
- Ricketts, T.H. (2001): The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. - *The American Naturalist* 158 (1): 87-99.
- Saure, C. (1992): Die Stechimmenfauna der Binnendüne Baumberge in Berlin-Heiligensee im Vergleich mit anderen Trockengebieten in Berlin und Umgebung (Insecta: Hymenoptera Aculeata). - *Berliner Naturschutzblätter* 36 (1): 38-57.
- Scheuchl, E. (1995): *Illustrierte Bestimmungstabellen der Wildbienen Deutschlands und Österreichs*. - Bd. 1, Schlüssel der Gattungen und der Arten der Familie Anthophoridae, Eigenverlag, Velden, 158 S.
- Scheuchl, E. (1996): *Illustrierte Bestimmungstabellen der Wildbienen Deutschlands und Österreichs*. - Bd. 2, Schlüssel der Arten der Familien Megachilidae und Melittidae, Eigenverlag, Velden, 116 S.
- Scheuchl, E. & Schmid-Egger, C. (1997): *Illustrierte Bestimmungstabellen der Wildbienen Deutschlands und Österreichs unter der Berücksichtigung der Arten der Schweiz*. - Bd. 3, Schlüssel der Arten der Familie Andrenidae, Eigenverlag, Velden, 180 S.
- Schmid-Egger, C., Risch S. & Niehuis O. (1995): *Die Wildbienen und Wespen in Rheinland-Pfalz (Hymenoptera, Aculeata). Verbreitung, Ökologie und Gefährdungssituation*. - *Fauna Flora Rheinland-Pfalz, Beiheft* 16. 296 S.
- Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. (2001): Succession of bee communities on fallows. - *Ecography* 24: 83-93.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C. & Tschardtke, T. (2002): Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. - *Ecology* 83 (5): 1421-1432.
- Stroh, M., Storm, C., Zehm, A. & Schwabe, A. (2002): Restorative grazing as a toll for directed succession with diaspore inoculation: the model of sand ecosystems. - *Phytocoenologia* 32 (4): 595-625.
- Süß, K., Storm, C., Zehm, A. & Schwabe, A. (2004): Succession in inland sand ecosystems: which factors determine the occurrence of the tall grass species *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth and *Stipa capillata* L. ? - *Plant Biology* 6: 465-476.

- Tscharntke, T., Gathmann, A. & Steffan-Dewenter, I. (1998): Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interaction. - *Journal of Applied Ecology* 35: 708-719.
- Vázquez, D.P. & Aizen, M.A. (2004): Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interaction. - *Ecology* 85 (5): 1251-1257.
- Viana, B.F. & Kleinert, A. M.P. (2006): Structure of bee-flower system in the coastal sand dune of Abaeté, north eastern Brazil. - *Revista Brasileira de Entomologia* 50(1): 53-63.
- Walter, H. & Lieth, H. (1967): Klimadiagramm-Weltatlas. - VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Waser, N.M., Chittka, L., Price, M.V., Williams, N.M. & Ollerton, J. (1996): Generalization in pollination systems, and why it matters. - *Ecology* 77: 1043-1060.
- Westrich, P. (1989): Die Wildbienen Baden-Württembergs. - Ulmer, Stuttgart, Band 2, 972 S.
- Westrich, P. (1996): Habitat requirements of central European bees and the problems of partial habitats. - In: Matheson, A., Buchmann, S.L., O'Toole, C., Westrich, P. & Williams I.H. (eds.): *The Conservation of Bees*. - Academic Press, London, 1-16.
- Westrich, P., Schwenninger, H.R., Herrmann, M., Klatt, M., Klemm, M., Prosi, R. & Schanowski, A. (2000): Rote Liste der Bienen Baden-Württembergs. - Im Internet unter: www.xfaweb.baden-wuerttemberg.de/nafaweb/print/pas04.pdf
- Worthen, W.B. (1996): Community composition and nested-subset analyses: basic descriptors for community ecology. - *Oikos* 76: 417-426.
- Wright, D.H., Patterson, B.D., Mikkelsen, G.M., Cutler, A. & Atmar, W. (1998): A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. - *Oecologia* 113: 1-13.
- Zehm, A., Storm, C., Nobis, M., Gebhardt, S. & Schwabe, A. (2002): Beweidung in Sand-Ökosystemen - Konzept eines Forschungsprojektes und erste Ergebnisse aus der nördlichen Oberrheinebene. - *Naturschutz und Landschaftsplanung* 34 (2/3): 67-73.
- Zehm, A. & Zimmermann, K. (2004): Sandgebiete in der hessischen Oberrheinebene: Untersuchungsflächen und Untersuchungsansatz des BMBF-Projektes "Sand-Ökosysteme im Binnenland". - In: *Beweidung und Restitution als Chancen für den Naturschutz? NNA-Ber. 17, H.1*, 15-26.

Kapitel 3

Stabilität versus Fluktuation blütenbesuchender Wildbienen (Hymenoptera, Apoidea) in der Zeitachse

Einführung

Die Einordnung der apoiden Hymenopteren als „keystone-species“ (Kratochwil 2003) zeigt ihre Bedeutung für Ökosystemprozesse wie die Bestäubung und damit verbunden ihren Beitrag für die Erhaltung vieler Wild- und Kulturpflanzen (Corbet et al. 1991, Batra 1995, Kevan 1999, Tscharncke 1998). Verschiedene Ursachen wie z.B. Habitatfragmentierung, Änderung der Landnutzung, Einsatz von Pestiziden und Herbiziden haben allerdings in den letzten Jahren zum Rückgang der Wildbienen beigetragen (Buchmann & Nabhan 1996, Kearns et al. 1998). Vor allem die Zerstörung bzw. Fragmentierung von natürlichen Lebensräumen hat einen starken Einfluss auf die Pflanzen- und Tierartendiversität und betrifft somit auch die Pflanze-Bestäuber-Interaktionen (Kearns et al. 1998, Steffan-Dewenter & Tscharncke 1999, Murren 2002, Tscharncke & Brandl 2004, Ghazoul 2005).

Von den 547 in Deutschland nachgewiesenen Arten (Westrich & Dathe 1997) können nach Kratochwil (2003) etwa 23 % mit Sandstandorten in Verbindung gebracht werden.

Viele Arten sind auf bestimmte Pollenquellen spezialisiert oder besitzen hinsichtlich ihrer Nistplätze spezifische Ansprüche, so dass sie als Indikatorgruppe die Gesamtdiversität eines Habitats widerspiegeln können und sich somit hervorragend zur Bewertung der Qualität von Sandlebensräumen eignen (Schmid-Egger 1994, Duelli & Obrist 1998). Die Bedeutung der Diversität von Bestäubern als Bioindikatoren für die Qualität von Lebensräumen wird auch von Kevan (1999) hervorgehoben, während Kremen et al. (2002) und Klein et al. (2003) die Rolle von artenreichen Wildbienengemeinschaft für den Bestäubungserfolg und damit auch die positive Beziehung zwischen Bestäubung als Ökosystemfunktion und der Diversität belegen können.

Hinsichtlich der Gemeinschaftszusammensetzung von blütenbesuchenden Insekten in verschiedenen Sukzessionsstadien liegen bisher vor allem Ergebnisse für Schmetterlinge in Grünlandgesellschaften und Kalkmagerrasen (Erhardt 1985, Beinlich 1995, Steffan-Dewenter & Tscharncke 1997, Balmer & Erhardt 2000), Wildbienen- bzw. Hummelgemeinschaften auf ehemals landwirtschaftlich genutzten Flächen (z.B. Gathmann et al. 1994, Steffan-Dewenter & Tscharncke 2001, Carvell et al. 2004) und der Blütenbesucher in Trockenrasen (u.a. Kratochwil 1984) sowie Untersuchungen zur Zusammensetzung von Wildbienengemeinschaften in mediterranen Landschaften (u.a. Potts et al. 2003, 2006) vor. In Sandgebieten untersuchte Wesseling (1996) die Habitatwahl und das Ausbreitungsverhalten von Stechimmen verschiedener Flächentypen ausgehend von waldfreien Sandflächen bis hin zu Waldbeständen unterschiedlichen Alters.

Bestäubungssysteme können hinsichtlich ihrer Zusammensetzung und ihrer ökologischen Muster zwischen verschiedenen Jahren stark variieren (Herrera 1988, Fishbein & Venable

1996, Roubik 2001, Oertli et al 2005, Larson et al. 2006), so dass für umfassende Untersuchungen der Wildbienengemeinschaften längere Zeitreihen notwendig sind, um spezielle Einflüsse auf die Wildbienengemeinschaft von der natürlichen Dynamik abgrenzen zu können (Allen-Wardell et al. 1998, Williams et al. 2001).

In dieser Arbeit werden deshalb die Sand-Ökosysteme hinsichtlich ihrer Stabilität bzw. Fluktuation von blütenbesuchenden Wildbienen und ihren Blütenressourcen im Verlauf von vier Jahren (2002-2005) untersucht. Die folgenden Fragestellungen sollen im Rahmen der Untersuchungen beantwortet werden:

- Wie unterscheiden sich Artenreichtum, Individuenzahl und die Gemeinschaftsstruktur von Wildbienen in verschiedenen Sukzessionsstadien von Sand-Ökosystemen?
- Welcher Jahreseinfluss zeigt sich auf die Diversität, Individuendichte und Zusammensetzung von Wildbienengemeinschaften?
- Welche Rolle spielt die Verfügbarkeit der charakteristischen Nahrungsressourcen verschiedener Sukzessionsstadien für die Zusammensetzung von Wildbienengemeinschaften?
- Wie entwickeln sich Wildbienengemeinschaften in der Zeitachse?

Material und Methoden

Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungen fanden etwa 30 km südlich von Frankfurt/Main in den hessischen Sandgebieten der Oberrheinebene im Raum Darmstadt statt. Als Modell-Sandökosystem wurde das FFH- und Naturschutzgebiet „Ehemaliger August-Euler-Flugplatz“ (70 ha) ausgewählt, welches bis 1992 noch als Militärflugplatz genutzt wurde. Das Gebiet unterteilt sich in einen östlichen eher kalkreichen (Koelerion) und einen sich in westlicher Richtung anschließenden überwiegend oberflächlich entkalkten Bereich (Armerion).

Klima

Durch die Lage des Untersuchungsgebietes im Bereich des Oberrheingrabens, welcher sich im Übergangsbereich zwischen dem atlantisch geprägten Westen und dem subkontinentalen Klima des Ostens Mitteleuropas befindet (Ambos & Kandler 1987), wird das Klima durch hohe mittlere Jahrestemperaturen von 10,8 °C, eine Sonnenscheindauer von durchschnittlich 1686 Stunden und eher niedrige Niederschlagsmengen von etwa 600 mm geprägt (Mittelwerte der Jahre 1991 bis 2005; Daten vom Flughafen Frankfurt, Internet). Im Untersuchungszeitraum liegen die Werte der Jahre 2002, 2004 und 2005 in etwa bei diesem Langzeitdurchschnitt, wobei im Jahr 2004 erhöhte Niederschlagsmengen (777 mm) zu verzeichnen waren. Das Jahr 2003 weist deutliche Abweichungen auf, die durch eine erhöhte Durchschnittstemperatur von 11,5 °C sowie eine längere Sonnenscheindauer von 2138

Stunden verbunden mit niedrigeren Niederschlägen (380 mm) gekennzeichnet sind. Somit könnte das Jahr 2003 als Modelljahr für prognostizierte zukünftige extremere Klimabedingungen dienen (u.a. Meehl & Tebaldi 2004, Schär et al. 2004).

Untersuchungsdesign

Die Untersuchungen fanden im Zeitraum von 4 Jahren (2002-2005) auf der Grundlage von insgesamt 27 georeferenzierten Flächen à 200 m² statt, von denen sich jeweils 9 in drei verschiedenen Vegetationstypen befinden (Koelerion glaucae, Armerio-Festucetum und ruderalisiertes Armerion). Für das Jahr 2002 wurden Daten von Beil (2003) und für das Jahr 2003 Daten aus dem BMBF-Projekt „Sand-Ökosysteme im Binnenland: Dynamik und Restitution“ (Beil, n.p.) verwendet.

Erfassung der Wildbienen und Vegetationsanalyse

Die Wildbienen wurden beim Blütenbesuch per Kescherfang im Zeitraum von Anfang April bis Anfang September in den Jahren 2002 bis 2005 erfasst. Die Begehung der Flächen erfolgte an jedem Termin (je nach Wetterlage 1-2 Begehungen wöchentlich) in unterschiedlicher Reihenfolge bei vergleichbaren Wetterbedingungen (meist sonnig mit Temperaturen über 12 °C; schwach windig) für je 15 Minuten. Für jede gefangene Wildbiene wurden festgelegte Parameter aufgenommen: Datum, Rasterfläche und besuchte Blütenressource. Die folgenden Arten wurden direkt im Gelände identifiziert und protokolliert: *Dasygaster hirtipes*, *Andrena carbonaria* agg., *Bombus lapidarius*, *Bombus terrestris* (beinhaltet alle Arten der *Bombus terrestris/lucorum*-Gruppe), *Bombus pascuorum*. Die im Gelände nicht ansprechbaren Arten wurden durch Kälte (-20 °C) abgetötet, präpariert und determiniert. Die Nomenklatur der Wildbienen erfolgte bis auf wenige Ausnahmen nach Westrich (1989), da *Andrena dorsata* und *Andrena propinqua* als getrennte Arten determiniert wurden. Honigbienen (*Apis mellifera*) wurden aufgrund ihres semi-domestizierten Auftretens nicht berücksichtigt. Die Klassifizierung von Wildbienen als Sandleitarten wurde mit Hilfe verschiedener Literaturangaben durchgeführt (Westrich 1989; Schmid-Egger et al. 1995; Saure 1992; Krüss 1994) und bezieht sich nur auf die regional in den Sandgebieten vorgefundenen Arten. Da für das Bundesland Hessen keine Rote Liste für Wildbienen existiert, wurden neben der Roten Liste Deutschlands (Bundesamt für Naturschutz 1998) auch die Listen Baden-Württembergs (Westrich et al. 2000) und von Rheinland-Pfalz (Schmid-Egger et al. 1995) herangezogen. Die Bezeichnung „Parasiten“ bezieht sich auf brutparasitische Wildbienen.

Die in allen Jahren (Anfang April bis Anfang September) durchgeführte wöchentliche Erfassung der Blütenressourcen auf allen 27 Flächen richtete sich nach der Methode von Kratochwil (1984), nach welcher die Anzahl der Blüten bzw. der Blütenstände der 15 wichtigsten entomophilen Pflanzenarten (*Armeria maritima* ssp. *elongata*, *Berteroa incana*, *Carduus nutans*, *Centaurea stoebe*, *Echium vulgare*, *Euphorbia cyparissias*, *Helichrysum arenarium*, *Hieracium pilosella*, *Hypochaeris radicata*, *Ononis repens* s.l., *Potentilla*

argentea agg., *Sedum acre*, *Senecio vernalis*, *Silene otites*, *Thymus pulegioides*) aufgenommen wurden.

Die Vegetationsaufnahmen nach Braun-Blanquet erfolgten im Mittelpunkt der Flächen (Größe: 80 m²) im Rahmen des BMBF-Projektes „Sand-Ökosysteme im Binnenland: Dynamik und Restitution“ und des E&E-Projektes „Ried und Sand-Biotopverbund und Restitution durch extensive Landbewirtschaftung“ über alle Vegetationsperioden.

Pflegemanagement

Der „Ehemalige August-Euler-Flugplatz“ unterlag in allen Jahren dem Pflegemanagement der Sandgebiete, welches verschiedene Beweidungssysteme mit Schafen und Eseln vorsieht: zeitweilige Hütebeweidung mit Schafen auf kleinen Flächen (*Koelerion glaucae*), Eselbeweidung zur Reduzierung von monodominanten Gräsern (z.T. im *Koelerion glaucae*) sowie kurzzeitige Stoßbeweidung (1-2 Tage) mit 400-500 Schafen auf Koppeln einer Größe von etwa 1 ha (*Armerio-Festucetum*, ruderalisiertes *Armerion*).

Statistische Analyse

Für die Darstellung der Gemeinschaftsstruktur der Wildbienen und der Pflanzenarten wurde die Detrended Correspondence Analysis (DCA) mit dem Programm PC-ORD 5.0 durchgeführt. Für die Analyse wurden die absoluten Individuenzahlen der Wildbienen eingesetzt bzw. die Braun-Blanquet-Armächtigkeit zu einer neunstufigen Ordinalskala transformiert sowie die Einstellungen „downweighting of rare species“, „rescale axes“ verwendet und auf der Basis von 26 Segmenten durchgeführt. Die Analyse der Wildbienengemeinschaft erfolgte mit Ausschluss der Hummeln, da diese durch die Häufigkeit ihres Auftretens in allen Untersuchungsflächen keine deutliche Auftrennung der Untersuchungsflächen zulassen. Der Zusammenhang zwischen den ermittelten Umweltfaktoren (Blütenressourcen einer Pflanzenart pro Untersuchungsfläche und Jahr; log-transformiert) und der Struktur der Wildbienengemeinschaft wurde mit Hilfe der Canonical Correspondence Analysis (CCA) mit den folgenden Einstellungen berechnet: Skalierung der Achsen nach der „Hill’s method“ und optimale Anpassung der Arten an die Umweltfaktoren mit „linear combination scores“. Zur Überprüfung der Signifikanz der ersten Achse wurde ein Monte Carlo-Tests durchgeführt.

Um die Diversität der einzelnen Untersuchungsjahre zu vergleichen, wurde der Shannon-Wiener-Index berechnet, welcher eine Kombination von Artenreichtum und relativer Häufigkeit darstellt. Als Vergleichsmaß wurde zusätzlich die Evenness angegeben, welche den Diversitätswert in Relation zur maximal möglichen Diversität setzt (siehe Mühlenberg 1993, Kratochwil & Schwabe 2001):

$$H_s = -\sum_i^S p_i \ln p_i$$

$$E_s = \frac{H_s}{H_{\max}} = \frac{H_s}{\ln S}$$

H_s = Artendiversität

E_s = Evenness

S = Gesamtzahl der Arten

p_i = relativer Anteil der Art i an der Gesamtindividuenzahl

H_{\max} = maximale Artendiversität

Für den Ähnlichkeitsvergleich der verschiedenen Untersuchungsjahre wurde der Wainstein-Index ermittelt, der sich aus dem Produkt zwischen der Dominanzidentität (Renkonen-Zahl Re) und der Artenidentität (Jaccardsche Zahl I_A) ergibt.

$$Re = \sum_{i=1}^G \min D_{A,B}$$

$$D = \frac{n_A}{N_A} \text{ bzw. } \frac{n_B}{N_B}$$

$$I_A = \frac{g}{a+b-g}$$

Re = Renkonen-Zahl

I_A = Jaccardsche Zahl

$\min D_{A,B}$ = Summe der jeweils kleineren Dominanzwerte (D) der gemeinsamen Arten

i = Art i

G, g = Zahl der gemeinsamen Arten

$n_{A,B}$ = Individuenzahl der Art i im Gebiet A bzw. B

$N_{A,B}$ = Gesamtindividuenzahl aus Gebiet A bzw. B

a = Zahl der in Bestand 1 vorkommenden Arten

b = Zahl der in Bestand 2 vorkommenden Arten

Die Analyse des Einflusses der unabhängigen Variablen „Jahr“ und „Vegetationstyp“ auf die Wildbienen (Gesamtindividuenzahl, Gesamtartenzahl, Arten- und Individuenzahlen Hummeln sowie Arten- und Individuenzahlen Wildbienen ohne Hummeln und Parasiten) und auf die Blütenzahlen der untersuchten Pflanzenarten wurde mit gemischt-linearen Modellen (SAS 9.1, proc mixed) durchgeführt. Es wurden die folgenden Kovarianzstrukturen getestet und diejenigen mit den besten AKAIKE-Werten (AIC) ausgewählt: autoregressive (1), heterogenous autoregressive (1), autoregressive moving averages (1,1), unstructured, compound symmetry und Huynh-Feldt. Für die multiplen Mittelwertvergleiche wurde der Tukey-Test angewendet. Die Analysen der Arten- und Individuendichten der Wildbienen wurden aufgrund des dominanten, weit verbreiteten Auftretens der Gattung *Bombus* jeweils „mit“ bzw. „ohne“ Hummeln durchgeführt.

Im Unterschied zu Kapitel 2, in welchem die Einflussfaktoren auf die Zusammensetzung von Wildbienengemeinschaften bzw. die Interaktionen zwischen den Wildbienen und ihren Blütenressourcen mit Hilfe von gemischt-linearen Modellen, Regressionen und der Nested

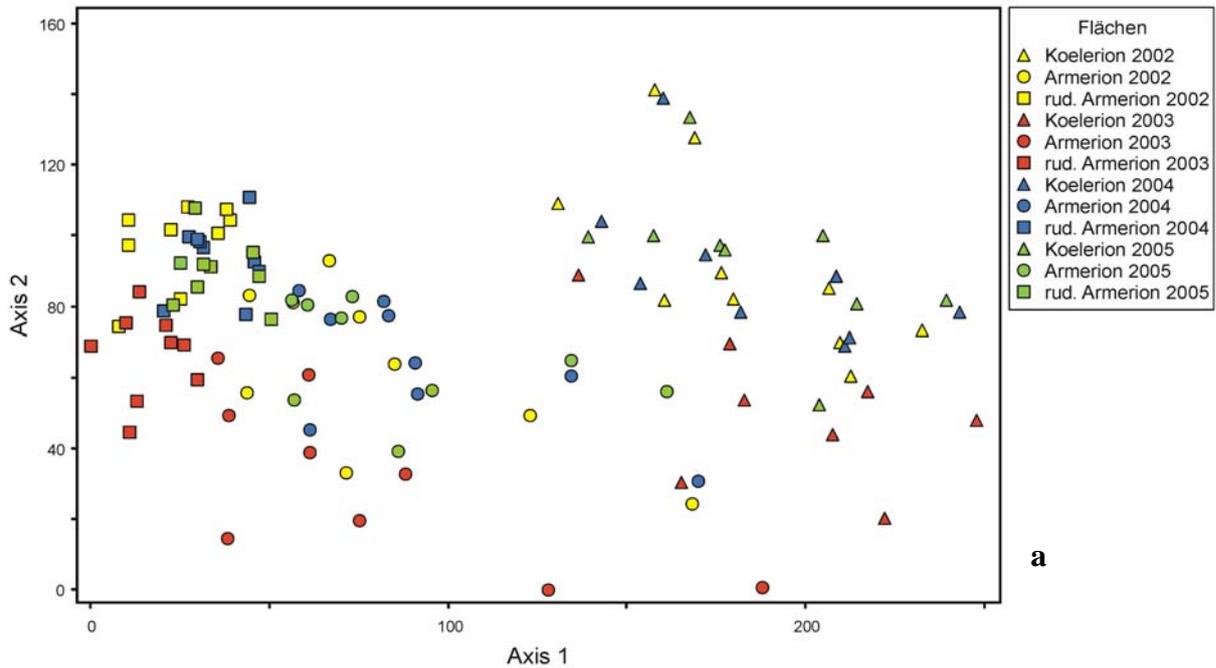
Subset-Analyse untersucht wurden, findet die Analyse über 4 Jahre mit einem eingeschränkten Datensatz sowohl hinsichtlich der Untersuchungsflächen als auch hinsichtlich der entomophilen blühenden Pflanzenarten statt. Im Vordergrund steht die Untersuchung des Jahreseinflusses (ebenfalls mit gemischt-linearen Modellen) auf die Diversität und Individuendichte von Wildbienen bzw. die Entwicklung von Wildbienengemeinschaften und ihrer charakteristischen Blütenressourcen in der Zeitachse.

Ergebnisse

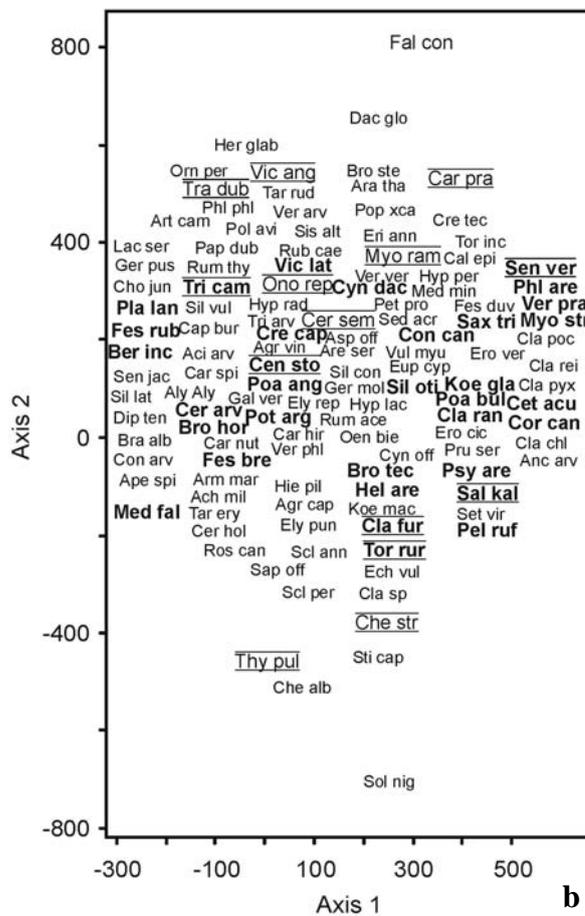
Vegetation

Die DCA der Vegetationsaufnahmen von allen untersuchten Flächen in den Jahren 2002 bis 2005 (Abb. 3.1a-b) lässt trotz der niedrigen Eigenwerte (vor allem von Achse 2) Rückschlüsse auf deren floristische Ähnlichkeiten zu.

Die Anordnung der Flächen zeigt deutliche Gruppierungen, wobei sich entlang der Achse 1 ein Gradient abbildet, welcher den Verlauf der verschiedenen Sukzessionsstadien verbunden mit Spuren ehemaliger Flächennutzung des August-Euler-Flugplatzes von Westen nach Osten beginnend mit den Flächen des ruderalisierten Armerion und des Armerion bis hin zum Bereich des Koelerion glaucae widerspiegelt. Die zunehmende Konsolidierung der Untersuchungsflächen von Osten nach Westen zeigt sich in der Anordnung der Pflanzenarten in Abbildung 3.1b. Im rechten Bereich des Diagramms ordnen sich zum einen die typischen Moose und Flechten der offenen Standorte an, welche hohe Korrelationen mit der ersten Achse aufweisen, wie z.B. *Peltigera rufescens* ($r_{\text{Achse1}} = 0,77$) und die verschiedenen *Cladonia*-Arten wie z.B. *Cladonia furcata* ($r_{\text{Achse1}} = 0,74$) oder *Cladonia rangiformis* ($r_{\text{Achse1}} = 0,82$) und das Pioniergras *Corynephorus canescens* ($r_{\text{Achse1}} = 0,84$). Folgende der untersuchten blühenden Pflanzenarten besitzen ihren Schwerpunkt im Koelerion glaucae: *Helichrysum arenarium* ($r_{\text{Achse1}} = 0,79$), *Echium vulgare* ($r_{\text{Achse2}} = -0,33$), *Euphorbia cyparissias* ($r_{\text{Achse1}} = 0,28$) und *Silene otites* ($r_{\text{Achse1}} = 0,60$). Weitere Pflanzenarten zeigen durch hohe negative Korrelationen schon weiter entwickelte, konsolidiertere Entwicklungsstadien wie die Flächen des ruderalisierten Armerion auf: *Centaurea stoebe* ($r_{\text{Achse1}} = -0,55$), *Berteroa incana* ($r_{\text{Achse1}} = -0,74$), *Armeria maritima* ($r_{\text{Achse1}} = -0,70$) oder *Poa angustifolia* ($r_{\text{Achse1}} = -0,83$).



a



b

Abb. 3.1a-b: DCA der Vegetationszusammensetzung der untersuchten Flächen in den Jahren 2002 bis 2005. Eigenwerte und Gradientenlängen: Achse 1: 0,34; 2,5; Achse 2: 0,06; 1,4. Schrift „Fett“: $r_{Achse1} > \pm 0,5$; Schrift mit Ober- und Unterstrich: $r_{Achse2} > \pm 0,3$; Schrift „Fett“ und mit Ober- und Unterstrich: hohe Korrelationen mit Achse 1 und 2.

Abkürzungen: Ach mil: *Achillea millefolium*, Aci arv: *Acinos arvensis*, Agr cap: *Agrostis capillaris*, Agr vin: *Agrostis vinealis*, Aly aly: *Alyssum alyssoides*, Anc arv: *Anchusa arvensis*, Ape spi: *Apera spica-venti*, Ara tha: *Arabidopsis thaliana*, Are ser: *Arenaria serpyllifolia* agg., Arm mar: *Armeria maritima* ssp. *elongata*, Art cam: *Artemisia campestris*, Asp off: *Asparagus officinalis*, Ber inc: *Berteroa incana*, Bra alb: *Brachythecium albicans*, Bro hor: *Bromus hordeaceus*, Bro ster: *Bromus sterilis*, Bro tec: *Bromus tectorum*, Cal epi: *Calamagrostis epigejos*, Cap bur: *Capsella bursa-pastoris*, Car nut: *Carduus nutans*, Car hir: *Carex hirta*, Car pra: *Carex praecox*, Car spi: *Carex spicata*, Cen sto: *Centaurea stoebe*, Cer arv:

Cerastium arvense, Cer hol: *Cerastium holosteoides*, Cer sem: *Cerastium semidecandrum*, Cet acu: *Cetraria aculeata*, Che alb: *Chenopodium album*, Che str: *Chenopodium strictum* ssp. *striatifforme*, Cho jun: *Chondrilla juncea*, Cla fur: *Cladonia furcata*, Cla chl: *Cladonia pyxidata* ssp. *chlorophaea*, Cla poc: *Cladonia pyxidata* ssp. *pocillum*, Cla pyx: *Cladonia pyxidata* ssp. *pyxidata*, Cla rei: *Cladonia rei*, Cla sp: *Cladonia spec.*, Con arv: *Convolvulus arvensis*, Con can: *Conyza canadensis*, Cor can: *Corynephorus canescens*, Cre cap: *Crepis capillaris*, Cre tec: *Crepis tectorum*, Cyn dac: *Cynodon dactylon*, Cyn off: *Cynoglossum officinale*, Dac glo: *Dactylis glomerata*, Dip ten: *Diplotaxis tenuifolia*, Ech vul: *Echium vulgare*, Ely rep: *Elymus repens*, Eri ann: *Erigeron annuus*, Ero cic: *Erodium cicutarium*, Ero ver: *Erophila verna*, Eup cyp: *Euphorbia cyparissias*, Fal con: *Fallopia convolvulus*, Fes bre: *Festuca brevipila*, Fes duv: *Festuca duvalii*, Fes rub: *Festuca rubra*, Gal ver: *Galium verum* agg., Ger mol: *Geranium molle*, Ger pus: *Geranium pusillum*, Hel are: *Helichrysum arenarium*, Her gla: *Herniaria glabra*, Hie pil: *Hieracium pilosella*, Hyp per: *Hypericum perforatum*, Hyp lac: *Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum*, Hyp rad: *Hypochaeris radicata*, Koe gla: *Koeleria glauca*, Koe mac: *Koeleria macrantha*, Lac ser: *Lactuca serriola*, Med fal: *Medicago falcata*, Med min: *Medicago minima*, Myo ram: *Myosotis ramosissima*, Myo str: *Myosotis stricta*, Oen bie: *Oenothera biennis* s.l., Ono rep: *Ononis repens* s.l., Orn per: *Ornithopus perpusillus*, Pap dub: *Papaver dubium* s.l., Pel ruf: *Peltigera rufescens*, Pet pro: *Petrorhagia prolifera*, Phl are: *Phleum arenarium*, Phl phl: *Phleum phleoides*, Pla lan: *Plantago lanceolata*, Poa ang: *Poa angustifolia*, Poa bul: *Poa bulbosa*, Pol avi: *Polygonum aviculare* agg., Pop xca: *Populus x canadensis*, Pot arg: *Potentilla argentea*, Pru ser: *Prunus serotina*, Psy are: *Psyllium arenarium*, Ros can: *Rosa canina* s.l., Rub cae: *Rubus caesius*, Rum ace: *Rumex acetosella* s.l., Rum thy: *Rumex thyrsoiflorus*, Sal kal: *Salsola kali* ssp. *tragus*, Sap off: *Saponaria officinalis*, Sax tri: *Saxifraga tridactylites*, Scl ann: *Scleranthus annuus* agg., Scl per: *Scleranthus perennis*, Sed acr: *Sedum acre*, Sen jac: *Senecio jacobaea*, Sen ver: *Senecio vernalis*, Set vir: *Setaria viridis*, Sil con: *Silene conica*, Sil lat: *Silene latifolia*, Sil oti: *Silene otites*, Sil vul: *Silene vulgaris*, Sis alt: *Sisymbrium altissimum*, Sol nig: *Solanum nigrum*, Sti cap: *Stipa capillata*, Tar ery: *Taraxacum* sect. *erythrospermum*, Tar rud: *Taraxacum* sect. *ruderalia*, Thy pul: *Thymus pulegioides*, Tor inc: *Tortella inclinata*, Tor rur: *Tortula ruraliformis*, Tra dub: *Tragopogon dubius*, Tri arv: *Trifolium arvense*, Tri cam: *Trifolium campestre*, Ver phl: *Verbascum phlomoides*, Ver arv: *Veronica arvensis*, Ver pra: *Veronica praecox*, Ver ver: *Veronica verna*, Vic ang: *Vicia angustifolia*, Vic lath: *Vicia lathyroides*, Vul myu: *Vulpia myuros*.

Einfluss von Jahr und Vegetationstyp auf die Artendiversität/Individuendichte der Wildbienen

Die Ergebnisse zur Arten- und Individuendichte zeigen einen deutlich signifikanten Jahreseinfluss auf die Gesamtarten- und Individuenzahlen der Wildbienen (siehe Tab. 3.1). Im Jahr 2002 wurden insgesamt die höchsten Arten- und Individuenzahlen sowohl für Hummeln als auch für die Wildbienen (ohne Hummeln/Parasiten) festgestellt, die sich dann von 2003 bis 2005 nicht mehr signifikant unterscheiden.

Für die drei untersuchten Vegetationstypen sind sich das Koelerion glaucae und das Armerio-Festucetum hinsichtlich der mittleren Gesamtarten- und Individuenzahlen sehr ähnlich, wohingegen das ruderalisierte Armerion signifikant höhere Gesamtarten- und Individuenzahlen (Gesamt, Hummeln sowie Wildbienen ohne Hummeln/Parasiten) aufweist, obwohl die Auftrennung der Artenzahlen in Hummeln und Wildbienen (ohne Hummeln/Parasiten) dazu führt, dass sich die Wildbienengemeinschaften aller Vegetationstypen ähnlicher werden und nicht mehr signifikant unterscheiden.

Tab. 3.1: Ergebnisse des gemischt-linearen Modells (SAS) zu den Arten- und Individuenzahlen der Wildbienen in den Jahren 2002 bis 2005 innerhalb der drei verschiedenen Vegetationstypen. „Arten- und Individuenzahlen Gesamt“ beinhalten Hummeln, Solitärbiene und Parasiten. Angabe des Standardfehlers in Klammern. (Abkürzungen: ns = nicht signifikant; MW = Mittelwert; p = Signifikanzniveau; K = Koelerion, A = Armerion, rud. A = ruderalisiertes Armerion; unterschiedliche Kleinbuchstaben: Unterschiede zwischen den Vegetationstypen und unterschiedliche Großbuchstaben: Unterschiede zwischen den Jahren).

| | Jahr | K | A | rud. A | MW | p vegtyp | p jahr | p vegtyp *jahr |
|----------------------------------------------------------------|------|--------------|--------------|---------------|---------------|---------------|------------------|-------------------|
| Artenzahlen Gesamt | 2002 | 6,1 (1,8) | 8,3 (1,3) | 14,3 (1,4) | 9,6 (2,4) A | 0,0449 | <0,001 | <0,001 |
| | 2003 | 7,0 (2,3) | 1,6 (0,3) | 2,1 (0,8) | 3,6 (1,7) B | | | |
| | 2004 | 3,0 (1,4) | 2,1 (0,4) | 6,7 (1,2) | 4,0 (1,4) B | | | |
| | 2005 | 2,1 (0,8) | 3,3 (0,7) | 6,4 (1,2) | 4,0 (1,3) B | | | |
| | MW | 4,5 (1,2) a | 3,8 (1,5) a | 7,4 (2,5) b | | | | |
| Artenzahlen Hummeln | 2002 | 1,2 (0,6) | 2,9 (0,4) | 4,3 (0,3) | 2,8 (0,9) A | 0,0321 | <0,001 | <0,001 |
| | 2003 | 1,6 (0,6) | 0,4 (0,2) | 0,6 (0,3) | 0,9 (0,4) B | | | |
| | 2004 | 0,9 (0,5) | 0,9 (0,3) | 1,7 (0,3) | 1,1 (0,3) B | | | |
| | 2005 | 0,2 (0,1) | 0,4 (0,2) | 2,0 (0,6) | 0,9 (0,6) B | | | |
| | MW | 1,0 (0,3) a | 1,1 (0,6) ab | 2,1 (0,8) b | | | | |
| Artenzahlen Wildbienen (ohne Hummeln/ Parasiten) | 2002 | 4,7 (1,2) | 5,4 (1,0) | 9,9 (1,2) | 6,7 (2,8) A | n.s. | <0,001 | <0,001 |
| | 2003 | 5,0 (1,7) | 1,1 (0,4) | 1,6 (0,6) | 2,6 (1,2) B | | | |
| | 2004 | 2,0 (0,9) | 1,2 (0,3) | 5,0 (1,0) | 2,7 (1,2) B | | | |
| | 2005 | 1,9 (0,7) | 2,8 (0,4) | 4,3 (0,8) | 3,0 (0,7) B | | | |
| | MW | 4,0 (0,8) | 2,6 (0,5) | 5,9 (1,7) | | | | |
| Artenzahlen Rote Liste-Arten | 2002 | 3,5 (1,3) | 5,0 (0,9) | 8,3 (0,6) | 5,6 (1,4) | 0,0106 | n.s. | n.s. |
| | 2003 | 3,2 (1,4) | 0,7 (0,2) | 1,6 (0,7) | 1,8 (0,7) | | | |
| | 2004 | 1,3 (0,7) | 0,7 (0,2) | 3,4 (0,6) | 1,8 (0,8) | | | |
| | 2005 | 1,0 (0,5) | 2,3 (0,5) | 3,7 (0,7) | 2,3 (0,8) | | | |
| | MW | 2,3 (0,6) a | 2,2 (1,0) a | 4,2 (1,8) b | | | | |
| Individuenzahlen Gesamt | 2002 | 15,4 (8,0) | 15,0 (3,5) | 64,2 (11,0) | 31,6 (16,3) A | 0,0134 | <0,001 | <0,001 |
| | 2003 | 15,6 (9,2) | 2,2 (0,5) | 2,8 (1,1) | 6,9 (4,4) B | | | |
| | 2004 | 6,4 (3,9) | 3,0 (0,7) | 12,9 (3,3) | 7,4 (2,9) B | | | |
| | 2005 | 4,3 (2,5) | 4,6 (0,8) | 17,4 (4,5) | 8,8 (4,3) B | | | |
| | MW | 10,4 (3,0) a | 6,2 (3,0) a | 24,3 (13,6) b | | | | |
| Individuenzahlen Hummeln | 2002 | 8,1 (5,7) | 4,4 (0,7) | 31,6 (5,3) | 14,7 (8,5) A | 0,0299 | <0,001 | <0,001 |
| | 2003 | 7,1 (5,9) | 0,8 (0,5) | 0,9 (0,6) | 2,9 (2,1) B | | | |
| | 2004 | 3,3 (2,0) | 1,6 (0,6) | 4,8 (1,9) | 3,2 (0,9) B | | | |
| | 2005 | 1,9 (1,6) | 0,6 (0,3) | 10,4 (3,5) | 4,3 (3,1) B | | | |
| | MW | 5,1 (1,5) a | 1,8 (0,9) a | 11,9 (6,8) b | | | | |
| Individuenzahlen Wildbienen (ohne Hummeln/ Parasiten) | 2002 | 7,1 (2,4) | 10,6 (3,2) | 32,6 (7,0) | 16,7 (8,0) A | 0,0133 | <0,001 | <0,001 |
| | 2003 | 8,1 (3,6) | 1,4 (0,5) | 1,9 (0,9) | 3,8 (2,2) B | | | |
| | 2004 | 3,0 (1,8) | 1,4 (0,4) | 8,0 (1,8) | 4,1 (2,0) B | | | |
| | 2005 | 2,4 (1,0) | 3,9 (0,6) | 6,9 (1,3) | 4,4 (1,3) B | | | |
| | MW | 5,2 (1,4) a | 4,3 (2,2) a | 12,3 (6,9) b | | | | |

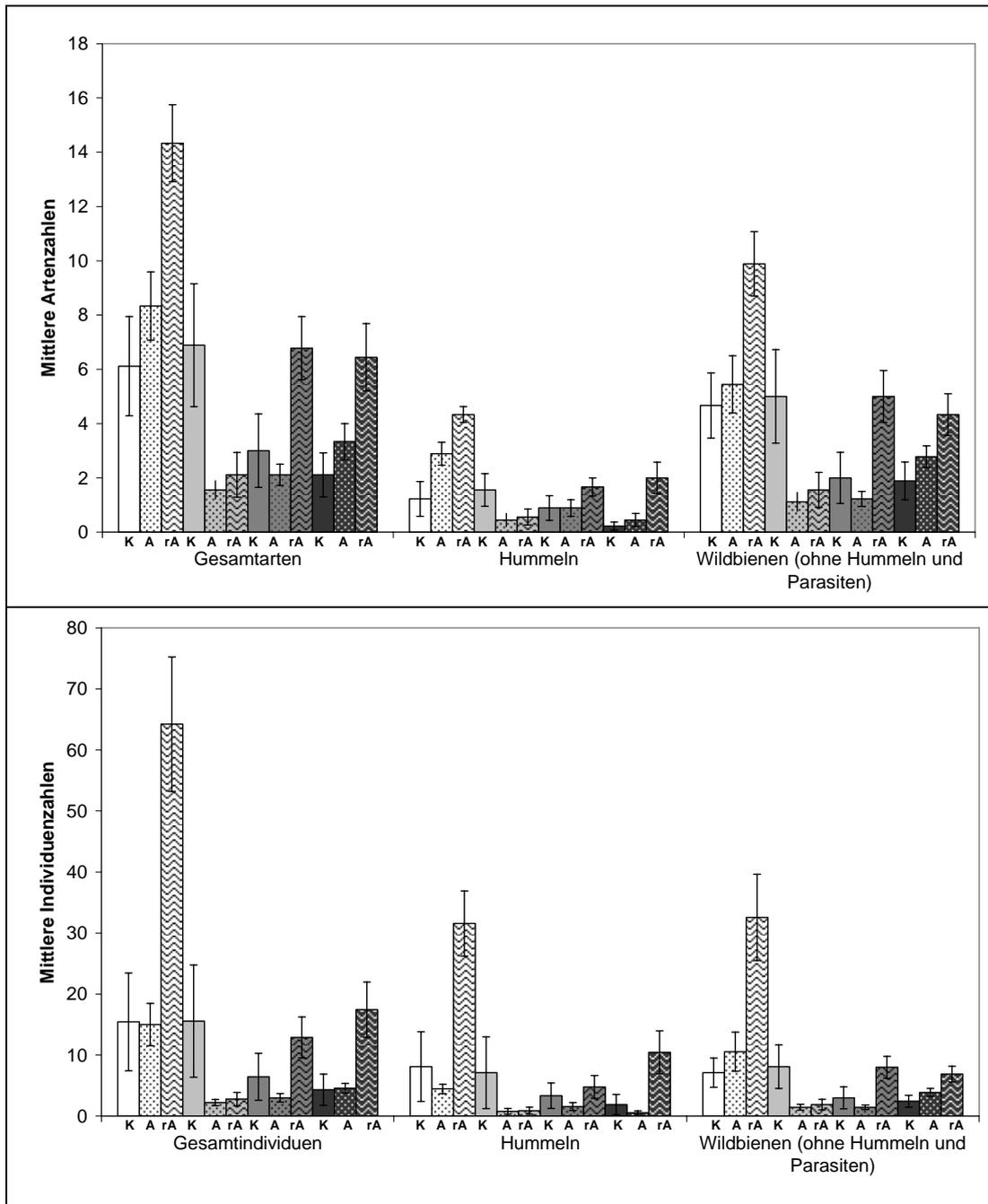


Abb. 3.2: Mittlere Artenzahlen und mittlere Individuendichte der Wildbienen (Gesamt, Hummeln, Wildbienen ohne Hummeln/Parasiten) auf den Untersuchungsflächen Koelerion (K), Armerion (A), ruderalisiertes Armerion (rA) von 2002-2005. Hintergrund weiß = 2002, hellgrau = 2003, grau = 2004, schwarz = 2005. Fehlerbalken: Standardfehler.

Die signifikanten Interaktionen zwischen den Vegetationstypen und den Jahren zeigen, dass die Unterschiede zwischen den Vegetationstypen jahresabhängig sind. Vor allem im Trockenjahr 2003 gehen die Arten- und Individuenzahlen (siehe auch Abb. 3.2) im ruderalisierten Armerion ($p < 0,001$ bzw. $p < 0,001$) und Armerion ($p < 0,001$ bzw. n.s.) sehr deutlich zurück; lediglich im Koelerion-Bereich zeigen sich keine unmittelbaren Auswirkungen, sondern sogar eine leichte Zunahme der Diversität und Individuendichte (n.s.). Zwar steigen die Individuen- und Artenzahlen vor allem im ruderalisierten Armerion in den Jahren 2004 und 2005 wieder an, aber die Werte von 2002 werden weder von den Hummeln noch

von den Wildbienen (ohne Hummeln/Parasiten) wieder erreicht; im Koelerion gehen die Zahlen sogar wieder deutlich zurück.

Für die Rote Liste-Arten zeigt sich (Abb. 3.3a), dass ihr Anteil an den festgestellten Gesamtartenzahlen generell in allen Vegetationstypen und Jahren sehr hoch (zwischen 36-64 %) liegt, obwohl sich der Verlauf in den Vegetationstypen unterscheidet. Im Trockenjahr 2003 nimmt der Anteil der Rote Liste-Arten in Koelerion glaucae und Armerion ab, während im ruderalisierten Bereich eine leichte Zunahme erfolgt. In den beiden folgenden Jahren nehmen die Werte im Bereich des Koelerion glaucae wieder zu, während im Armerio-Festucetum erst 2005 wieder höhere Anteile erreicht werden und sich der Anteil im ruderalisierten Armerion „einpendelt“. Die Anteile der Sandleitarten (Abb. 3.3b) an den Gesamtartenzahlen betragen mit geringen Abweichungen in allen Jahren und Vegetationstypen etwa 20 %. Die Werte unterliegen sowohl im Koelerion glaucae als auch im ruderalisierten Armerion in allen Jahren nur geringen Schwankungen, während sich im Armerio-Festucetum die Werte 2002 und 2004 ähneln, ihr Anteil 2003 deutlich absinkt und 2005 den höchsten Anteil aller Jahre erreicht.

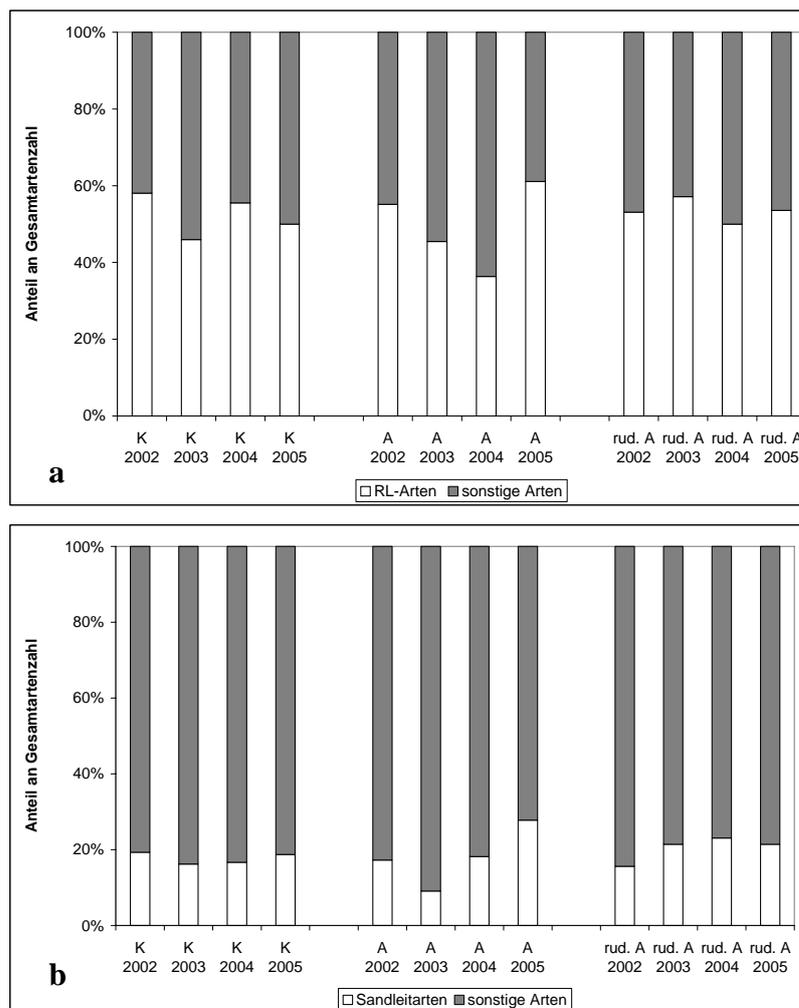


Abb. 3.3a-b: Anteile von Rote Liste-Arten und Sandleitarten an den Gesamtartenzahlen der Wildbienen in den verschiedenen Vegetationstypen (2002-2005). Abkürzungen: K = Koelerion, A = Armerion, rud. A = ruderalisiertes Armerion.

Im Gegensatz dazu zeigt der Zeitverlauf sowohl der Sandleitarten als auch der Rote Liste-Arten (Tab. 3.1, Tab. 3.2) im Koelerion glaucae erst 2004 eine deutliche Abnahme der Artenzahlen, während im Armerion und ruderalisierten Armerion die tiefsten Werte 2003 erreicht werden, welche dann 2004 und 2005 wieder deutlich ansteigen. Die Artenzahlen aller Wildbienen steigen im Koelerion im Jahr 2003 sogar an, während in den beiden anderen Vegetationstypen eine deutliche Abnahme der Arten zu verzeichnen ist, welche erst 2004 und 2005 wieder zunehmen bzw. im Koelerion abnehmen.

Tab. 3.2: Verlauf der Wildbienen-Artenzahlen in den Jahren 2002-2005 (für Rote Liste-Arten und Gesamtarten siehe auch Tab. 3.1).

| | | 2002 | 2003 | 2004 | 2005 |
|---------------|---------------|------------|-----------|-----------|-----------|
| Koelerion | Sandleitarten | 1,6 ± 0,6 | 1,8 ± 0,8 | 0,4 ± 0,2 | 0,4 ± 0,2 |
| Armerion | | 1,6 ± 0,3 | 0,2 ± 0,1 | 0,4 ± 0,2 | 1,0 ± 0,3 |
| rud. Armerion | | 3,1 ± 0,3 | 0,8 ± 0,3 | 2,2 ± 0,4 | 1,6 ± 0,3 |
| Koelerion | Arten ohne | 4,6 ± 1,6 | 5,1 ± 1,5 | 2,6 ± 1,1 | 1,7 ± 0,6 |
| Armerion | Sandleitarten | 6,8 ± 1,1 | 1,3 ± 0,3 | 1,7 ± 0,5 | 2,3 ± 0,5 |
| rud. Armerion | | 11,2 ± 1,2 | 1,3 ± 0,6 | 4,6 ± 1,0 | 4,9 ± 1,3 |

Arten- und Individuenvergleich in der Zeitachse

Im Verlauf der vier Untersuchungsjahre wurden an den fünfzehn ausgewählten Pflanzenarten insgesamt 1475 Individuen festgestellt, die sich aus insgesamt 74 Wildbienenarten zusammensetzen. Im Jahr 2002 wurden sowohl die höchsten Arten- als auch Individuenzahlen ermittelt (Tab. 3.3). Hinsichtlich der Artenzahlen zeigen sich in den drei darauffolgenden Jahren nur noch geringe Schwankungen, die zwischen 35 und 40 Gesamtarten liegen, während sich die Individuenzahlen zwischen 186 (2003) und 237 (2005) bewegen.

Die Diversität der einzelnen Jahre lässt sich mit dem jeweils ermittelten Shannon-Weaver-Index beschreiben (Tab. 3.3), welcher für alle Jahre ähnlich hohe Werte ausgibt, die zwischen 2,54 (2005) und 2,95 (2003) liegen. Die in Verbindung mit dem Index ermittelten Evennesswerte zeigen, dass sich im Jahr 2003 die Individuen am gleichmäßigsten auf die Arten verteilen, während sich 2005 die Verteilung am ungleichmäßigsten darstellt und 2002 bzw. 2004 mit ihren Werten dazwischen liegen.

| | 2002 | 2003 | 2004 | 2005 |
|------------------|------|------|------|------|
| Gesamtarten | 50 | 40 | 35 | 39 |
| Gesamtindividuen | 852 | 186 | 201 | 237 |
| H _s | 2,91 | 2,95 | 2,70 | 2,54 |
| E _s | 0,74 | 0,80 | 0,76 | 0,69 |

Tab. 3.3: Shannon-Wiener-Index (H_s), Evenness (E_s), Gesamtarten- und Individuenzahlen in den Untersuchungs Jahren von 2002-2005.

Über den Wainstein-Index (Kw), welcher sich aus der Dominanzidentität (Re) und der Artenidentität (I_A) ergibt, lässt sich die Ähnlichkeit der Untersuchungsjahre hinsichtlich der Zusammensetzung der Wildbienenzönose darstellen (Tab. 3.4a,b). Das niedrige Niveau der Werte deutet grundsätzlich auf eine eher geringe Ähnlichkeit zwischen den Jahren hin, von denen sich jedoch 2002 und 2003 am ähnlichsten sind (Kw = 0,35), solange die Hummeln

berücksichtigt werden, während sich die Wildbienenzönosen ohne Hummeln in den Jahren 2002 und 2004 bzw. 2003 und 2005 am ähnlichsten sind ($K_w = 0,20$).

Die Werte der Dominanzidentität nach Renkonen sind für die gesamte Wildbienen-gemeinschaft in allen Jahren relativ hoch, d.h. in allen Jahren stimmen zwischen 55-69 % ($Re: 0,55 - 0,69$) der Dominanzverhältnisse in den Artengemeinschaften überein. Die Analyse der Dominanzstruktur ohne Hummeln zeigt, dass sich im Vergleich zu 2002 in den Jahren 2004 und 2005 eine höhere Übereinstimmung hinsichtlich der dominant auftretenden Hauptarten ergibt als 2003. Die höchste Übereinstimmung der Artenzusammensetzung (Artenidentität nach Jaccard) für die Gemeinschaft mit Hummeln, tritt mit 50 % zwischen 2002 und 2003 auf, gefolgt von 2003 und 2005 mit 49 % bzw. bzw. 2003 und 2004 mit 47 %. Ohne die Gattung *Bombus* sind sich die beiden Jahre 2003 und 2005 mit 51 % der Arten am ähnlichsten, gefolgt von 2002 und 2003 bzw. 2002 und 2004 mit jeweils 44 %.

Die berechneten Werte sowohl zur Arten- als auch zur Dominanzidentität deuten darauf hin, dass die Ähnlichkeit der Artenzusammensetzung sowie der Dominanzstruktur ausgehend von 2002 im Verlauf der Jahre abnimmt, wenn die gesamte Wildbienenzönose betrachtet wird. Für die Wildbienengemeinschaft ohne Berücksichtigung der Hummeln zeigt sich lediglich eine Abnahme der Ähnlichkeit in der Artenidentität, während die Dominanzstruktur mit Ausnahme von 2003 von ähnlichen Hauptarten geprägt zu sein scheint.

Tab. 3.4: Renkonensche und Jaccardsche Zahl sowie Wainstein-Index zu den Untersuchungsjahren von 2002-2005. Wildbienengemeinschaft a) mit Hummeln b) ohne Hummeln.

| Renkonensche Zahl (Re) | | | | |
|-----------------------------------------|------|------|------|--|
| | 2003 | 2004 | 2005 | |
| 2002 | 0,69 | 0,60 | 0,57 | |
| 2003 | - | 0,55 | 0,61 | |
| 2004 | - | - | 0,60 | |
| Jaccardsche Zahl (I_A) | | | | |
| | 2003 | 2004 | 2005 | |
| 2002 | 0,50 | 0,42 | 0,39 | |
| 2003 | - | 0,47 | 0,49 | |
| 2004 | - | - | 0,40 | |
| Wainstein-Index (K_w) | | | | |
| | 2003 | 2004 | 2005 | |
| 2002 | 0,35 | 0,25 | 0,22 | |
| 2003 | - | 0,26 | 0,30 | |
| a 2004 | - | - | 0,24 | |

| Renkonensche Zahl (Re) | | | | |
|-----------------------------------------|------|------|------|--|
| | 2003 | 2004 | 2005 | |
| 2002 | 0,35 | 0,50 | 0,55 | |
| 2003 | - | 0,29 | 0,39 | |
| 2004 | - | - | 0,34 | |
| Jaccardsche Zahl (I_A) | | | | |
| | 2003 | 2004 | 2005 | |
| 2002 | 0,44 | 0,41 | 0,35 | |
| 2003 | - | 0,44 | 0,51 | |
| 2004 | - | - | 0,38 | |
| Wainstein-Index (K_w) | | | | |
| | 2003 | 2004 | 2005 | |
| 2002 | 0,15 | 0,20 | 0,19 | |
| 2003 | - | 0,13 | 0,20 | |
| b 2004 | - | - | 0,13 | |

Entwicklung der Abundanzen ausgewählter Wildbienenarten

Als häufigste Sandleitarten im Untersuchungsgebiet (siehe Tab. 3.5) treten *Andrena carbonaria* agg., *Colletes fodiens*, *Dasygaster hirtipes*, *Halictus confusus*, *Halictus leucaheneus*, *Megachile maritima* und *Nomioides minutissimus* auf. Der Vergleich der Individuenzahlen dieser Leitarten zeigt, dass vor allem *A. carbonaria* agg., *D. hirtipes*, *H. leucaheneus* und *M. maritima* im Jahr 2002 die insgesamt höchsten Werte erreichen, im Trockenjahr 2003 starke Rückgänge verzeichnen, und auch in den beiden folgenden Jahren

nur noch mittlere Individuendichten aufweisen, während lediglich *C. fodiens* 2003 zumindest im Koelerion glaucae deutlich häufiger auftritt, in den Folgejahren jedoch nicht mehr nachgewiesen werden konnte. Für die Nachweise von *H. confusus* und *N. minutissimus* an den ausgewählten Pflanzenarten lassen sich aufgrund der niedrigen Individuendichte keine Tendenzen erkennen. Außerdem zeigen *A. carbonaria* agg., *D. hirtipes* und *H. leucaheneus* einen deutlichen Schwerpunkt ihres Vorkommens im ruderalisierten Armerion.

Tab. 3.5: Absolute Individuenzahlen der häufigsten Sandleitarten in den Jahren 2002-2005.

| | Koelerion | | | | Armerion | | | | rud. Armerion | | | |
|--------------------------------|-----------|------|------|------|----------|------|------|------|---------------|------|------|------|
| | 2002 | 2003 | 2004 | 2005 | 2002 | 2003 | 2004 | 2005 | 2002 | 2003 | 2004 | 2005 |
| <i>Andrena carbonaria</i> agg. | 4 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 56 | 0 | 19 | 2 |
| <i>Colletes fodiens</i> | 3 | 12 | 0 | 0 | 8 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Dasypoda hirtipes</i> | 2 | 5 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 35 | 1 | 1 | 5 |
| <i>Halictus confusus</i> | 0 | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 3 |
| <i>Halictus leucaheneus</i> | 6 | 4 | 0 | 3 | 17 | 3 | 3 | 8 | 49 | 6 | 6 | 10 |
| <i>Megachile maritima</i> | 3 | 2 | 3 | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 6 | 0 | 8 | 0 |
| <i>Nomioides minutissimus</i> | 0 | 2 | 4 | 1 | 0 | 0 | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Zusammensetzung der Wildbienencommunity in der Zeitachse

Auf der Grundlage der DCA zeigt sich, dass sich die Wildbienencommunity des Gesamtuntersuchungsgebietes der Jahre 2002 und 2004 trotz ihrer hohen Unterschiede hinsichtlich der Arten- und Individuenzahlen in ihrer Artenzusammensetzung ähnlich ist, während sich 2003 und 2005 deutlich unterscheiden (Abb. 3.4). Die Struktur der Wildbienencommunity wird in erster Linie von einer Kombination von Arten bestimmt (darunter mehrere Sandleitarten), welche sowohl mit höheren Individuendichten als auch in fast allen Jahren auftreten und ihren Verbreitungsschwerpunkt eher in den ruderalen Vegetationstypen besitzen (wie z.B. *Halictus sexcinctus*, *Dasypoda hirtipes*, *Andrena carbonaria* agg.) bzw. in den verschiedenen Vegetationstypen weit verbreitet sind (u.a. *Halictus leucaheneus*, *Halictus subauratus*, *Halictus smaragdulus*). Andere Arten sind in ihrem Vorkommen mit höheren Individuendichten nur auf bestimmte Jahre konzentriert (2002 und 2004: *Megachile maritima*, *Andrena ovatula*, *Andrena flavipes* bzw. 2003 und 2005: *Lasioglossum fulvicorne*, *Halictus scabiosae*, *Halictus confusus*) während von den 75 insgesamt festgestellten Arten 35 % nur einmal in den 4 Jahren nachgewiesen wurden, so dass die Anordnung vieler Untersuchungsflächen (vor allem 2003 und 2005) keinem eindeutigen Muster folgt. Kleinere *Halictus*-Arten (u.a. *Halictus subauratus*, *Halictus confusus*, *Halictus smaragdulus*) und auch die Steppenbiene *Nomioides minutissimus* treten jedoch vor allem auf den offeneren Flächen des Koelerion und Armerion auf.

mit deutlichem Abstand sowohl hinsichtlich der festgestellten Wildbienenarten als auch der Individuendichte die bedeutendste Nahrungsressource dar. Für einige der untersuchten Pflanzenarten zeigt sich deren Bedeutung als Nahrungsressource für die Gattung *Bombus*, da sich die „Individuenzahlen ohne Hummeln“ sehr deutlich von den Gesamtindividuenzahlen unterscheiden; dazu zählen vor allem *Centaurea stoebe*, *Echium vulgare* und *Ononis repens*. Typische und z.T. gefährdete Pflanzenarten der Sand-Trockenrasen scheinen für die Hummeln eine geringe Bedeutung zu besitzen wie z.B. *Potentilla argentea* und *Helichrysum arenarium*.

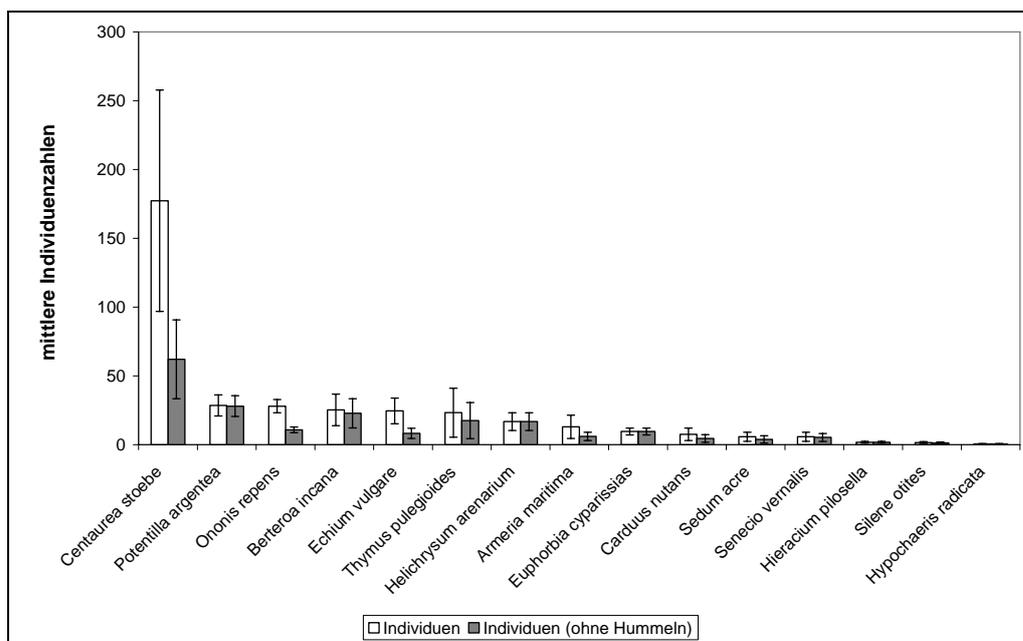
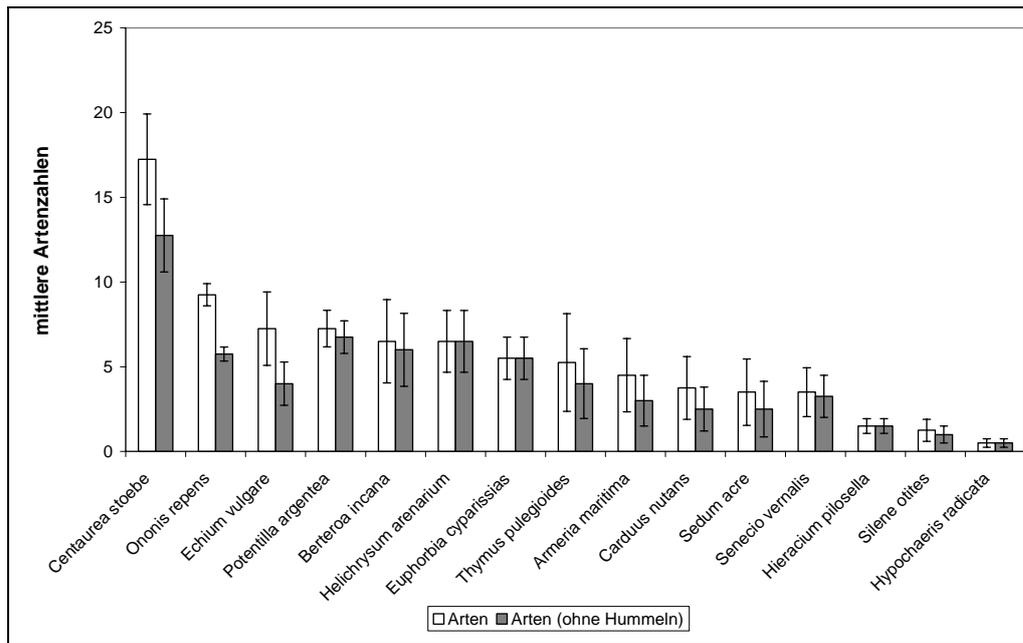
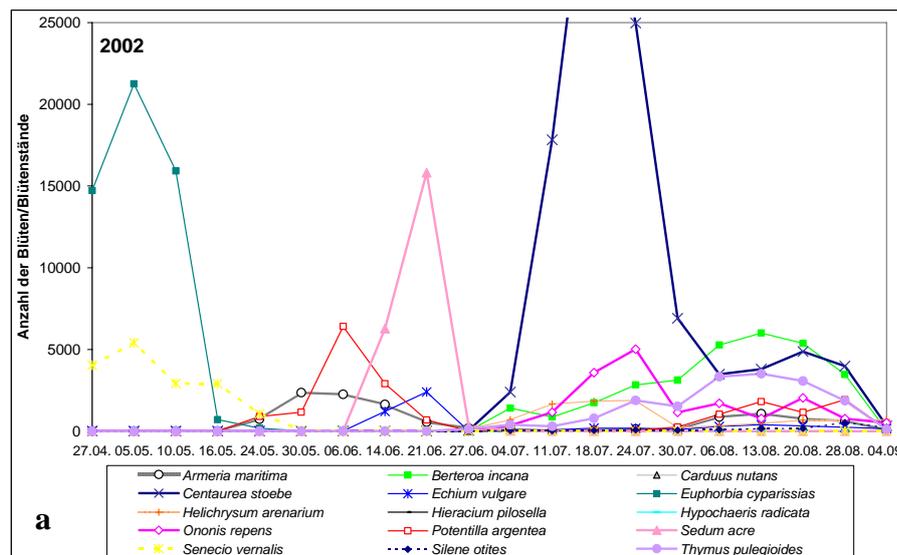


Abb. 3.5a-b: Mittlere Arten- und Individuenzahlen der Wildbienen in den Jahren 2002-2005 an den 15 untersuchten Pflanzenarten im NSG „Ehemaliger August-Euler-Flugplatz“ (Angaben jeweils mit und ohne Hummeln). Fehlerbalken = Standardfehler.

Entwicklung des Angebots an Blütenressourcen

Das Angebot der Blütenressourcen lässt sich im Jahresverlauf in verschiedene Phasen einteilen, welche sich durch die Kombination von dominanten Arten mit hohen Blütenzahlen (oftmals gleichzeitig aspektbildende Arten) mit aspektbegleitenden Arten charakterisiert werden (Abb. 3.6).

Die Frühjahrsphase von Mitte April bis Mitte Mai wird in allen Jahren durch *Euphorbia cyparissias* bestimmt, während *Senecio vernalis* nur 2002 und 2005 mit höheren Blüten-dichten auftritt. Die darauffolgende Fröhsommerphase bis Mitte/Ende Juni ist nur 2002 und 2005 durch hohe Blütenzahlen von *Sedum acre* und *Potentilla argentea* gekennzeichnet, da 2003 *Potentilla argentea* und *Echium vulgare* durch hohe Blütenzahlen von *Silene otites* und *Ononis repens* überlagert werden. Die Hochsommerphase wird hingegen in allen Jahren durch verschiedene Blütenressourcen dominiert. Während 2002 *Centaurea stoebe* und später *Berteroa incana* hohe Blütenzahlen aufweisen, wird 2003 durch das Auftreten von *Helichrysum arenarium* und *Centaurea stoebe* charakterisiert, welche jedoch im Vergleich zu den anderen Jahren nur niedrige Blütenzahlen erreichen und ab Ende Juli keine Blütenressource mit höheren Blütendichten mehr zu verzeichnen ist. Im Jahr 2004 treten dann vor allem *Berteroa incana* und *Ononis repens* als dominierende Arten auf, während die Vorkommen von *Centaurea stoebe* immer noch durch niedrige Blütenzahlen gekennzeichnet sind. *Centaurea stoebe* verzeichnet erst 2005 wieder deutlich höhere Blütendichten und dominiert die Sommerphase in diesem Jahr zusammen mit *Ononis repens*.



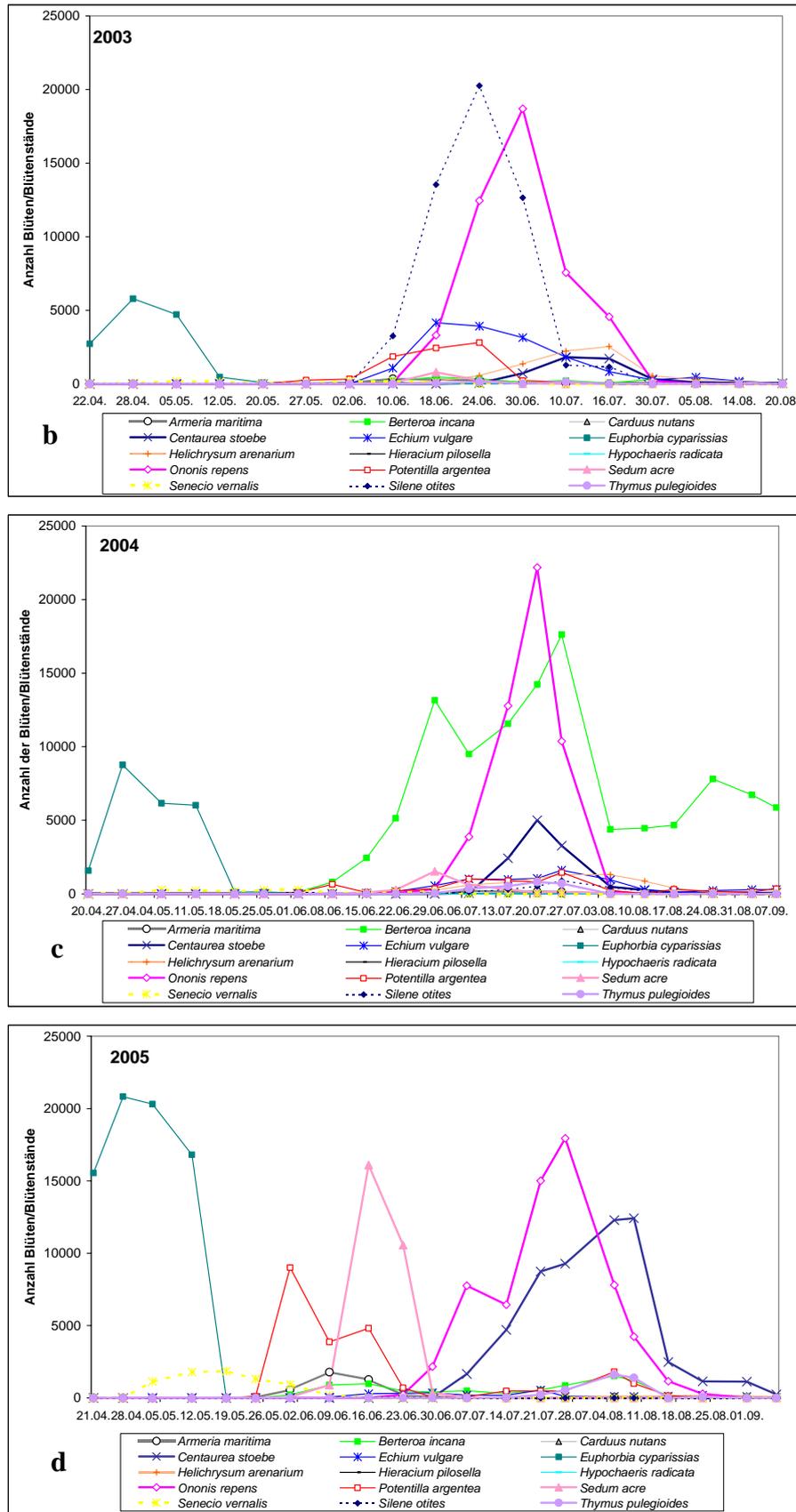


Abb. 3.6a-d: Blühphänologie der untersuchten 15 entomophilen Pflanzenarten in den Jahren 2002 bis 2005. Um die gleichmäßige Skalierung aller Abbildungen zu gewährleisten, wurde in Abb. 3.6a auf die Darstellung der höchsten Anzahl an Blütenständen von *Centaurea stoebe* am 20.07. (38305) verzichtet.

Die Ergebnisse des gemischt-linearen Modells zeigen für einige der untersuchten Blütenressourcen sehr deutliche signifikante Unterschiede zwischen den verschiedenen Vegetationstypen (Tab. 3.6), da z.B. *Centaurea stoebe*, *Berteroa incana* und *Potentilla argentea* ihre Verbreitungsschwerpunkte im Armerion- bzw. im ruderalisierten Armerion-Bereich besitzen, wohingegen u.a. *Helichrysum arenarium* und *Senecio vernalis* tendenziell eher im östlichen Bereich des Koelerion auftreten (siehe auch Abb. 3.1a-b).

| | vegtyp | jahr | vegtyp*jahr |
|------------------------------|---------------|---------------|---------------|
| Zähler Freiheitsgrade | 2 | 3 | 6 |
| Nenner Freiheitsgrade | 24 | 24 | 24 |
| <i>Armeria maritima</i> | 0,0296 | 0,0045 | 0,0257 |
| <i>Berteroa incana</i> | 0,0017 | ns | 0,0349 |
| <i>Carduus nutans</i> | ns | 0,0353 | ns |
| <i>Centaurea stoebe</i> | 0,0049 | 0,0328 | 0,0259 |
| <i>Echium vulgare</i> | ns | ns | ns |
| <i>Euphorbia cyparissias</i> | ns | 0,0023 | ns |
| <i>Helichrysum arenarium</i> | 0,0162 | 0,0135 | 0,0111 |
| <i>Hieracium pilosella</i> | 0,0247 | ns | ns |
| <i>Hypochaeris radicata</i> | ns | ns | ns |
| <i>Ononis repens</i> | ns | ns | 0,0486 |
| <i>Potentilla argentea</i> | 0,0086 | 0,0057 | 0,0126 |
| <i>Sedum acre</i> | ns | 0,0015 | 0,0131 |
| <i>Senecio vernalis</i> | 0,0235 | ns | ns |
| <i>Silene otites</i> | 0,0299 | ns | ns |
| <i>Thymus pulegioides</i> | ns | ns | ns |

Tab. 3.6: Ergebnisse des gemischt-linearen Modells (SAS) zu den mittleren Blütenzahlen der 15 untersuchten Pflanzenarten (ns = nicht signifikant).

Ein grundsätzlicher Jahreseinfluss auf die Höhe der Nahrungsressourcen lässt sich für etwa die Hälfte der Pflanzenarten nachweisen, wobei signifikante Jahresunterschiede für *Armeria maritima*, *Centaurea stoebe*, *Euphorbia cyparissias*, *Potentilla argentea* und *Sedum acre* auftreten, deren Gesamtblütenzahlen im Vergleich zu 2002 (Tab. 3.7) vor allem in den Jahren 2003 und 2004 deutlich abgenommen haben, jedoch (bis auf *Armeria*) 2005 wieder Blütenzuwächse zu verzeichnen haben, gefolgt von *Carduus nutans*, einer Art, die im Jahresverlauf zugenommen hat, sowie *Helichrysum arenarium*, welche erst 2005 den tiefsten Stand erreicht. Die signifikanten Interaktionen (Tab. 3.6) deuten zudem darauf hin, dass die Jahre unterschiedlichen Einfluss auf die Blütenressourcen einer Pflanzenart je nach Verbreitungsschwerpunkt besitzen.

| | 2003 | 2004 | 2005 |
|------------------------------|------|------|------|
| <i>Armeria maritima</i> | -90 | -93 | -64 |
| <i>Carduus nutans</i> | 44 | 407 | 2415 |
| <i>Centaurea stoebe</i> | -96 | -89 | -49 |
| <i>Euphorbia cyparissias</i> | -74 | -53 | 39 |
| <i>Helichrysum arenarium</i> | -15 | -27 | -90 |
| <i>Hieracium pilosella</i> | -49 | -92 | -97 |
| <i>Potentilla argentea</i> | -56 | -64 | 25 |
| <i>Sedum acre</i> | -95 | -88 | 25 |

Tab. 3.7: Entwicklung der Blütenressourcen (Zu- bzw. Abnahme in %) der Pflanzenarten mit signifikanten Jahresunterschieden (siehe Tab. 3.6) im Vergleich zum Jahr 2002 [entspricht 100 %].

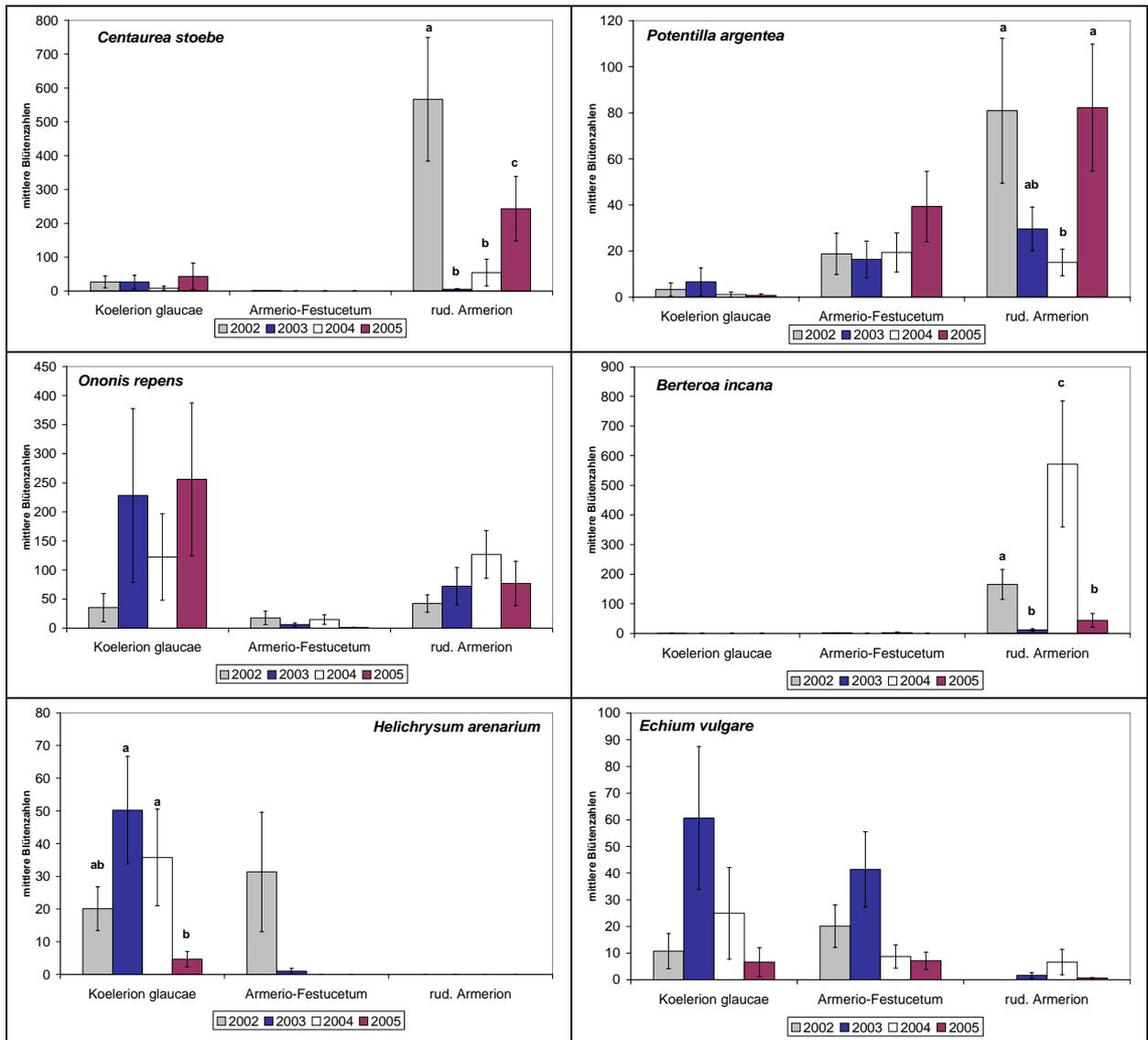


Abb. 3.7: Mittlere Blütenzahlen der am häufigsten von den Wildbienen genutzten Blütenressourcen von 2002-2005. Fehlerbalken = Standardfehler. Signifikante Unterschiede innerhalb eines Vegetationstyps zwischen den Jahren sind durch verschiedene Buchstaben gekennzeichnet.

Die Entwicklung der am häufigsten von den Wildbienen genutzten Blütenressourcen innerhalb der verschiedenen Vegetationstypen lässt sich der Abbildung 3.7 entnehmen. Für *Ononis repens* und *Echium vulgare* zeigen sich in den drei Vegetationstypen keine signifikante Unterschiede zwischen den Jahren, während *Centaurea stoebe* und *Potentilla argentea* im ruderalisierten Armerion im Jahr 2002 die höchsten Blütenzahlen aufweisen, danach für zwei Jahre enorme Einbrüche verzeichnen und erst 2005 wieder einen Anstieg zeigen. Ein anderes Bild liefert *Berteroa incana*, die erst 2004 ihre signifikant höchste Blütendichte erreicht, während *Helichrysum arenarium* im Koelerion erst 2003 sehr hohe Blütenstandsanzahlen aufweist.

Die wichtigsten Nahrungsressourcen der Wildbienen in den stärker konsolidierten Vegetationstypen (wie *Centaurea stoebe*, *Berteroa incana*, *Potentilla argentea*) hatten vor allem im Jahr 2003 starke Einbrüche zu verzeichnen, während die Arten mit Verbreitungsschwerpunkt

in den offeneren Koelerion-Flächen in diesem Jahr z.T. ihre höchsten bzw. sehr hohe Blütenzahlen erreichten (*Ononis repens*, *Helichrysum arenarium*, *Echium vulgare*).

Effekte der Ressourcenverfügbarkeit auf die Zusammensetzung der Wildbienencommunity

Den Einfluss der verschiedenen Blütenressourcen auf die Zusammensetzung der Wildbienencommunity zeigt die CCA (Abb. 3.8), welche tendenziell eine ähnliche Anordnung der Untersuchungsflächen wie die DCA (Abb. 3.4) aufweist. Zudem liegen die Eigenwerte der Achsen 1 und 2 in beiden Ordinationen ähnlich hoch, so dass die ermittelten Umweltfaktoren (in diesem Fall die Dichte der Blütenressourcen pro Untersuchungsfläche und Jahr) die Struktur der Wildbienencommunity erklären können (Ter Braak 1986).

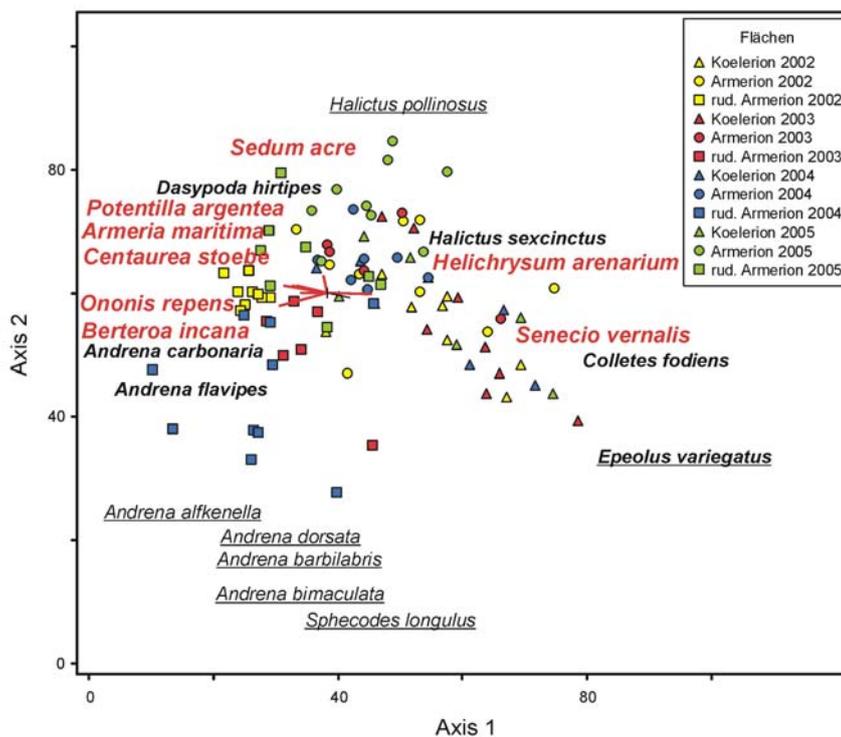


Abb. 3.8: CCA der Wildbienencommunity (ohne Hummeln) in den Jahren 2002 bis 2005. Eigenwerte und Achsensignifikanz:

Achse 1: 0,42; $p = 0,002$; Achse 2: 0,29. Als Umweltfaktoren sind die Blütenressourcen mit cut-off-value $> 0,15$ dargestellt. Von den Wildbienenarten sind nur diejenigen mit hohen Korrelationen aufgeführt: „Fett“ markiert: r_{Achse1} höher $\pm 0,3$; unterstrichen: r_{Achse2} höher $\pm 0,2$; „Fett“ markiert und unterstrichen: Korrelation mit Achse 1 und 2.

Es zeigt sich über alle Jahre eine deutliche Trennung der Wildbienencommunity zwischen dem ruderalen Armerion einerseits und den Flächen des Koelerion/Armerion andererseits, welche durch die Schwerpunkte bestimmter Blütenressourcen beeinflusst wird. Die höchsten Korrelationen mit der Achse 1 des Diagramms und somit den stärksten Einfluss auf die Gemeinschaftsstruktur weisen *Berteroa incana* (-0,83), *Centaurea stoebe* (-0,75) und *Potentilla argentea* (-0,6) und *Helichrysum arenarium* (0,78) auf, während folgende Arten am höchsten mit der Achse 2 korrelieren: *Sedum acre* (-0,41), *Carduus nutans* (-0,24), *Echium vulgare* (-0,21) und *Berteroa incana* (0,32). Diejenigen Wildbienenarten, welche negativ mit der Achse 1 korrelieren (wie z.B. *Andrena carbonaria* agg.: -0,43; *Andrena flavipes*: -0,31 oder *Dasygaster hirtipes*: -0,33), lassen dementsprechend auf eine enge Verbindung mit den Blütenressourcen von *Centaurea* und *Berteroa* schließen, während z.B. *Andrena bimaculata*

(0,36) und *Andrena dorsata* (0,39) durch ihre positive Korrelation mit der Achse 2 in ihrem Vorkommen vor allem von *Berteroa* beeinflusst werden. Diejenigen Pflanzenarten, welche aufgrund ihrer niedrigen Blütenzahlen auch nur eine geringe Bedeutung für die Wildbienen in den untersuchten Vegetationstypen besitzen und dementsprechend kaum mit den Achsen korrelieren (*Silene otites*, *Hieracium pilosella*, *Hypochaeris radicata*), erscheinen nicht im Diagramm der Korrespondenzanalyse.

Diskussion

Die Ergebnisse zeigen einen **starken Jahreseinfluss** auf die Artendiversität und die Individuendichte der Wildbienen (Wildbienen ohne Hummeln/Parasiten und Hummeln), welche nach dem Jahr 2002 signifikant abgenommen haben. Es könnte sich hierbei um natürliche Schwankungen zwischen verschiedenen Jahren handeln, da diese Variabilität vor allem hinsichtlich der Individuendichten von Fishbein & Venable (1996) über 2 Jahre, Frankie et al. (1998) und Nakano & Washitani (2003) über 3 Jahre sowie Herrera (1988) über einen Zeitraum von 6 Jahren auch für andere Wildbienengemeinschaften berichtet werden. Unabhängig von der Höhe der Arten- und Individuenzahlen in den Untersuchungsjahren konnte generell ein hoher Anteil an Rote Liste-Arten an den Gesamtartenzahlen festgestellt werden und auch die Anteile der Sandleitarten waren durch Stabilität im Jahresverlauf gekennzeichnet. Für die Entwicklung bestimmter Sandleitarten konnte ein konstantes Auftreten in fast allen Jahren nachgewiesen werden, obwohl die Höhe der Individuendichten z.T. starken Schwankungen ausgesetzt war (z.B. *Andrena carbonaria* agg., *Dasypoda hirtipes*, *Halictus leucaheneus*), während andere Arten nur in bestimmten Jahren festgestellt werden konnten (wie z.B. *Colletes fodiens*). Ähnliche Ergebnisse ergaben die Untersuchungen von Cane et al. (2005) für die Wildbienengemeinschaft von *Larrea tridentata* (Zygophyllaceae), da sich eine beträchtliche Stabilität über die Zeit herausstellte, welche darauf zurückgeführt wird, dass vor allem die abundanten Arten in den untersuchten Zeiträumen kontinuierlich auftreten und eine deutliche Beständigkeit in den Untersuchungsgebieten zeigen, während ein hoher Anteil der festgestellten Arten nur selten nachgewiesen wurde. Auch in der DCA hat sich bestätigt, dass die Zusammensetzung der Wildbienengemeinschaft von einigen Arten bestimmt wird, welche konstant innerhalb der verschiedenen Jahre und teilweise in höheren Individuendichten auftreten, während viele Arten nur einmalig nachgewiesen wurden. Dieses Ergebnis deckt sich mit jenen von Minckley et al. (1998), Potts et al. (2003) und Oertli et al. (2005) und weist darauf hin, dass in dem untersuchten Sand-Ökosystem viele Arten vorkommen, welche tatsächlich lokal nur selten auftreten, da aufgrund der intensiven wöchentlichen Probennahme in allen Untersuchungsjahren ein „sampling effect“ ausgeschlossen werden kann (Williams et al. 2001).

Frankie et al. (1998) betonen in ihrer Untersuchung von hohlraum-nistenden Wildbienen über einen Zeitraum von drei Jahren, dass Fluktuationen im Auftreten von Wildbienen zwischen einzelnen Jahren ein reguläres Charakteristikum dieser Wildbienengemeinschaft darstellen.

Diese Fluktuation hinsichtlich von Abundanz und Artendiversität zwischen einzelnen Jahren bestätigen auch Herrera (1988) sowie Nakano & Washitani (2003).

Mit Hilfe des Wainstein-Index konnte außerdem belegt werden, dass grundsätzlich eine eher geringe Ähnlichkeit zwischen den Wildbienengemeinschaften der einzelnen Untersuchungsjahre besteht; im Detail zeigt sich, dass die Hummeln maßgeblich die Dominanzverhältnisse bestimmen. Zudem lässt sich eine Abnahme in den Ähnlichkeiten vor allem hinsichtlich der Artenzusammensetzung im Verlauf der Zeitachse feststellen (sowohl inklusive als auch exclusive der Gattung *Bombus*). In größeren zeitlichen Maßstäben konnten auch Cane et al. (2005) und Williams et al. (2001) für ihre untersuchten Wildbienengemeinschaften zeigen, dass diese Ähnlichkeit in der Artenzusammensetzung mit länger voneinander entfernten Zeitintervallen (im Verlauf von 10-30 Jahren) immer weiter abnimmt. Innerhalb einer Bestäubergemeinschaft von 70 Arten an *Lavendula latifolia* wurde ein Drittel der Arten kontinuierlich über alle Jahre (von insgesamt 6 Untersuchungsjahren) nachgewiesen und auch diese zeigen eine deutliche Variabilität in ihrer Individuendichte (Herrera 1988).

Es scheint generell eine starke Variabilität bzw. Fluktuation hinsichtlich der Abundanz und Diversität von Wildbienen in der Zeitachse zu geben, welche als „natürliche Variation“ auftritt. Ein weiteres Charakteristikum scheint es zu sein, dass einige Arten in Wildbienengemeinschaften konstant (z.T. auch mit starken Schwankungen in ihrer Individuendichte) im Zeitverlauf auftreten, während viele Arten selten auftreten, so dass die Beurteilung von Populationsveränderungen über die Zeitachse schwierig erscheint und sich Trends vermutlich nur für häufige, weitverbreitete Arten erkennen lassen (Williams et al. 2001).

Hinsichtlich der **Ressourcennutzung der Wildbienen** hat sich gezeigt, dass die am häufigsten genutzten Ressourcen wie u.a. *Centaurea stoebe*, *Berteroa incana*, *Echium vulgare* diejenigen Arten darstellen, die trotz der Jahresschwankungen mit hohen Blütendichten innerhalb der einzelnen Vegetationstypen vertreten sind. Für die **Entwicklung der Blütenressourcen in der Zeitachse** lässt sich feststellen, dass auch die Blütendichten der untersuchten entomophilen Pflanzenarten starken Schwankungen unterworfen sind. Das gemischt-lineare Modell hat gezeigt, dass der Einfluss des Jahres auf die Blütendichte einer Pflanzenart sich jedoch je nach Verbreitungsschwerpunkt unterscheidet, da die wichtigsten Nahrungsressourcen der Wildbienen mit einem Vorkommensschwerpunkt in den stärker konsolidierten Vegetationstypen (*Centaurea stoebe*, *Berteroa incana*, *Potentilla argentea*) vor allem im Trockenjahr 2003 ihre größten Einbrüche zu verzeichnen hatten, während die Arten der offeneren Koelerion-Flächen, welche zur typischen Sandvegetation zählen, wie *Helichrysum arenarium*, *Echium vulgare* und *Ononis repens* in diesem Jahr ihre höchsten Blütenzahlen erreichten.

Im ruderalisierten Armerion lassen sich im **Vergleich der untersuchten Vegetationstypen** insgesamt die höchste Artendiversität und Individuendichte der Wildbienen nachweisen, was auf die Bedeutung der blühenden Pflanzenarten hinweist, die eher einen Schwerpunkt in ruderalisierten Pflanzengesellschaften besitzen. Dazu zählen z.B. *Centaurea stoebe* oder *Berteroa incana*, die für eine Vielzahl von Wildbienenarten (und -individuen) wichtige

Nahrungsressourcen darstellen. Auch die Bedeutung von perennen Pflanzenarten in mittleren Sukzessionsstadien als Nahrungsressource für die Gattung *Bombus* konnte nachgewiesen werden (Fussell & Corbet 1992, Dramstadt & Frey 1995, Pywell et al. 2005). Nach Goulson et al. (2005) stellen die Fabaceae vor allem für die „langrüsseligen“ Hummelarten bevorzugte Pollenquellen dar. Während für Schmetterlingsgemeinschaften festgestellt wurde, dass deren Diversität sowie der Anteil von Rote Liste-Arten im Verlauf der Sukzession ansteigen (Balmer & Erhard 2000) bzw. sogar in brachliegendem Weideland am höchsten liegen (Pöyry et al. 2004), stellte sich in unserem Untersuchungsgebiet der Anteil der Rote Liste-Wildbienenarten in allen untersuchten Vegetationstypen als generell sehr hoch heraus.

Der Rückgang der Arten- und Individuenzahlen der Wildbienen von 2002 auf 2003 hat vor allem die beiden weiter entwickelten Vegetationstypen (Armerion, rud. Armerion) betroffen, welche besonders durch die Auswirkungen der extremen Hitze und Trockenheit im Sommer 2003 (Mehl & Tebaldi 2004, Ciais et al. 2005) bezüglich der Reduktion wichtiger Blütenressourcen getroffen worden sein könnten, während die blühenden Arten im Pionierstadium des Koelerion glaucae wie z.B. *Helichrysum arenarium* oder *Echium vulgare* sogar zugenommen haben. In den Jahren 2004 und 2005 hat sich die Kaninchenpopulation als biotischer Faktor in Sand-Ökosystemen sehr stark vermehrt (15-20 Kaninchen pro ha; lokal auch mehr) und zum Ressourcenschwund von wichtigen blühenden Pflanzenarten wie u.a. *Centaurea stoebe* beigetragen. Der Einfluss der Kaninchen scheint sich jedoch auf die Reduktion der Blütenressourcen zu beschränken, da sich bisher im Jahresverlauf von 2000 bis 2005 noch kein vegetativer Rückgang von *Centaurea* feststellen lässt (unpubl. Daten). Erste Ergebnisse von Untersuchungen zu den Auswirkungen von Kaninchenbeweidung auf blühende Pflanzenarten in Sand-Ökosystemen deuten darauf hin, dass ein hoher Anteil der Pflanzenarten verstärkt (u.a. *Cerastium semidecandrum*, *Vicia lathyroides*, *Potentilla argentea*) bzw. ausschließlich (z.B. *Medicago falcata*) in den Kaninchenausschlussflächen zur Blüte kommen.

Durch die CCA lässt sich der deutliche Einfluss der untersuchten Pflanzenarten als eingesezte Umweltfaktoren auf die **Gemeinschaftszusammensetzung der Wildbienen** nachweisen, da die häufig auftretenden Wildbienenarten in ihrem Vorkommen durch die enge Verbindung mit bestimmten Blütenressourcen und damit auch mit den Vegetationstypen charakterisiert sind. Diese Beziehung wird z.B. durch die Sandleitart *Andrena carbonaria* agg. mit *Centaurea stoebe* und *Berteroa incana* bzw. den Flächen des ruderalisierten Armerion verdeutlicht, welche im Jahr 2003, eventuell bedingt durch den massiven Rückgang der beiden Hauptnahrungsressourcen auf den Untersuchungsflächen, nicht mehr nachgewiesen werden konnte. Die Ergebnisse bestätigen die Hypothese, dass auf lokaler Ebene das Verhalten der Bestäuber bezüglich ihrer Ressourcennutzung stark mit der Verfügbarkeit der Blütenressourcen verbunden ist (Ghazoul 2005). Auch bei Steffan-Dewenter & Tschardtke (2001) konnten die Veränderungen der Wildbienengemeinschaft auf die verfügbaren Nahrungsressourcen in Kombination mit potentiellen Nistplätzen zurückgeführt werden und nicht mit Anpassungen bestimmter Wildbienenarten an verschiedene Sukzessionsstadien. Für die

Dichte der Wildbienenindividuen wurden positive Korrelationen mit der Deckung der blühenden Pflanzenarten festgestellt (Steffan-Dewenter & Tschardt 2001, Potts et al. 2003, 2006, Viana & Kleinert 2006). Andererseits konnten Tepedino & Stanton (1981) keine Verbindung zwischen der Blütendichte einer Pflanzenart und der Anzahl blütenbesuchender Wildbienen einer Grassteppe in Nordamerika feststellen, sondern vermuten die Ressourcenverfügbarkeit des Vorjahres als verantwortlich für das Auftreten der Wildbienen.

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass die Ergebnisse auf die Bedeutung von Langzeitstudien für die Erfassung von Wildbienengemeinschaften hinweisen, da sowohl enorme Unterschiede in der Ressourcenverfügbarkeit auftreten als auch eine deutliche Variabilität in den Arten- und Individuendichten von Wildbienen auftreten kann. Stabilität zeigt sich vor allem hinsichtlich des konstanten Auftretens einiger Arten im Zeitverlauf, welche jedoch z.T. auch durch hohe Schwankungen der Abundanzen gekennzeichnet sind. Es kann sich dabei um „natürliche Variationen“ handeln, die jedoch sowohl von biotischen als auch abiotischen Faktoren (u.a. Witterung, Störung durch Kaninchen) beeinflusst werden können.

Zusammenfassung

Die Erfassung von Wildbienengemeinschaften in Verbindung mit 15 entomophilen Blütenressourcen von Sand-Ökosystemen über einen Zeitraum von vier Jahren (2002 bis 2005) soll Aufschluss über die Entwicklung von Artenreichtum und Abundanz der Wildbienen sowohl in der Zeitachse als auch in verschiedenen Sukzessionsstadien (Koelerion glaucae, Armerio-Festucetum, ruderalisiertes Armerion) geben.

Es zeigt sich ein deutlich signifikanter Jahreseinfluss auf die Arten- und Individuenzahlen der Wildbienen, während sich der Anteil an Rote Liste-Arten an den Gesamtartenzahlen als unabhängig von der Höhe der Arten- und Individuenzahlen in den Untersuchungsjahren erweist; auch der Anteil der Sandleitarten zeichnet sich durch Stabilität im Jahresverlauf aus. Im Verlauf der Zeitachse lässt sich jedoch eine Abnahme in der Ähnlichkeit vor allem bezüglich der Artenzusammensetzung nachweisen.

Im Vergleich der untersuchten Sukzessionsstadien und ihrer charakteristischen Blütenressourcen zeigt sich das ruderalisierte Armerion durch die insgesamt höchste Artendiversität und Individuendichte der Wildbienen gekennzeichnet.

Auf der Basis einer DCA (Detrended Correspondence Analysis) konnte gezeigt werden, dass die Artenzusammensetzung der Wildbienengemeinschaft von einigen Arten bestimmt wird, welche konstant innerhalb der verschiedenen Jahre und teilweise in höheren Individuendichten auftreten, während viele Arten nur einmalig (35 % der insgesamt 75 festgestellten Arten) nachgewiesen wurden.

Die Blütendichten der untersuchten entomophilen Pflanzenarten sind im Zeitverlauf ebenfalls starken Schwankungen unterworfen, welche sich jedoch je nach Verbreitungsschwerpunkt der Art deutlich unterscheiden. Durch die CCA (Canonical Correspondence Analysis) lässt sich

der deutliche Einfluss der untersuchten Pflanzenarten als eingesetzte Umweltfaktoren auf die Zusammensetzung der Wildbienengemeinschaft nachweisen.

Im Verlauf der Zeitachse tritt eine deutliche Fluktuation hinsichtlich der Abundanz und Diversität von Wildbienen auf, obwohl einige Arten der Wildbienengemeinschaft konstant, aber z.T. mit starken Schwankungen in ihrer Individuendichte, im Zeitverlauf auftreten, während viele Arten nur selten nachgewiesen werden können, so dass Veränderungen von Populationsdichten vermutlich nur über sehr viel längere Zeiträume ermittelt werden können. Die biotisch und abiotisch auftretenden Faktoren wie die Witterung im Jahr 2003 sowie der stark zugenommenen Kaninchenpopulation in den Jahren 2004 und 2005 könnten zur Variabilität von Wildbienen und Blütenressourcen beitragen.

Die Ergebnisse weisen auf die Bedeutung von Zeitreihenuntersuchungen hin, da die Unterschiede sowohl in der Zusammensetzung von Wildbienengemeinschaften als auch der Arten- und Individuenzahlen nur im Verlauf mehrere Jahre benannt werden können.

Literatur

- Allen-Wardell, G., Bernhardt, P., Bitner, R., Burquez, A., Buchmann, S., Cane, J., Cox, P. A., Dalton, V., Feinsinger, P., Ingram, M., Inouye, D., Jones, C.E., Kennedy, K., Kevan, P., Koopowitz, H., Medellin, R., Medellin-Morales, S & Nabhan, G.P. (1998): The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. - *Conservation Biology* 12 (1): 8-17.
- Ambos, R. & Kandler, O. (1987): Einführung in die Naturlandschaft. - *Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv* 25, 1-28.
- Balmer, O. & Erhardt, A. (2000): Consequences of succession on extensively grazed grasslands for Central European butterfly communities: rethinking conservation practices. - *Conservation Biology* 14 (3): 746-757.
- Batra, S.W.T. (1995): Bees and pollination in our changing environment. - *Apidologie* 26: 361-370.
- Beinlich, B. (1995): Veränderungen der Wirbellosen-Zönosen auf Kalkmagerrasen im Verlaufe der Sukzession. - *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.* 83: 283-310.
- Beil, M. (2003): Zur Korrelation zwischen Blütenressourcen und blütenbesuchenden Apoidea in standörtlich differenzierten Sand-Ökosystemen. – Diplomarbeit, TU Darmstadt, FB Biologie, 147 S.
- Buchmann, S.L. & Nabhan, G.P. (1996): *The forgotten pollinators*. - Island Press, Washington DC, 292 S.
- Bundesamt für Naturschutz (1998): *Rote Liste gefährdeter Tiere Deutschlands*. - Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 55, Bonn-Bad Godesberg, 434 S.
- Cane, J.H., Minckley, R., Kervin, L. & Roulston, T. (2005): Temporally persistent patterns of incidence and abundance in a pollinator guild at annual and decadal scales: the bees of *Larrea tridentata*. - *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 319-329.

- Carvell, C., Meek, W.R., Pywell, R.F. & Nowakowski, M. (2004): The response of foraging bumblebees to successional change in newly created arable field margins. - *Biological Conservation* 118: 327-339
- Ciais, P., Reichstein, M., Viovy, N., Granier, A., Ogée, J., Allard, V., Aubinet, M., Buchmann, N., Bernhofer, C., Carrara, A. Chevallier, F., De Noblet, N. Friend, A.D., Friedlingstein, P., Grünwald, T., Heinesch, B., Keronen, P., Knohl, A., Krinner, G., Loustau, D., Manca, G., Matteucci, G., Miglietta, F., Ourcival, J.M., Papale, D., Pilegaard, K., Rambal, S., Seufert, G. Soussana, J.F., Sanz, M.J., Schulze, E.D., Vesala, T. & Valentini R. (2005): Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. - *Nature* 437: 529-533.
- Corbet, S.A., Williams, I.H. & Osborne, J.L. (1991): Bees and the pollination of crops and wild flowers in the European Community. - *Bee World* 72: 47-59.
- Dramstad, W. & Fry, G. (1995): Foraging activity of bumblebees (*Bombus*) in relation to flower resources on arable land. - *Agriculture, Ecosystems and Environment* 53: 123-135.
- Duelli, P. & Obrist, M.K. (1998): In search of the best correlates for local organismal biodiversity in cultivated areas. - *Biodiversity and Conservation* 7: 297-309.
- Erhardt, A. (1985): Diurnal Lepidoptera: sensitive indicators of cultivated and abandoned grassland. - *Journal of Applied Ecology* 22: 849-861.
- Fishbein, M. & Venable, L. (1996): Diversity and temporal change in the effective pollinators of *Asclepias tuberosa*. - *Ecology* 77: 1061-1073.
- Frankie, G.W., Thorp, R.W., Newstrom-Lloyd, L.E., Rizzardi, M.A., Barthell, J.F., Griswold, T.L., Kim, J.-Y. & Kappagoda, S. (1998): Monitoring solitary bees in modified wildland habitats: Implications for bee ecology and conservation. - *Environ. Entomol.* 27 (5): 1137-1148.
- Fussell, M. & Corbet, S.A. (1992): Flower usage by bumble-bees: a basis for forage plant management. - *Journal of Applied Ecology* 29: 451-465.
- Gathmann, A., Greiler, H.-J. & Tschardtke, T. (1994): Trap-nesting bees and wasps colonizing set-aside fields: succession and body size, management by cutting and sowing. - *Oecologia* 98: 8-14.
- Ghazoul, J. (2005): Pollen and seed dispersal among dispersed plants. - *Biol. Rev.* 80: 413-443.
- Goulson, D., Hanley, M.E., Darvill B., Ellis, J.S. & Knight, M.E. (2005): Causes of rarity in bumblebees. - *Biological Conservation* 122: 1-8.
- Herrera, C.M. (1988): Variation in mutualisms: the spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage. - *Biological Journal of the Linnean Society* 35: 95-125.
- Internet: www.dwd.de/de/FundE/Klima/KLIS/daten/online/nat/index.htm
- Kearns, C.A., Inouye D. & Waser N.M. (1998): Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29: 83-112.
- Kevan, P.G. (1999): Pollinators as bioindicators of the state of the environment: species, activity and diversity. - *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74: 373-393.
- Klein, A.-M., Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. (2003): Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. - *Proc. R. Soc. Lond. B.* 270: 955-961.
- Kratochwil, A. (1984): Pflanzengesellschaften und Blütenbesucher-Gemeinschaften: bioökologische Untersuchungen in einem nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasen (Mesobrometum) im Kaiserstuhl (Südwestdeutschland). - *Phytocoenologia* 11 (4): 455-669.

- Kratochwil, A. (2003): Bees (Hymenoptera: Apoidea) as key-stone species: specifics of resource and requisite utilisation in different habitat types. - *Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft* 15: 59-77.
- Kratochwil A. & Schwabe, A.(2001): *Ökologie der Lebensgemeinschaften*. - Ulmer, Stuttgart, 756 S.
- Kremen, C., Williams, N.M. & Thorp, R.W. (2002): Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. - *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99 (26): 16812-16816.
- Krüss, A. (1994): Die Stechimmen der Sandhausener Dünen. - *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.* 80: 223-240.
- Larson D.L., Royer, R.A. & Royer, M.R. (2006): Insect variation and pollen deposition in an invaded prairie plant community. - *Biological Conservation* 130: 148-159.
- Mehl, G.A. & Tebaldi, C. (2004): More intense, more frequent, and longer lasting heat waves in the 21st century. - *Science* 305: 994-997.
- Minckley, R.L., Cane, J.H., Kervin, L. & Roulston, T.H. (1998): Spatial predictability and resource specialization of bees (Hymenoptera: Apoidea) at a superabundant, widespread resource. - *Biological Journal of Linnean Society* 67: 119-147.
- Mühlenberg, M. (1993): *Freilandökologie*. - 3. überarb. Aufl., UTB, Heidelberg - Wiesbaden, 512 S.
- Murren, C.J. (2002): Effects of habitat fragmentation on pollination: pollinators, pollinia viability and reproductive success. - *Journal of Ecology* 90: 100-107.
- Nakano, C. & Washitani, I. (2003): Variability and specialization of plant-pollinator systems in a northern maritime grassland. - *Ecological Research* 18: 221-246.
- Oertli, S., Müller, A. & Dorn, S. (2005): Ecological and seasonal patterns in the diversity of a species-rich assemblage (Hymenoptera: Apoidea: Apiformes). - *European Journal of Entomology* 102: 53-63.
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G. & Willmer P. (2003): Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities? - *Ecology* 84 (10): 2628-2642.
- Potts, S.G., Petanodou, T., Roberts, S., O'Toole, C., Hulbert, A. & Willmer P. (2006): Plant-pollinator biodiversity and pollination services in a complex Mediterranean landscape. - *Biological Conservation* 129: 519-529.
- Pöyry, J., Lindgren, S., Salminen, J. & Kuussaari, M. (2004): Restoration of butterfly and moth communities in semi-natural grasslands by cattle grazing. - *Ecological Applications* 14 (6): 1656-1670.
- Pywell, R.F., Warman, E.A., Carvell, C., Sparks, T.H., Dicks, L.V., Bennett, D., Wright, A., Critchley, C.N.R. & Sherwood, A. (2005): Providing foraging resources for bumblebees in intensively farmed landscapes. - *Biological Conservation* 121: 479-494.
- Roubik D.W. (2001): Ups and downs in pollinator populations: when is there a decline? - *Conservation Ecology* 5.
- Saure, C. (1992): Die Stechimmenfauna der Binnendüne Baumberge in Berlin-Heiligensee im Vergleich mit anderen Trockengebieten in Berlin und Umgebung (Insecta: Hymenoptera Aculeata). - *Berliner Naturschutzblätter* 36 (1): 38-57.
- Schär, C., Vidale P.L., Lüthi, D., Frei, C., Häberli, C. Liniger, M.A. & Appenzeller C. (2004): The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. - *Nature* 427: 332-336.

- Schmid-Egger C. (1994): Die Eignung von Stechimmen (Hymenoptera, Aculeata) zur naturschutzfachlichen Bewertung am Beispiel der Weinberglandschaft im Enztal und im Stromberg (nordwestliches Baden-Württemberg). - Dissertation Universität Hohenheim.
- Schmid-Egger, C., Risch S. & Niehuis O. (1995): Die Wildbienen und Wespen in Rheinland-Pfalz (Hymenoptera, Aculeata). Verbreitung, Ökologie und Gefährdungssituation. - Fauna Flora Rheinland-Pfalz, Beiheft 16. 296 S.
- Steffan-Dewenter, I. & Tscharnkte T. (1997): Early succession of butterfly and plant communities on set-aside fields. - *Oecologia* 109: 294-302.
- Steffan-Dewenter, I. & Tscharnkte T. (1999): Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. - *Oecologia* 121: 432-440.
- Steffan-Dewenter, I. & Tscharnkte T. (2001): Succession of bee communities on fallows. - *Ecography* 24: 83-93.
- Ter Braak, C.J.F. (1986): Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. - *Ecology* 67: 1167-1179.
- Tepedino, V.J. & Stanton, N.L. (1981): Diversity and competition in bee-plant communities on short-grass prairie. - *Oikos* 36: 35-44.
- Tscharnkte, T. (1998): Populationsdynamik in der Agrarlandschaft: Wechselwirkungen zwischen Lebensrauminselekt. - *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz* 56: 121-146.
- Tscharnkte, T. & Brandl, R. (2004): Plant-insect interactions in fragmented landscapes. - *Annu. Rev. Entomol.* 49: 405-430.
- Viana, B.F. & Kleinert A.M.P. (2006): Structure of bee-flower system in the coastal sand dune of Abaeté, north eastern Brazil. - *Revista Brasileira de Entomologia* 50(1): 53-63.
- Wesslering, J. (1996): Habitatwahl und Ausbreitungsverhalten von Stechimmen (Hymenoptera: Aculeata) in Sandgebieten unterschiedlicher Sukzessionsstadien. - Dissertation, Cuvillier, Göttingen, 121 S.
- Westrich, P. (1989): Die Wildbienen Baden-Württembergs. - Ulmer, Stuttgart, Band 2, 972 S.
- Westrich, P. & Dathe, H.H. (1997): Die Bienenarten Deutschlands (Hymenoptera, Apidae). Ein aktualisiertes Verzeichnis mit kritischen Anmerkungen. - *Mitteilungen des Entomologischen Vereins Stuttgart* 32: 3-34.
- Westrich, P., Schwenninger, H.R., Herrmann, M., Klatt, M., Klemm, M., Prosi, R. & Schanowski, A. (2000): Rote Liste der Bienen Baden-Württembergs - Im Internet unter: www.xfaweb.baden-wuerttemberg.de/nafaweb/print/pas04.pdf
- Williams, N.M., Minckley, R. L. & Silveira, F.A. (2001): Variation in native bee faunas and its implications for detecting community changes. - *Conservation Ecology* 5: Online <http://www.ecologyandsociety.org/vol5/iss1/art7/>.

Kapitel 4

Pollen als Ressource von Wildbienen (Hymenoptera, Apoidea excl. *Bombus*) in Sand-Ökosystemen

Einführung

Wildbienen (Hymenoptera, Apoidea) besitzen eine besondere Bedeutung für die Erhaltung von Ökosystemprozessen wie der Bestäubung und damit verbunden der Erhaltung vieler Wild- und Kulturpflanzen (Corbet et al. 1991, Batra 1995, Kevan 1999, Kratochwil 2003). Verschiedene Ursachen wie Habitatfragmentierung, Intensivierung der Landwirtschaft verbunden mit dem Einsatz von Pestiziden und die Änderung der Landnutzung tragen zur Gefährdung und zum Rückgang der Wildbienen Diversität bei (Buchmann & Nabhan 1996, Kearns et al. 1998).

Für die thermobionten Wildbienen bieten die Sand-Ökosysteme der Oberrheinebene ein vielfältiges Angebot an Nahrungsressourcen und Nistplatzmöglichkeiten. Die verschiedenen Pflanzenarten stellen die Ressourcen für die Wildbienen in Form von Nektar- und Pollenquellen z.B. zum eigenen Nahrungserwerb (Nektar: Männchen und Weibchen) oder auch zum Sammeln von Larvenproviant (Pollen: nur Weibchen) dar (Westrich 1989). Die einzelnen Wildbienenarten können aufgrund ihrer unterschiedlichen Spezialisierung auf bestimmte pflanzliche Taxa charakterisiert werden: stenanth (oligolektische) Arten sind auf bestimmte Pflanzenarten, -gattungen oder auch -familien spezialisiert, wohingegen euryanth (polylektische) Arten keine eindeutigen Präferenzen zeigen (Kratochwil 1984, Westrich 1989). Der Blütenbesuch dient allerdings nicht nur dem Pollen- bzw. Nektarerwerb, sondern kann weitere Funktionen besitzen wie z.B. Partnerfindung und „Rendezvous-Platz“, Übernachtungsmöglichkeit, Gewinnung von Nistmaterial (z.B. bei verschiedenen *Osmia*- oder *Megachile*-Arten) oder Schutz bei schlechtem Wetter (Westrich 1989).

Ein Großteil der Untersuchungen über die Ressourcennutzung beschäftigt sich mit den Beobachtungen von Hummeln (Carvell et al. 2004, Goulson et al. 2005, Pywell et al. 2005) bzw. anderen Bestäubergruppen (wie z.B. Diptera, Lepidoptera) beim Blütenbesuch (u.a. Nakano & Washitani 2003, Larson et al. 2006). Die tatsächliche Ressourcennutzung von Wildbienen ist nur mit Hilfe der Pollenanalyse zweifelsfrei zu klären (siehe auch Sipes & Tepedino 2005); diese Methode wurde jedoch bisher nur in wenigen blütenökologischen Untersuchungen verwendet (Kohl 1989, Westrich & Schmidt 1987, Carvell et al. 2006) oder bezieht sich auf die Analyse der Pollen von einzelnen Wildbienenarten (Marquez et al. 1994, Quiroz-Garcia et al. 2001, Williams & Tepedino 2003, O'Neill et al. 2004, Kraemer & Favi 2005) bzw. von *Apis mellifera* (Diaz-Losada et al. 1998, Pilar de-Sá-Otero et al. 2005). Lediglich von Forup & Memmott (2005) wurden im Rahmen der Untersuchung von Pflanze-Bestäuber-Interaktionen in Restitutionsgebieten sogenannte „pollen transport webs“ auf der Gemeinschaftsebene analysiert.

Obwohl mittlerweile über den Aktionsradius von Hummeln beim Pollen- und Nektarsammeln mehrere Untersuchungen vorliegen (Dramstadt 1996, Osborne et al. 1999, Walther-Hellwig & Frankl 2000, Chapman et al. 2003, Kreyer et al. 2004, Knight et al. 2005, Westphal et al. 2006a), ist der Aktionsradius vieler Wildbienenarten noch immer unbekannt. Über sogenannte Translokationsversuche wurde das „Heimfindevermögen“ verschiedener Wildbienenarten untersucht (Wesslering 1996, Goulson & Stout 2001, Celary 2002, Gathmann & Tscharrntke 2002). Die Pollenanalyse wurde bisher nicht zur Ermittlung von Aktionsradien eingesetzt. Für die Koordination von Naturschutzmaßnahmen der stark bedrohten und fragmentierten Sand-Ökosysteme (Zehm et al. 2002) verbunden mit dem Vorkommen von seltenen oder ebenfalls gefährdeten Wildbienenarten werden grundlegende Erkenntnisse über die Bedeutung der Nahrungsressourcen benötigt (siehe auch Allen-Wardell et al. 1998).

Das Ziel dieser Arbeit liegt in der Analyse von Pollenproben der Wildbienen in Sand-Ökosystemen, um festzustellen, ob aufgrund der Beobachtung eines Blütenbesuches Rückschlüsse auf die tatsächliche Ressourcennutzung von Wildbienen gezogen werden können.

Dabei stehen die folgenden Fragestellungen im Vordergrund:

- Welche Pollen stehen den Wildbienen in den Sand-Ökosystemen zur Verfügung?
- Welche Blütenressourcen können in den Pollenproben nachgewiesen werden?
- Welche Überschneidungen finden sich zwischen beobachteter und tatsächlicher Pollennutzung von Wildbienen?
- Lassen sich über die Pollenanalyse Rückschlüsse auf die Aktionsradien von Wildbienen ziehen?

Material und Methoden

Untersuchungsgebiet

Für die Untersuchungen zur Ressourcennutzung wurden Pollenproben verschiedener Wildbienenarten aus den folgenden Sandgebieten im Raum Darmstadt bearbeitet: Naturschutz- und FFH-Gebiet „Ehemaliger August-Euler-Flugplatz“ (Darmstadt), Naturschutz- und FFH-Gebiet „Griesheimer Düne und Eichwäldchen“ (Griesheim), FFH-Gebiet „Rotböhl“ (Weiterstadt) sowie zwei isolierte Flächen im Griesheimer Sand (Fragmentfläche am Streitgewann und Fragmentfläche Wald).

Die Witterungsbedingungen im Untersuchungszeitraum (mittlere Temperaturen von 10,7 °C und 11,0 °C, Jahresniederschläge von 556 mm bzw. 524 mm und einer mittleren jährlichen Sonnenscheindauer von 1632 Stunden bzw. 1770 Stunden; Mittelwerte der Jahre 2004 und 2005; Daten vom Flughafen Frankfurt, Internet) zeigen keine wesentlichen Unterschiede zwischen den beiden Untersuchungsjahren 2004 und 2005.

Erfassung von Wildbienen und Blütenressourcen

Als Grundlage der Wildbienenenerfassung einschließlich ihrer Nahrungsressourcen diente ein rasterbezogenes Netz von Untersuchungsflächen (einer Größe von je 200 m²), welche in einem Radius von 8 m² bearbeitet wurden (detaillierte Angaben zum Untersuchungsgebiet siehe Zehm & Zimmermann 2004).

Die Aufnahme der blühphänologischen Phasen der entomophilen blühenden Pflanzenarten wurde wöchentlich nach der Methode von Kratochwil (1984) durchgeführt. Die Erfassung der Wildbienen erfolgte je nach Wetterlage 1-2 mal pro Woche für 15 Minuten bei ähnlichen Bedingungen (sonnig, wenig Wind, Temperaturen ab ca. 12 °C) per Kescherfang an allen blühenden Pflanzenarten einer Untersuchungsfläche, wobei nicht zwischen Pollen bzw. Nektar sammeln unterschieden wurde. Die eindeutig im Feld ansprechbaren Arten, zu denen *Dasypoda hirtipes*, *Andrena carbonaria* agg., *Nomioides minutissimus* und *Tetralonia macroglossa* zählen, wurden durch Belegtiere dokumentiert und daraufhin lediglich protokolliert bzw. die Pollenladungen entfernt, da viele Tiere nach einiger Zeit beginnen, ihren Pollen abzustreifen oder einen Teil des Pollens verlieren. Alle anderen Bienenarten wurden zur späteren Determination durch Kälte (-20 °C) abgetötet. Für alle gefangenen bzw. protokollierten Wildbienen (Observationsmethode) sowie die untersuchten Pollenproben liegen die folgenden Informationen vor: Wildbienenart, Fangdatum, Blütenressource, Fundort und Rasterfläche. Da die Ressourcennutzung der Hummeln nicht im Fokus dieser Untersuchung stand, wurde die Gattung *Bombus* in der Pollenanalyse nicht bearbeitet. Die Klassifizierung von Sandleitarten unter den Bienen wurde mit Hilfe verschiedener Literaturangaben durchgeführt (Westrich 1989, Saure 1992, Krüss 1994, Schmid-Egger et al. 1995) und bezieht sich nur auf die regional in den Sandgebieten vorgefundenen Arten.

Pollenanalyse

Insgesamt wurden 558 Pollenproben von 57 Wildbienenarten auf ihre Zusammensetzung analysiert, die aufgrund ihrer quantitativen Verfügbarkeit ausgewählt wurden. 288 Proben stammen aus den Gebieten „Ehemaliger August-Euler-Flugplatz“ und „Griesheimer Düne“, während 187 Proben vom „Rotbühl“ und 83 Proben von den beiden Flächen „Am Streitgewann“ bzw. „Wald“ untersucht werden konnten.

Zur Aufbereitung wurden die Pollenproben zur Homogenisierung in einigen Tropfen destilliertem Wasser gelöst, auf einen Objektträger übertragen und mit Glyceringelatine eingedeckt. Zusätzlich wurde von jeder Probe ein zweites Präparat mit fuchsin-gefärbter Glyceringelatine hergestellt, welche einige Pollenmerkmale besser sichtbar werden lässt. Zur Bestimmung wurde zusätzlich ein Pollenherbar angelegt, welches die wichtigsten entomophilen Pflanzenarten der Untersuchungsgebiete abbildet. Dazu wurden die Blüten bzw. Blütenstände auf ein Uhrglasschälchen aufgebracht, zum Entfetten des Pollens mit einigen Tropfen Ether überschichtet und nach dem Verdunsten ebenfalls mit gefärbter und ungefärbter Glyceringelatine eingedeckt (Methode nach Horn, Landesanstalt für Bienenkunde, Universität Stuttgart-Hohenheim, mündlich).

Pollendetermination

Die Pollendetermination erfolgte lichtmikroskopisch mit grundlegender Bestimmungsliteratur (Zander 1935, Moore & Web 1978, Sawyer 1981) sowie mit Hilfe des erstellten Pollenherbars. Die genaue Bestimmung einiger Pollen bis zur Artebene war möglich, da zu jeder Pollenprobe der genaue Fundort, die besuchte Blütenressource sowie das Fangdatum bekannt sind und sich ähnliche Pollentypen aufgrund verschiedener Blühzeitpunkte im Jahr unterscheiden lassen (siehe Tabelle 4.1). Bei blühphänologischen Überschneidungen oder Unsicherheiten aufgrund des Vorkommens von Arten, deren Pollen sich nicht unterscheiden lassen, wurden die Pollen den jeweiligen „Typen“ zugeordnet (wie z.B. *Crepis capillaris*, *Hypochaeris radicata* und *Hieracium pilosella*, die zum *Taraxacum*-Typ gezählt werden).

Tab. 4.1: Differenzierte Pollentypen aus den Untersuchungsgebieten „Ehemaliger August-Euler-Flugplatz“, „Griesheimer Düne“, „Rotböhl“, Fläche „Am Streitgewann“ und „Wald“ im Zeitraum von 2004 - 2005.

| Familie | Differenzierte Pollentypen | im Gebiet vorkommende Arten |
|---------------------|-----------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------|
| Aceraceae | <i>Acer spec.</i> | |
| Asteraceae | <i>Centaurea cyanus</i> | |
| | <i>Centaurea stoebe</i> | |
| | <i>Achillea</i> -Typ | <i>Achillea millefolium</i> , <i>Tanacetum vulgare</i> |
| | <i>Senecio</i> -Typ | <i>Helichrysum arenarium</i> , <i>Senecio jacobaea</i> <i>Senecio vernalis</i> |
| | <i>Helichrysum arenarium</i> | |
| | <i>Senecio jacobaea</i> | |
| | <i>Senecio vernalis</i> | |
| | <i>Taraxacum</i> -Typ | <i>Crepis capillaris</i> , <i>Hieracium pilosella</i> , <i>Hypochaeris radicata</i> |
| | <i>Crepis capillaris</i> | |
| | <i>Hieracium pilosella</i> | |
| | <i>Hypochaeris radicata</i> | |
| | <i>Serratula</i> -Typ | <i>Carduus nutans</i> , <i>Cirsium arvense</i> |
| | <i>Carduus nutans</i> | |
| | <i>Cirsium arvense</i> | |
| Boraginaceae | <i>Echium vulgare</i> | |

| Familie | Differenzierte Pollentypen | im Gebiet vorkommende Arten |
|-------------------------|----------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Brassicaceae | Senf-Gruppe | <i>Diplotaxis tenuifolia</i> , <i>Sinapis arvensis</i> |
| | Raps-Gruppe | <i>Berteroa incana</i> , <i>Sisymbrium altissimum</i> , <i>Sinapis alba</i> , <i>Brassica napus</i> ssp. <i>oleifera</i> |
| | <i>Berteroa incana</i> | |
| | <i>Sisymbrium altissimum</i> | |
| Caesalpiniaceae | <i>Gleditsia triacanthos</i> | |
| Campanulaceae | <i>Campanula rapunculus</i> | |
| | <i>Jasione montana</i> | |
| Caryophyllaceae | Caryophyllaceae-Typ | <i>Silene otites</i> , <i>Silene conica</i> , <i>Silene latifolia</i> , <i>Cerastium arvense</i> , <i>Cerastium semidecandrum</i> , <i>Arenaria serpyllifolia</i> , <i>Petroraghia prolifera</i> , <i>Dianthus carthusianorum</i> |
| | <i>Cerastium arvense</i> | |
| Chenopodiaceae | Chenopodiaceae-Typ | <i>Salsola kali</i> , <i>Chenopodium album</i> |
| Cistaceae | <i>Helianthemum nummularium</i> | |
| Convolvulaceae | <i>Convolvulus arvensis</i> | |
| Crassulaceae | <i>Sedum acre</i> | |
| Cucurbitaceae | <i>Bryonia</i> spec. | |
| Euphorbiaceae | <i>Euphorbia cyparissias</i> | |
| Fabacea | <i>Ononis repens</i> | |
| | <i>Coronilla varia</i> | |
| | <i>Medicago falcata</i> | |
| | <i>Medicago minima</i> | |
| | Trifolium-Typ | <i>Trifolium arvense</i> , <i>Trifolium repens</i> , <i>Trifolium pratense</i> , <i>Trifolium campestre</i> |
| | <i>Trifolium arvense</i> | |
| | Vicia-Typ | <i>Vicia villosa</i> , <i>Vicia lathyroides</i> |
| | <i>Vicia villosa</i> | |
| | Robinia-Typ | <i>Robinia pseudoacacia</i> , <i>Medicago minima</i> , <i>Medicago falcata</i> |
| Fagaceae | <i>Quercus robur</i> | |
| Geraniaceae | <i>Erodium cicutarium</i> | |
| | <i>Geranium molle</i> | |
| Hippocactanaceae | <i>Aesculus hippocastaneum</i> | |
| Hydrophyllaceae | <i>Phacelia tanacetifolia</i> | |
| Hypericaceae | <i>Hypericum perforatum</i> | |
| Lamiaceae | <i>Thymus pulegioides</i> | |
| Liliaceae | Allium-Typ | <i>Allium sphaerocephalon</i> |
| | Asparagus-Typ | <i>Asparagus officinalis</i> |
| Malvaceae | <i>Malva alcea</i> | |
| Oleaceae | <i>Ligustrum vulgare</i> | |
| Oenotheraceae | <i>Oenothera biennis</i> | |
| Papaveraceae | Papaver-Typ | <i>Papaver rhoeas</i> , <i>Papaver dubium</i> |
| Pinaceae | <i>Pinus sylvestris</i> | |
| Plumbaginaceae | <i>Armeria maritima</i> ssp. <i>elongata</i> | |
| Poaceae | Poaceae-Typ | Gattungen: <i>Cynodon</i> , <i>Setaria</i> , <i>Vulpia</i> , <i>Festuca</i> , <i>Lolium</i> , <i>Elymus</i> , <i>Arrhenatherum</i> , <i>Avena</i> , <i>Bromus</i> , <i>Phleum</i> , <i>Koeleria</i> , <i>Stipa</i> , <i>Holcus</i> , <i>Calamagrostis</i> , <i>Apera</i> , <i>Agrostis</i> , <i>Poa</i> , <i>Corynephorus</i> |

| Familie | Differenzierte Pollentypen | im Gebiet vorkommende Arten |
|-------------------------|-------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Polygonaceae | <i>Rumex</i> -Typ | <i>Rumex acetosella</i> , <i>Rumex thyrsiflorus</i> |
| Rhamnaceae | <i>Rhamnus frangula</i> | |
| Rosaceae | Prunoideae-Typ | Steinobst: u.a. <i>Prunus domestica</i> , <i>Crataegus laevigata</i> , <i>Prunus persica</i> |
| | Pomoideae-Typ | Kernobst: u.a. <i>Prunus spinosa</i> , <i>Crataegus monogyna</i> , <i>Pirus communis</i> , <i>Prunus avium</i> |
| | <i>Rubus</i> -Typ | <i>Rubus fruticosus</i> agg., <i>Rubus caesius</i> |
| | <i>Potentilla tabernaemontani</i> | |
| | <i>Potentilla argentea</i> | |
| | <i>Rosa</i> spec. <i>Fragaria</i> cultivar/ <i>vesca</i> | |
| Scrophulariaceae | <i>Verbascum phlomoides</i> | |
| Tiliaceae | <i>Tilia</i> -Typ | <i>Tilia cordata</i> , <i>Tilia platyphyllos</i> |

Auswertung Pollenanalyse

Der Prozentanteil jedes Pollentyps an der Gesamtpollenprobe wurde geschätzt, wobei diejenigen Arten, welche mit weniger als 1 % in der Pollenladung vertreten waren, von der weiteren Analyse ausgeschlossen wurden, da diese entweder als Hinweise auf Nektarbesuche interpretiert oder als Kontaminierung z.B. über den Kescher eingestuft werden (Westrich & Schmidt 1986, Forup & Memmott 2005). Die Schätzung des Anteils der jeweiligen Pollentypen an der Gesamtpollenprobe erfolgte in Prozent (siehe Kohl 1988). Als Hauptpollenquellen werden diejenigen Pflanzenarten angesehen, deren Pollentypen mindestens 30 % einer Pollenprobe ausmachen, als Nebenpollenquellen gelten solche mit weniger als 30 % einer Probe.

Die Analyse des Aktionsradius war durch das Vorkommen von „seltenen“ Pollen möglich, die sich in der Umgebung lokalisieren ließen (*Tilia cordata*, *Gleditsia triacanthos*, *Aesculus hippocastaneum*, *Fragaria* cultivar/*vesca*). Die Angaben zu den Distanzen zwischen den Untersuchungsflächen und diesen Pflanzenarten beziehen sich auf die direkte Mindestentfernung („Luftlinie“).

Datenanalyse

Die Analyse der blühphänologischen Phasen erfolgte exemplarisch auf der Basis von 45 Untersuchungsflächen in den Gebieten „Ehemaliger August-Euler-Flugplatz“ (n = 36) und „Griesheimer Düne und Eichwäldchen“ (n=9) mit den Daten aus den Jahren 2004 und 2005, da in beiden Gebieten alle Sukzessionsstadien der Sand-Pflanzengesellschaften vertreten sind, welche auch in den anderen Sandgebieten vorkommen.

Der direkte Vergleich der Ressourcennutzung zwischen beobachtetem Blütenbesuch (Observationsmethode) und der Pollenanalyse bezieht sich nur auf die Wildbienenarten und -individuen, von denen Pollenproben vorliegen.

Ergebnisse

Blühphänologie und Pollenverfügbarkeit der entomophilen Pflanzenarten

Die blühphänologischen Phasen der entomophilen Pflanzenarten in den Sandgebieten lassen sich in Abbildung 4.1 nachvollziehen. Der größte Anteil der untersuchten Pflanzenarten kommt in den Monaten Juni, Juli und August zur Blüte, während Ende April bzw. Anfang Mai lediglich *Cerastium arvense*, *Erodium cicutarium*, *Euphorbia cyparissias*, *Potentilla tabernaemontani* und *Senecio vernalis* ihre höchsten Blütendichten erreichen.

Im Zeitraum von Mitte Mai bis Mitte Juni (Frühsommer) sind die folgenden Arten mit hohen Blütenzahlen vertreten: *Armeria maritima* ssp. *elongata*, *Campanula rapunculus*, *Echium vulgare*, *Geranium molle*, *Hieracium pilosella*, *Medicago minima*, *Sisymbrium altissimum*, *Trifolium campestre* und *Vicia angustifolia*. Alle anderen Arten wie *Berteroa incana*, *Carduus nutans*, *Centaurea stoebe*, *Crepis capillaris*, *Helichrysum arenarium*, *Malva alcea*, *Medicago falcata*, *Ononis repens* und *Senecio jacobaea* stehen zwar im ganzen Verlauf von Sommer und Spätsommer als Ressourcen zur Verfügung, erreichen aber von Mitte bis Ende Juli die Hochphasen ihrer Blütendichte.

Für die meisten Arten zeigt sich hinsichtlich ihres Blühbeginns nur geringe Unterschiede zwischen den Jahren, lediglich *Berteroa incana* und *Crepis capillaris* beginnen 2005 deutlich später zu blühen. Für *Armeria maritima* ssp. *elongata*, *Carduus nutans*, *Diploaxis tenuifolia*, *Helichrysum arenarium*, *Hypochaeris radicata*, *Potentilla argentea*, *Salsola kali* und *Senecio jacobaea* lassen sich jedoch hinsichtlich ihrer Blütenhochphasen deutliche Jahresunterschiede nachweisen. Die Blühdauer der meisten Pflanzenarten ähnelt sich in beiden Jahren; lediglich *Convolvulus arvensis*, *Crepis capillaris*, *Euphorbia cyparissias*, *Geranium molle* und *Trifolium campestre* unterscheiden sich deutlich.

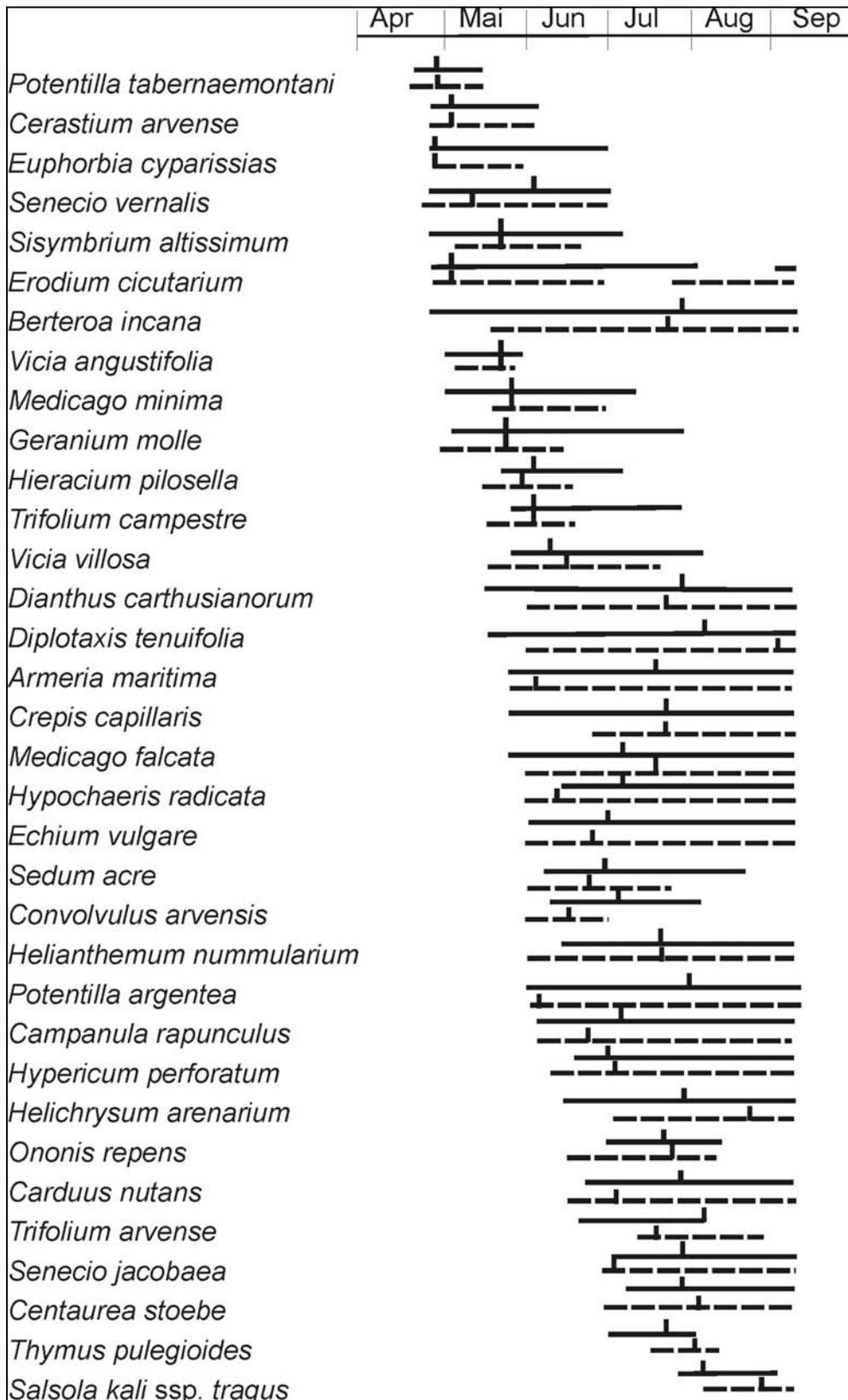


Abb. 4.1: Blühphänologie-Phasen der entomophilen Pflanzenarten („Ehemaliger August-Euler-Flugplatz“ und Griesheimer Düne) in den Jahren 2004 und 2005. Durchgezogene Linien: 2004; gestrichelte Linien: 2005; vertikale Markierung: Höhepunkt der Blühphase.

Pollenanalyse: Verteilung der Pollenproben auf Wildbienen- und Pflanzenarten

Die pollenanalytischen Auswertungen zeigen, dass der größte Anteil der auf ihre Pollennutzung ausgewerteten Wildbienenarten deutlich mehr Blütenressourcen nutzen, als durch die Observationsmethode in den untersuchten Vegetationstypen feststellbar ist (Tab. 4.2).

Tab. 4.2: Pollenanalytische Auswertungen für alle Wildbienenarten, von denen mehr als 5 Pollenproben vorliegen. * = Sandleitart. SE = Standardfehler.

| | Anzahl Pollenproben | Absolute Anzahl gefundener Pollentypen pro Art | Anzahl besuchter Blütenressourcen nach Observations- methode | mittlere Anzahl gefundene Pollentypen pro Pollenprobe | SE |
|---------------------------------|------------------------|------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------|-----|
| <i>Andrena bimaculata</i> * | 12 | 5 | 2 | 1,7 | 0,2 |
| <i>Andrena carbonaria</i> * | 83 | 15 | 4 | 1,8 | 0,1 |
| <i>Andrena dorsata</i> | 21 | 16 | 1 | 2,0 | 0,2 |
| <i>Andrena flavipes</i> | 49 | 24 | 10 | 3,1 | 0,2 |
| <i>Andrena ovatula</i> | 20 | 5 | 6 | 1,3 | 0,1 |
| <i>Colletes fodiens</i> * | 7 | 2 | 2 | 1,3 | 0,2 |
| <i>Colletes similis</i> | 6 | 2 | 1 | 1,2 | 0,2 |
| <i>Dasypoda hirtipes</i> * | 26 | 4 | 3 | 1,3 | 0,1 |
| <i>Halictus confusus</i> * | 7 | 7 | 3 | 1,7 | 0,3 |
| <i>Halictus leucaheneus</i> * | 30 | 16 | 6 | 2,0 | 0,1 |
| <i>Halictus sexcinctus</i> | 21 | 12 | 4 | 2,1 | 0,2 |
| <i>Halictus smaragdulus</i> | 16 | 17 | 9 | 2,2 | 0,2 |
| <i>Halictus subauratus</i> | 8 | 12 | 5 | 2,5 | 0,3 |
| <i>Lasioglossum albipes</i> | 16 | 13 | 6 | 1,9 | 0,3 |
| <i>Lasioglossum calceatum</i> | 30 | 22 | 11 | 2,0 | 0,2 |
| <i>Lasioglossum fulvicorne</i> | 6 | 8 | 5 | 1,5 | 0,3 |
| <i>Lasioglossum leucozonium</i> | 52 | 17 | 11 | 1,5 | 0,1 |
| <i>Lasioglossum morio</i> | 6 | 7 | 5 | 2,0 | 0,3 |
| <i>Lasioglossum pauxillum</i> | 35 | 2 | 3 | 1,0 | 0,0 |
| <i>Lasioglossum villosum</i> | 7 | 1 | 1 | 1,0 | 0,0 |
| <i>Megachile maritima</i> * | 11 | 10 | 4 | 2,1 | 0,3 |
| <i>Melitta leporina</i> | 15 | 5 | 3 | 1,4 | 0,1 |

Die höchste Anzahl an verschiedenen Pollentypen wurde für *Andrena flavipes* festgestellt (24 Pollentypen), gefolgt von *Lasioglossum calceatum* (22 Pollentypen), *Lasioglossum leucozonium* und *Halictus smaragdulus* (je 17 Pollentypen), welche auch nach der Observationsmethode die meisten Blütenressourcen genutzt haben. Für einige Wildbienenarten, welche nur an wenigen Blütenressourcen festgestellt wurden (wie z.B. *Colletes fodiens*, *Dasypoda hirtipes* oder *Lasioglossum villosum*), konnten auch mit der Pollenanalyse nur wenig mehr Pollentypen nachgewiesen werden, während *Andrena dorsata* ein deutlich größeres Spektrum an Blüten nutzt.

Die Werte der mittleren Pollenzahlen pro Pollenladung liegen zwischen 1,0 (*Lasioglossum pauxillum*, *Lasioglossum villosum*) und 3,1 (*Andrena flavipes*). Die meisten Sandleitarten finden sich im mittleren Bereich wie u.a. *Andrena carbonaria* agg. (1,8), *Halictus leucaheneus* (2,0), *Andrena bimaculata* (1,7) oder *Dasypoda hirtipes* (1,3).

Der Anteil an Wildbienenarten und -individuen, der beim Blütenbesuch einer Pflanzenart festgestellt wurde und diese Blüten auch tatsächlich als (Haupt-)Pollenquelle genutzt hat, lässt sich der Tabelle 4.3 entnehmen.

In dieser Überprüfung der an den Pflanzenarten beim Blütenbesuch beobachteten Wildbienenarten und -individuen und dem Nachweis der Pollen der jeweiligen Pflanzenarten durch die Pollenanalyse lassen sich von 35 Pflanzenarten insgesamt 9 Pflanzenarten (26 %) in einigen Pollenproben nur bis zur Typus-Ebene differenzieren (siehe Tab. 4.3, Spalte 2: *Cerastium arvense* – Caryophyllaceae-Typ, *Crepis capillaris* – *Taraxacum*-Typ, *Hieracium pilosella* – *Taraxacum*-Typ, *Hypochaeris radicata* – *Taraxacum*-Typ, *Medicago falcata* – *Medicago spec.*, *Senecio jacobaea* – *Senecio*-Typ, *Sisymbrium altissimum* – Raps-Gruppe, *Trifolium arvense* – *Trifolium*-Typ, *Vicia angustifolia* – *Vicia*-Typ), während der Pollen von 4 Pflanzenarten nicht nachgewiesen werden konnte (*Alyssum alyssoides*, *Dianthus carthusianorum*, *Oenothera biennis*, *Tragopogon dubius*).

Zu den Pflanzenarten, deren Pollen von allen beobachteten Wildbienenarten auch nach den Ergebnissen der Pollenanalyse tatsächlich zu 100 % genutzt wurden, zählen u.a. auch mehrere Rote Liste-Arten wie *Armeria maritima*, *Helichrysum arenarium* und *Jasione montana*. Bei wichtigen entomophilen Blütenressourcen, welche mit größeren Blütendichten in den Sandgebieten auftreten (wie *Berteroa incana*, *Ononis repens*, *Potentilla argentea*, *Sisymbrium altissimum* und *Vicia villosa*), hat die Pollenanalyse eine tatsächliche Ressourcennutzung nachgewiesen, die für die festgestellten Wildbienenarten zwischen 83 und 100 % und für die Wildbienenindividuen zwischen 84 und 100 % liegt (Tabelle 4.3), während sich für *Crepis capillaris* der Prozentanteil des nachgewiesenen Pollens auf der Artebene bei 60 bzw. 51 % befindet, da die restlichen Pollenanteile nur dem *Taraxacum*-Typ zugewiesen werden konnten und somit noch *Hypochaeris radicata* und *Hieracium pilosella* als potentielle Pollenquellen in Frage kommen. Der Pollen von *Centaurea stoebe* besuchenden Wildbienen ließ sich nur bei 68 % der Arten und 65 % der Individuen feststellen.

Tab. 4.3: Nachweis des Blütenbesuchs der Wildbienenarten und -individuen mit der Pollenanalyse. Die Angabe der ermittelten Arten- und Individuenzahlen zur Pollenanalyse sind z.T. durch Querstrich getrennt, da die Differenzierung bis zum Art-Niveau bei einigen Pollentypen nicht möglich war: „vor dem Querstrich“: Anzahl Wildbienenarten bzw. -individuen, in deren Pollenladungen die jeweilige Pflanzenart bis zur Artebene bestimmt werden konnte UND „nach Querstrich“: Anzahl Wildbienenarten bzw. individuen, in deren Pollenladungen die jeweilige Pflanzenart nur bis zum Typus bestimmt werden konnte (siehe auch Tab. 4.1). Dargestellt sind alle Pflanzenarten, an denen die Wildbienenarten mit Pollenproben nachgewiesen wurden. Abkürzungen: A. = Arten, I. = Individuen.

| Pflanzenarten | Typus-Nachweis in der Pollenanalyse | Blütenbesuch | | Pollenanalyse | | | |
|-----------------------------------|----------------------------------------|--------------|-----|---------------|-------|--------|--------|
| | | A. | I. | A. | I. | A. [%] | I. [%] |
| <i>Alyssum alyssoides</i> | | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Armeria maritima</i> | | 1 | 1 | 1 | 1 | 100 | 100 |
| <i>Berteroa incana</i> | | 14 | 108 | 13 | 103 | 93 | 95 |
| <i>Campanula rapunculus</i> | | 3 | 10 | 3 | 10 | 100 | 100 |
| <i>Carduus nutans</i> | | 2 | 11 | 2 | 9 | 100 | 82 |
| <i>Centaurea stoebe</i> | | 19 | 75 | 13 | 49 | 68 | 65 |
| <i>Cerastium arvense</i> | Caryophyllaceae-Typ | 4 | 6 | 0/3 | 0/5 | 0/75 | 0/83 |
| <i>Convolvulus arvensis</i> | | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Crepis capillaris</i> | Taraxacum-Typ | 10 | 65 | 6/4 | 33/27 | 60/40 | 51/42 |
| <i>Dianthus carthusianorum</i> | | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Echium vulgare</i> | | 4 | 4 | 4 | 4 | 100 | 100 |
| <i>Erodium cicutarium</i> | | 4 | 8 | 1 | 2 | 25 | 25 |
| <i>Euphorbia cyparissias</i> | | 4 | 5 | 3 | 4 | 75 | 80 |
| <i>Geranium molle</i> | | 3 | 5 | 2 | 3 | 67 | 60 |
| <i>Helichrysum arenarium</i> | | 3 | 13 | 3 | 13 | 100 | 100 |
| <i>Hieracium pilosella</i> | Taraxacum-Typ | 6 | 59 | 6 | 54/4 | 100 | 92/7 |
| <i>Hypochaeris radicata</i> | Taraxacum-Typ | 5 | 21 | 2/3 | 4/15 | 40/60 | 19/71 |
| <i>Jasione montana</i> | | 2 | 2 | 2 | 2 | 100 | 100 |
| <i>Malva alcea</i> | | 2 | 5 | 1 | 4 | 50 | 80 |
| <i>Medicago falcata</i> | Medicago spec. | 6 | 22 | 6 | 20/1 | 100 | 91/5 |
| <i>Medicago minima</i> | | 2 | 3 | 1 | 1 | 50 | 33 |
| <i>Oenothera biennis</i> | | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Ononis repens</i> | | 5 | 19 | 5 | 18 | 100 | 95 |
| <i>Potentilla argentea</i> | | 6 | 26 | 5 | 25 | 83 | 96 |
| <i>Potentilla tabernaemontani</i> | | 3 | 4 | 3 | 4 | 100 | 100 |
| <i>Sedum acre</i> | | 3 | 3 | 2 | 2 | 67 | 67 |
| <i>Senecio jacobaea</i> | Senecio-Typ | 4 | 4 | 1/3 | 1/3 | 25/75 | 25/75 |
| <i>Senecio vernalis</i> | | 6 | 10 | 5 | 9 | 83 | 90 |
| <i>Silene conica</i> | | 2 | 2 | 1 | 1 | 50 | 50 |
| <i>Sisymbrium altissimum</i> | Raps-Gruppe | 11 | 44 | 10 | 37/3 | 91 | 84/7 |
| <i>Tragopogon dubius</i> | | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Trifolium arvense</i> | Trifolium-Typ | 4 | 6 | 2/2 | 3/3 | 50/50 | 50/50 |
| <i>Verbascum phlomoides</i> | | 1 | 1 | 1 | 1 | 100 | 100 |
| <i>Vicia angustifolia</i> | Vicia-Typ | 2 | 2 | 0/1 | 0/1 | 0/50 | 0/50 |
| <i>Vicia villosa</i> | | 3 | 8 | 3 | 8 | 100 | 100 |

Ressourcenpräferenzen ausgewählter Wildbienenarten im Vergleich zwischen Blütenbesuch und Pollenanalyse

Für die untersuchten Individuen der Gattung *Andrena* stellt sich mit Ausnahme von *Andrena ovatula* nach der Auswertung der Blütenbesuche *Berteroa incana* als wichtigste genutzte Blütenressource heraus (Tabelle 4.4), welche im Fall von *Andrena bimaculata* durch *Sisymbrium altissimum* und von *Andrena flavipes* und *Andrena carbonaria* agg. durch *Centaurea stoebe* bzw. *Centaurea stoebe* und *Sisymbrium altissimum* ergänzt wird; lediglich

Andrena ovatula wurde vor allem an *Medicago falcata* und *Ononis repens* nachgewiesen. Die Ergebnisse der Pollenanalyse weisen für diese *Andrena*-Arten dieselbe Bedeutung und Gewichtung der Haupt-Blütenressourcen nach, obwohl sich in den Pollenladungen ein deutlich größeres Spektrum an genutzten Blütenpflanzen widerspiegelt, welche jedoch nur in geringen Mengen auftreten.

In den Pollenladungen von *Dasypoda hirtipes* wurden nur Pollen von Asteraceen festgestellt, welche fast zur Hälfte als *Crepis capillaris* identifiziert werden konnten; die Zuordnung der übrigen Pollen zum *Taraxacum*-Typ schließt allerdings neben *Crepis*, auch *Hypochaeris radicata* und *Hieracium pilosella* mit ein. Obwohl nach der Beobachtung der Blütenbesuche fast 11,5 Prozent der Individuen an *Centaurea stoebe* nachgewiesen wurden, konnte deren Pollen nur in sehr geringen Mengen festgestellt werden.

Für *Halictus leucaheneus* erweisen sich *Berteroa incana* und *Potentilla argentea* nach beiden Methoden als am häufigsten besuchte Blütenpflanzen, während durch die Pollenanalyse für *Halictus sexcinctus* zwar *Carduus nutans* und *Centaurea stoebe* als Hauptpollenquellen bestätigt werden, aber zusätzlich ein hoher Anteil des *Taraxacum*-Typus auftritt. *Halictus smaragdulus* konnte vor allem an *Potentilla argentea*, *Berteroa incana* und *Geranium molle* gefangen werden, obwohl sich in der Pollenanalyse die Nutzung von *Geranium* als Pollenquelle nicht bestätigt.

Als wichtigste Blütenressourcen für die vier untersuchten *Lasioglossum*-Arten stellen sich nach beiden Methoden die Asteraceen mit *Crepis capillaris*, *Hieracium pilosella*, *Senecio vernalis* und *Hypochaeris radicata* heraus; lediglich *Erodium cicutarium* und *Sisymbrium altissimum* werden zusätzlich von *Lasioglossum calceatum* genutzt.

Auch für *Megachile maritima* und *Melitta leporina* bestätigt die Pollenanalyse die Beobachtungen der Observationsmethode, nach der *Centaurea stoebe* und *Ononis repens* bzw. *Medicago falcata* die wichtigsten Pollenquellen darstellen.

Zusammenfassend zeigt sich, dass die Pollenanalyse die Ressourcennutzung der wichtigsten Blütenpflanzen nach der Observationsmethode bestätigt, allerdings ergibt sich die zusätzliche Bedeutung weiterer Pollenquellen erst nach der Analyse der Pollenladungen.

Tab. 4.4: Vergleich der Pollenquellen-Präferenzen (in Prozent), die sich aus dem beobachteten Blütenbesuch bzw. der Pollenanalyse der jeweiligen Wildbienenart ergeben. Ausgewertet wurden nur Wildbienenarten, von denen mehr als 10 Pollenproben vorliegen. * = Sandleitart. Pollenanalyse (P.): mittlerer Prozentanteil des Pollentyps pro Pollenladung mit Angabe des Standardfehlers; Observation (O.): Prozent Blütenbesuche pro Blütenressource; n = Anzahl Individuen.

| | <i>Andrena bimaculata</i> * | | | <i>Andrena carbonaria</i> agg* | | | <i>Andrena dorsata</i> | | | <i>Andrena flavipes</i> | | |
|---------------------------------|-----------------------------|-------|------|--------------------------------|-------|------|------------------------|-------|------|-------------------------|-------|------|
| | n = 12 | | | n = 83 | | | n = 21 | | | n = 51 | | |
| | O. | P. | SE | O. | P. | SE | O. | P. | SE | O. | P. | SE |
| <i>Acer pseudoplatanus</i> | | | | | 0,48 | 0,48 | | | | | | |
| <i>Achillea</i> -Typ | | | | | | | | 0,05 | 0,05 | | 0,35 | 0,16 |
| <i>Aesculus hippocastaneum</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Asparagus</i> -Typ | | | | | 0,48 | 0,48 | | | | | | |
| <i>Berteroa incana</i> | 75,00 | 86,04 | 8,91 | 39,80 | 41,93 | 4,85 | 95,20 | 74,81 | 6,38 | 40,00 | 40,31 | 5,61 |
| <i>Campanula rapunculus</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Carduus nutans</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Caryophyllaceae</i> -Typ | | | | | 0,04 | 0,02 | | 0,05 | 0,05 | | 1,24 | 0,94 |
| <i>Centaurea cyanus</i> | | | | | | | | 1,90 | 1,90 | | 0,78 | 0,78 |
| <i>Centaurea stoebe</i> | | | | 33,70 | 20,41 | 3,71 | | | | 24,00 | 20,10 | 4,83 |
| <i>Cerastium arvense</i> | | | | | | | | | | 2,00 | | |
| <i>Chenopodiaceae</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cirsium</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Convolvulus arvensis</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Coronilla varia</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Crepis capillaris</i> | | | | | | | | | | 12,00 | | |
| <i>Dianthus cart.</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Distel</i> -Typ | | | | | 0,34 | 0,19 | | | | | | |
| <i>Echium vulgare</i> | | | | | | | | | | | 0,10 | 0,10 |
| <i>Erodium cicutarium</i> | | | | | | | | | | 6,00 | 1,29 | 0,55 |
| <i>Fragaria vesca</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Geranium molle</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Gleditsia triacanthos</i> | | | | | | | | | | | 1,94 | 1,40 |
| <i>Helianthemum nummularium</i> | | | | | | | | 1,67 | 1,67 | | | |
| <i>Hieracium pilosella</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Hypericum perforatum</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Hypochaeris radicata</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Leguminose</i> | | | | | | | | 0,95 | 0,95 | | | |
| <i>Medicago</i> | | | | | | | | | | | 0,10 | 0,10 |
| <i>Medicago falcata</i> | | | | | | | | | | 2,00 | | |
| <i>Medicago minima</i> | | | | | | | | | | 2,00 | | |
| <i>Oenothera biennis</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Ononis repens</i> | | | | | | | | | | | 0,61 | 0,61 |
| <i>Phacelia tanacetifolia</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Pomoideae</i> -Typ | | | | | 0,45 | 0,42 | | 1,43 | 1,43 | | 0,02 | 0,02 |
| <i>Potentilla argentea</i> | | | | | | | | 2,57 | 2,38 | | 0,73 | 0,73 |
| <i>Prunoideae</i> -Typ | | | | | | | | | | | | |
| <i>Raps</i> -Gruppe | | 0,50 | 0,41 | | 8,14 | 2,31 | | 9,05 | 4,02 | | 9,10 | 3,05 |
| <i>Robinia</i> -Typ | | | | | | | | 0,05 | 0,05 | | | |
| <i>Rubus</i> -Typ | | 0,08 | 0,08 | | 0,64 | 0,43 | | 0,10 | 0,10 | | 0,92 | 0,82 |
| <i>Rumex</i> -Typ | | | | | 0,96 | 0,96 | | 0,29 | 0,24 | | | |
| <i>Sedum acre</i> | | | | | | | | | | 2,00 | | |
| <i>Senecio jacobaea</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Senecio vernalis</i> | | | | 1,20 | 0,36 | 0,36 | | | | | 1,84 | 1,84 |
| <i>Senecio</i> -Typ | | | | | | | | | | | 1,27 | 1,12 |
| <i>Senf</i> -Gruppe | | | | | 1,00 | 0,85 | | 1,67 | 1,67 | | 1,22 | 0,56 |
| <i>Silene conica</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Sisymbrium altissimum</i> | 25,00 | 12,54 | 8,86 | 25,30 | 24,49 | 4,70 | 4,80 | | | 6,00 | 6,04 | 3,35 |
| <i>Taraxacum</i> -Typ | | | | | 0,18 | 0,13 | | | | | 6,67 | 2,60 |
| <i>Tilia</i> -Typ | | 0,83 | 0,56 | | 0,04 | 0,04 | | 5,48 | 3,62 | | 2,12 | 1,21 |
| <i>Tragopogon dubius</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Trifolium arvense</i> | | | | | | | | | | 4,00 | | |
| <i>Trifolium</i> -Typ | | | | | | | | | | | 2,41 | 1,41 |
| <i>Vicia villosa</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Vicia</i> -Typ | | | | | | | | | | | 0,51 | 0,51 |

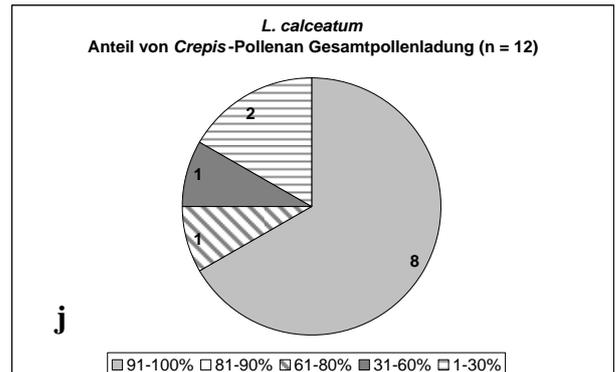
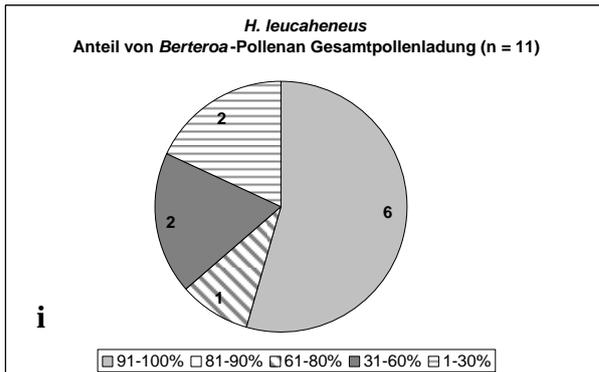
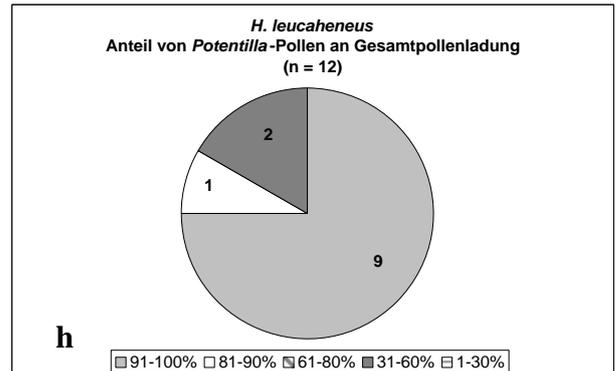
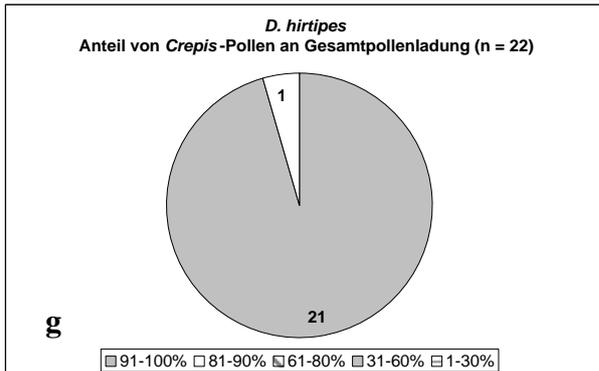
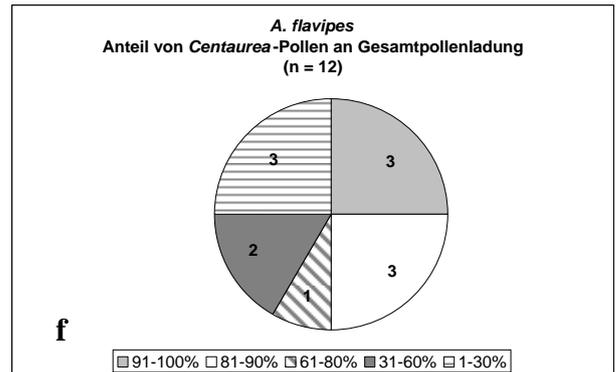
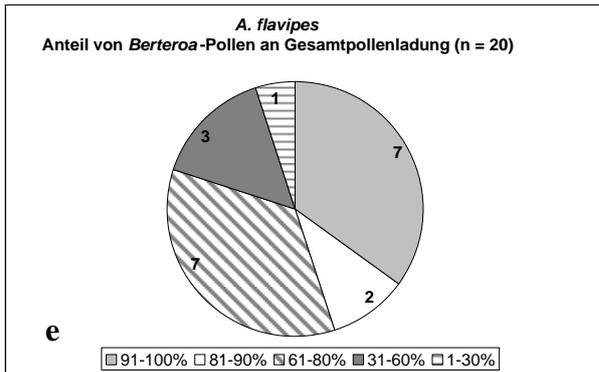
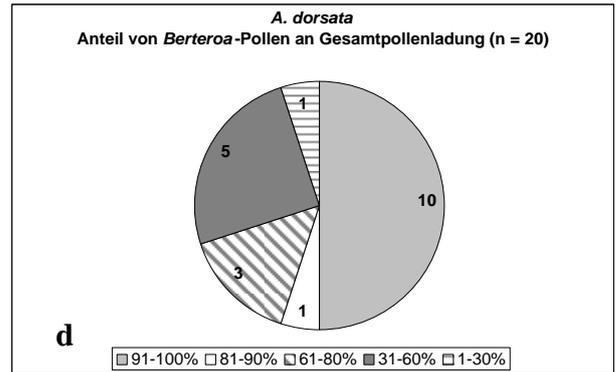
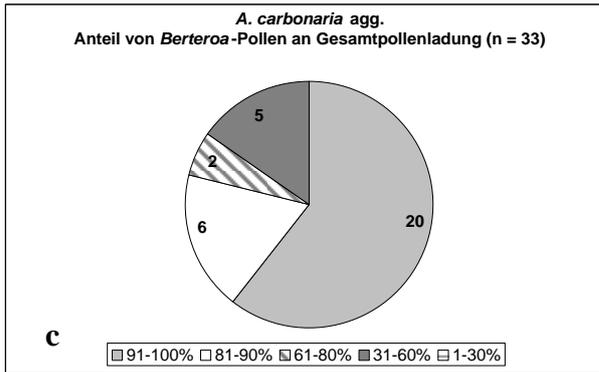
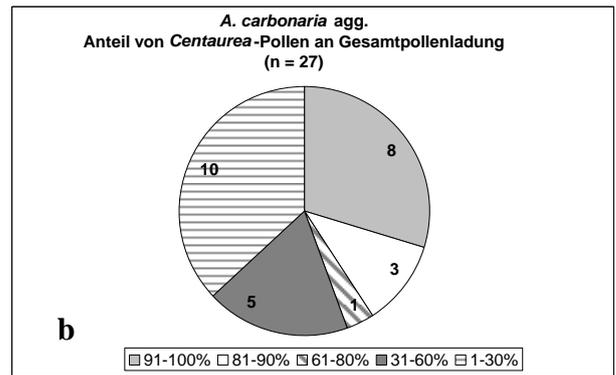
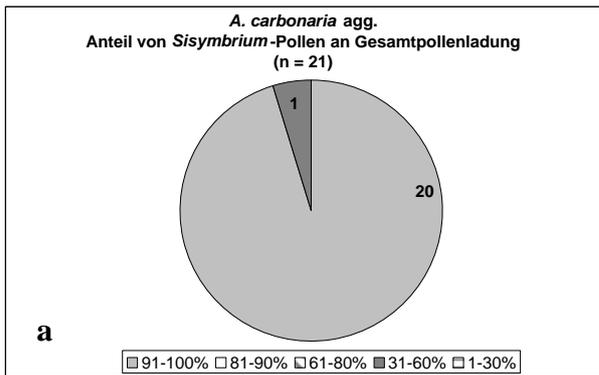
| | <i>Andrena ovatula</i> | | | <i>Dasygaster hirtipes*</i> | | | <i>Halictus leucaheneus*</i> | | | <i>Halictus sexcinctus</i> | | |
|---------------------------------|------------------------|-------|-------|-----------------------------|-------|------|------------------------------|-------|------|----------------------------|-------|------|
| | n = 20 | | | n = 26 | | | n = 30 | | | n = 21 | | |
| | O. | P. | SE | O. | P. | SE | O. | P. | SE | O. | P. | SE |
| <i>Acer pseudoplatanus</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Achillea</i> -Typ | | | | | | | | | | | | |
| <i>Aesculus hippocastaneum</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Asparagus</i> -Typ | | | | | | | | 3,23 | 3,23 | | | |
| <i>Berteroa incana</i> | | | | | | | 36,70 | 27,97 | 7,38 | 4,80 | 4,48 | 4,23 |
| <i>Campanula rapunculosa</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Carduus nutans</i> | | | | | 2,88 | 2,69 | | | | 47,60 | 34,10 | 9,71 |
| <i>Caryophyllaceae</i> -Typ | | | | | | | | 0,90 | 0,40 | | | |
| <i>Centaurea cyanus</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Centaurea stoebe</i> | 5,00 | | | 11,50 | 0,65 | 0,40 | | 0,10 | 0,06 | 38,10 | 26,52 | 9,35 |
| <i>Cerastium arvense</i> | | | | | | | 3,30 | | | | | |
| <i>Chenopodiaceae</i> | | | | | | | | 0,67 | 0,67 | | | |
| <i>Cirsium</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Convolvulus arvensis</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Coronilla varia</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Crepis capillaris</i> | 5,00 | | | 84,60 | 45,62 | 9,86 | | | | | | |
| <i>Dianthus cart.</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Distel</i> -Typ | | | | | | | | | | | 4,90 | 4,28 |
| <i>Echium vulgare</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Erodium cicutarium</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Fragaria vesca</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Geranium molle</i> | | | | | | | | 0,03 | 0,03 | | | |
| <i>Gleditsia triacanthos</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Helianthemum nummularium</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Hieracium pilosella</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Hypericum perforatum</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Hypochaeris radicata</i> | | | | 3,80 | | | | | | 9,50 | 4,76 | 4,76 |
| <i>Leguminose</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Medicago</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Medicago falcata</i> | 20,00 | 19,00 | 7,42 | | | | | | | | | |
| <i>Medicago minima</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Oenothera biennis</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Ononis repens</i> | 35,00 | 41,00 | 10,07 | | | | | | | | | |
| <i>Phacelia tanacetifolia</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Pomoideae</i> -Typ | | | | | | | | | | | | |
| <i>Potentilla argentea</i> | | | | | | | 40,00 | 41,17 | 8,27 | | | |
| <i>Prunoideae</i> -Typ | | | | | | | | 2,00 | 2,00 | | | |
| <i>Raps</i> -Gruppe | | | | | | | | 4,50 | 3,24 | | 3,62 | 2,50 |
| <i>Robinia</i> -Typ | | | | | | | | | | | | |
| <i>Rubus</i> -Typ | | | | | | | | 0,77 | 0,67 | | | |
| <i>Rumex</i> -Typ | | | | | | | | 1,80 | 1,67 | | | |
| <i>Sedum acre</i> | | | | | | | 3,30 | 3,33 | 3,33 | | | |
| <i>Senecio jacobaea</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Senecio vernalis</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Senecio</i> -Typ | | | | | | | | | | | 0,95 | 0,95 |
| <i>Senf</i> -Gruppe | | | | | | | | | | | | |
| <i>Silene conica</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Sisymbrium altissimum</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Taraxacum</i> -Typ | | 5,00 | 5,00 | | 50,85 | 9,78 | | 0,13 | 0,09 | | 20,52 | 8,14 |
| <i>Tilia</i> -Typ | | | | | | | | | | | | |
| <i>Tragopogon dubius</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Trifolium arvense</i> | 10,00 | 10,00 | 6,88 | | | | 3,30 | 3,27 | 3,27 | | | |
| <i>Trifolium</i> -Typ | | | | | | | | | | | | |
| <i>Vicia villosa</i> | 25,00 | 25,00 | 9,93 | | | | | | | | | |
| <i>Vicia</i> -Typ | | | | | | | | | | | | |

| | <i>Halictus smaragdulus</i> | | | <i>Lasioglossum albipes</i> | | | <i>Lasioglossum calceatum</i> | | | <i>Lasioglossum leucozonium</i> | | |
|---------------------------------|-----------------------------|-------|-------|-----------------------------|-------|-------|-------------------------------|-------|------|---------------------------------|-------|------|
| | n = 16 | | | n = 16 | | | n = 30 | | | n = 53 | | |
| | O. | P. | SE | O. | P. | SE | O. | P. | SE | O. | P. | SE |
| <i>Acer pseudoplatanus</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Achillea</i> -Typ | | | | | | | | | | | | |
| <i>Aesculus hippocastaneum</i> | | | | | | | 0,03 | 0,03 | | | | |
| <i>Asparagus</i> -Typ | | | | | | | | | | | | |
| <i>Berteroa incana</i> | 12,50 | 16,56 | 8,95 | | | | 5,07 | 2,47 | | 1,90 | 0,60 | 0,35 |
| <i>Campanula rapunculus</i> | | | | | | | | | | 1,90 | | |
| <i>Carduus nutans</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Caryophyllaceae</i> -Typ | | 0,44 | 0,33 | | 0,38 | 0,31 | 8,33 | 4,32 | | | 0,02 | 0,02 |
| <i>Centaurea cyanus</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Centaurea stoebe</i> | 6,30 | 1,25 | 1,25 | 6,30 | | | | | | 3,80 | | |
| <i>Cerastium arvense</i> | | | | | | | 10,00 | | | | | |
| <i>Chenopodiaceae</i> | | 0,31 | 0,31 | | | | | | | | | |
| <i>Cirsium</i> | | | | | | | | | | | 0,04 | 0,04 |
| <i>Convolvulus arvensis</i> | | | | | | | | | | 1,90 | 0,12 | 0,10 |
| <i>Coronilla varia</i> | | | | | | | | 1,00 | 1,00 | | | |
| <i>Crepis capillaris</i> | 6,30 | 2,94 | 2,94 | 31,30 | 23,13 | 10,48 | 36,70 | 11,67 | 5,72 | 26,40 | 21,04 | 5,69 |
| <i>Dianthus cart.</i> | | | | | | | 3,30 | | | | | |
| <i>Distel</i> -Typ | | | | | | | | | | | | |
| <i>Echium vulgare</i> | 6,30 | 3,13 | 3,13 | | 1,25 | 1,25 | | | | | | |
| <i>Erodium cicutarium</i> | | 1,25 | 0,97 | | 2,00 | 1,87 | 10,00 | 10,73 | 4,83 | 3,80 | 0,75 | 0,58 |
| <i>Fragaria vesca</i> | | | | | | | | 1,67 | 1,67 | | | |
| <i>Geranium molle</i> | 12,50 | 0,19 | 0,14 | 6,30 | 6,25 | 6,25 | 6,70 | 8,33 | 4,70 | | | |
| <i>Gleditsia triacanthos</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Helianthemum nummularium</i> | | | | | | | | | | | 0,10 | 0,10 |
| <i>Hieracium pilosella</i> | | | | 31,30 | 20,19 | 8,73 | 3,30 | 3,33 | 3,33 | 30,20 | 24,21 | 5,92 |
| <i>Hypericum perforatum</i> | | | | | | | | 4,33 | 3,02 | | | |
| <i>Hypochaeris radicata</i> | | | | | | | 3,30 | | | 22,60 | 5,88 | 3,25 |
| <i>Leguminose</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Medicago</i> | | 8,13 | 5,72 | | | | | | | | 1,73 | 1,73 |
| <i>Medicago falcata</i> | 6,30 | | | | | | | | | | | |
| <i>Medicago minima</i> | 6,30 | 6,50 | 6,17 | | | | | | | | | |
| <i>Oenothera biennis</i> | | | | | | | 3,30 | | | | | |
| <i>Ononis repens</i> | | 3,00 | 3,00 | | | | | | | | | |
| <i>Phacelia tanacetifolia</i> | | | | | | | | 0,17 | 0,17 | | | |
| <i>Pomoideae</i> -Typ | | | | | | | | | | | | |
| <i>Potentilla argentea</i> | 37,50 | 40,50 | 11,10 | | | | | | | | | |
| <i>Prunoideae</i> -Typ | | | | | | | | | | | | |
| <i>Raps</i> -Gruppe | | 3,13 | 3,13 | | 3,13 | 3,13 | | | | | 2,02 | 1,83 |
| <i>Robinia</i> -Typ | | | | | | | | | | | | |
| <i>Rubus</i> -Typ | | 1,88 | 1,88 | | | | | | | | | |
| <i>Rumex</i> -Typ | | 4,00 | 3,05 | | | | | | | | | |
| <i>Sedum acre</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Senecio jacobaea</i> | | | | | | | 3,30 | | | 1,90 | | |
| <i>Senecio vernalis</i> | 6,30 | 6,06 | 6,06 | 18,80 | 12,50 | 8,54 | | | | 3,80 | 2,87 | 2,12 |
| <i>Senecio</i> -Typ | | | | | 14,38 | 5,40 | | 3,17 | 3,17 | | 2,50 | 1,33 |
| <i>Senf</i> -Gruppe | | | | | | | | | | | 0,02 | 0,02 |
| <i>Silene conica</i> | | | | | | | 3,30 | | | | | |
| <i>Sisymbrium altissimum</i> | | 0,31 | 0,31 | 6,30 | 3,75 | 2,72 | 16,70 | 15,17 | 6,41 | | 0,02 | 0,02 |
| <i>Taraxacum</i> -Typ | | | | | 13,13 | 8,50 | | 18,73 | 6,51 | | 37,04 | 6,35 |
| <i>Tilia</i> -Typ | | | | | | | | | | | | |
| <i>Tragopogon dubius</i> | | | | | | | | | | 1,90 | | |
| <i>Trifolium arvense</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Trifolium</i> -Typ | | | | | | | | | | | | |
| <i>Vicia villosa</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Vicia</i> -Typ | | | | | | | | | | | | |

| | <i>Lasioglossum pauxillum</i> | | | <i>Megachile maritima*</i> | | | <i>Melitta leporina</i> | | |
|---------------------------------|-------------------------------|-------|------|----------------------------|-------|-------|-------------------------|-------|------|
| | n = 35 | | | n = 11 | | | n = 15 | | |
| | O. | P. | SE | O. | P. | SE | O. | P. | SE |
| <i>Acer pseudoplatanus</i> | | | | | | | | | |
| <i>Achillea</i> -Typ | | | | | | | | | |
| <i>Aesculus hippocastaneum</i> | | | | | | | | | |
| <i>Asparagus</i> -Typ | | | | | | | | | |
| <i>Berteroa incana</i> | | | | | | | 2,27 | 1,99 | |
| <i>Campanula rapunculus</i> | | | | | 0,08 | 0,08 | | | |
| <i>Carduus nutans</i> | | | | | | | | | |
| <i>Caryophyllaceae</i> -Typ | | | | | | | | | |
| <i>Centaurea cyanus</i> | | | | | | | | | |
| <i>Centaurea stoebe</i> | | | | 45,50 | 42,42 | 13,27 | 6,70 | | |
| <i>Cerastium arvense</i> | | | | | | | | | |
| <i>Chenopodiaceae</i> | | | | | | | | | |
| <i>Cirsium</i> | | | | | | | | | |
| <i>Convolvulus arvensis</i> | | | | | | | | | |
| <i>Coronilla varia</i> | | | | | | | | | |
| <i>Crepis capillaris</i> | 2,90 | | | | | | | | |
| <i>Dianthus cart.</i> | | | | | | | | | |
| <i>Distel</i> -Typ | | | | | | | | | |
| <i>Echium vulgare</i> | | | | | 0,08 | 0,08 | | | |
| <i>Erodium cicutarium</i> | | | | | | | | | |
| <i>Fragaria vesca</i> | | | | | | | | | |
| <i>Geranium molle</i> | | | | | | | | | |
| <i>Gleditsia triacanthos</i> | | | | | | | | | |
| <i>Helianthemum nummularium</i> | | | | | | | | | |
| <i>Hieracium pilosella</i> | 82,90 | 77,14 | 7,20 | | | | | | |
| <i>Hypericum perforatum</i> | | | | | | | | | |
| <i>Hypochaeris radicata</i> | 14,30 | | | | | | | | |
| <i>Leguminose</i> | | | | | | | | | |
| <i>Medicago</i> | | | | | 8,75 | 5,91 | | | |
| <i>Medicago falcata</i> | | | | 9,10 | 7,83 | 7,83 | 86,70 | 91,07 | 6,64 |
| <i>Medicago minima</i> | | | | 9,10 | | | | | |
| <i>Oenothera biennis</i> | | | | | 0,08 | 0,08 | | | |
| <i>Ononis repens</i> | | | | 36,40 | 22,92 | 8,91 | 1,67 | 1,35 | |
| <i>Phacelia tanacetifolia</i> | | | | | | | | | |
| <i>Pomoideae</i> -Typ | | | | | | | | | |
| <i>Potentilla argentea</i> | | | | | | | | | |
| <i>Prunoideae</i> -Typ | | | | | | | | | |
| <i>Raps</i> -Gruppe | | | | | | | | | |
| <i>Robinia</i> -Typ | | | | | | | | | |
| <i>Rubus</i> -Typ | | | | | | | | | |
| <i>Rumex</i> -Typ | | | | | | | | | |
| <i>Sedum acre</i> | | | | | | | | | |
| <i>Senecio jacobaea</i> | | | | | | | | | |
| <i>Senecio vernalis</i> | | | | | | | | | |
| <i>Senecio</i> -Typ | | | | | 0,33 | 0,33 | | | |
| <i>Senf</i> -Gruppe | | | | | | | | | |
| <i>Silene conica</i> | | | | | | | | | |
| <i>Sisymbrium altissimum</i> | | | | | | | | | |
| <i>Taraxacum</i> -Typ | | 22,86 | 7,20 | | 0,83 | 0,83 | 0,33 | 0,33 | |
| <i>Tilia</i> -Typ | | | | | | | | | |
| <i>Tragopogon dubius</i> | | | | | | | | | |
| <i>Trifolium arvense</i> | | | | | | | 6,70 | | |
| <i>Trifolium</i> -Typ | | | | | 8,33 | 8,33 | 4,67 | 4,67 | |
| <i>Vicia villosa</i> | | | | | | | | | |
| <i>Vicia</i> -Typ | | | | | | | | | |

Zur Zusammensetzung von Pollenladungen

Die Analyse des Pollenanteils an der Gesamtpollenladung von Pflanzenarten, an denen ausgewählte Wildbienenarten ($n > 10$ Individuen) festgestellt wurden (Abb. 4.2), zeigt für *Andrena carbonaria* agg., dass der größte Anteil am Gesamtpollen der an *Sisymbrium altissimum* festgestellten Individuen (Abb. 4.2a) tatsächlich von *Sisymbrium*-Pollen gebildet wird (bei 20 der 21 untersuchten Pollenproben lag der Gehalt zwischen 91-100 %). Die 27 ausgewerteten Pollenladungen der an *Centaurea stoebe* festgestellten Individuen (Abb. 4.2b) zeigen ein anderes Bild, da über die Hälfte der Proben nur bis zu 60 % an *Centaurea*-Pollen enthielten und während eines Sammelflugs noch andere Pollenquellen genutzt wurden (wie z.B. *Berteroa incana* und Arten der Raps-Gruppe). Die Pollenladungen von 61 % der Tiere, die an *Berteroa incana* festgestellt wurden (Abb. 4.2c), bestanden fast ausschließlich aus *Berteroa*-Pollen, während 39 % der Individuen zusätzlich an anderen Pollenquellen sammelten. Die Nutzung eines weiten Spektrums an Nahrungspflanzen von *Andrena dorsata* und *Andrena flavipes* (siehe Tab. 4.2) spiegelt sich auch in der Zusammensetzung der Pollenladungen wider (Abb. 4.2d-e). Bei *A. dorsata* nutzte nur die Hälfte der untersuchten Individuen ausschließlich *Berteroa incana* im Verlauf eines Sammelflugs, bei *A. flavipes* sogar nur ein Drittel der Tiere. Auch für die Individuen von *Andrena flavipes* an *Centaurea stoebe* lässt sich nur eine geringe Blütenstetigkeit nachweisen (Abb. 4.2f), während die Individuen von *Dasyglossum hirtipes* an *Crepis capillaris* (Abb. 4.2g), *Lasioglossum pauxillum* an *Hieracium pilosella* (Abb. 4.2m), *Lasioglossum leucozonium* an *Hypochaeris radicata* bzw. *Hieracium pilosella* (Abb. 4.2k-l) und *Melitta leporina* an *Medicago falcata* (Abb. 4.2n) sich beim Sammeln dieser Pollen sehr blütenstet verhielten. Obwohl sich die Ressourcennutzung von *Halictus leucaheneus* als sehr „breitgefächert“ herausgestellt hat, wurden die Pollenladungen der Tiere an *Potentilla argentea* zum größten Anteil auch von dieser Pflanzenart bestimmt (Abb. 4.2h), während sich beim Pollensammeln an *Berteroa incana* (Abb. 4.2i) ein anderes Blütenbesuchsverhalten zeigt, da hier höhere Anteile anderer Pollenquellen nachgewiesen wurden. Auch für die nach der Literatur (Westrich 1989) polylektische Art *Lasioglossum calceatum* lässt sich beim Blütenbesuch von *Crepis capillaris* für dreiviertel aller Individuen blütenstetes Pollensammeln nachweisen (Abb. 4.2j).



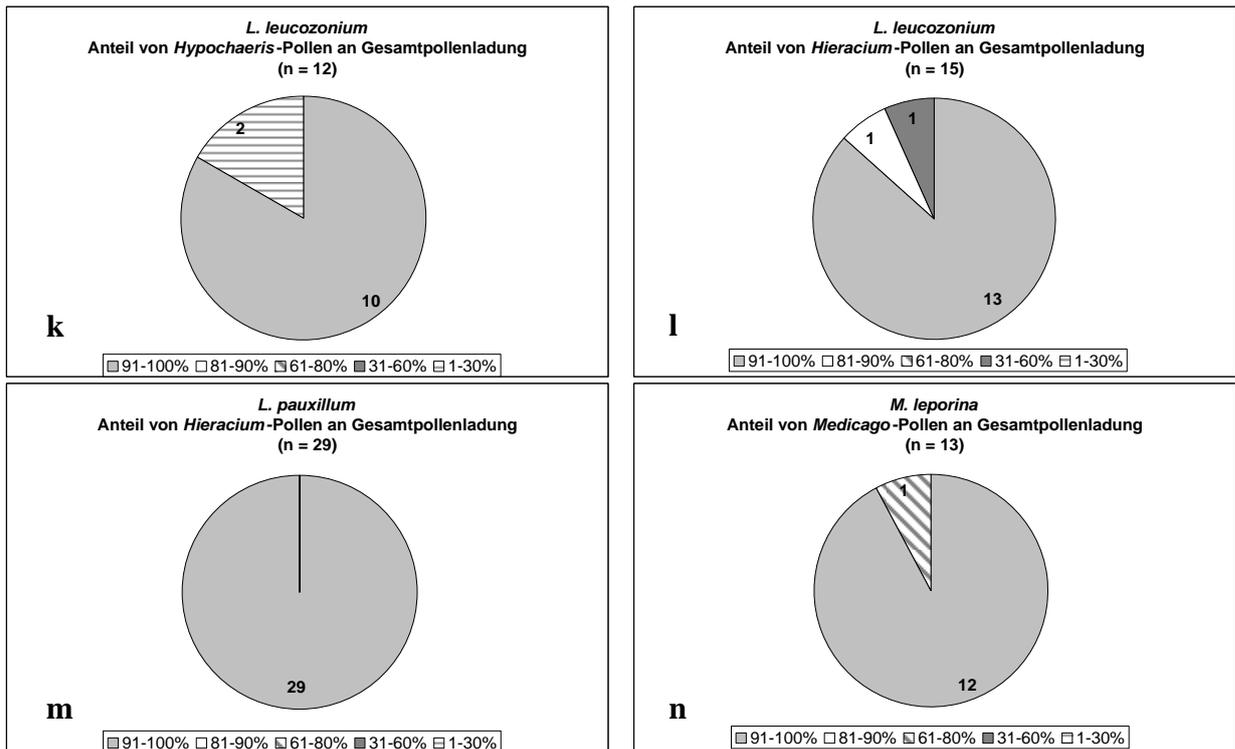


Abb. 4.2a-n: Anteil des Pollens der jeweiligen Pflanzenarten (= Ressource), an welchen verschiedene Wildbienenarten (n > 10 Individuen pro Pflanzenart) festgestellt wurden, an den Gesamtpollenladungen.

Überprüfung der Spezialisierung

Die Detailanalyse der Pollenladungen von 12 Wildbienenarten bestätigt bis auf wenige Ausnahmen (Tab. 4.5) die Oligolektie nach Westrich (1989). *Chelostoma rapunculi* sammelte ausschließlich den Pollen von *Campanula rapunculus*, *Heriaces crenulatus* von *Centaurea stoebe* und *Tetralonia macroglossa* von *Malva alcea*. Obwohl *Melitta leporina* einen deutlichen Sammelschwerpunkt an *Medicago falcata* besitzt, wurden in 40 Prozent der Proben weitere Fabaceen-Pollen festgestellt, sowie in jeweils einer Probe höhere Anteile von *Berteroa incana* sowie Pollen des *Taraxacum*-Typs. Auch in den Pollenladungen der eigentlich an *Campanula* oligolektisch sammelnden Art *Lasioglossum costulatum* wurden Brassicaceae-Pollen (*Berteroa incana*, Raps-Gruppe) nachgewiesen. Für alle anderen untersuchten Wildbienenarten kann die Ressourcennutzung nach Westrich (1989) bestätigt werden, da *Heriades truncorum*, *Dasyglossa hirtipes*, *Colletes fodiens* und *Colletes similis* ihren Pollen nur an Asteraceen sammelten. Von *Anthidium lituratum*, *Osmia adunca* und *Panurgus calcaratus* konnte nur jeweils eine Pollenprobe analysiert werden, welche jedoch die bevorzugten Pollenquellen bestätigte.

Tab. 4.5: Ergebnisse der Pollenanalyse zu den oligolektischen Wildbienenarten nach Westrich (1989). Angegeben sind alle nachgewiesenen Pollen mit >1 Prozent-Anteil an der Gesamtpollenladung.

| Oligolektie | Anzahl Pollenproben | Gattung/Art | Pollen 1 | [%] | Pollen 2 | [%] | Pollen 3 | [%] |
|-------------|------------------------|--------------------------------|------------------------------|-----|-------------------------|-----|-------------------------|-----|
| Asteraceae | 1 | <i>Anthidium lituratum</i> | <i>Centaurea stoebe</i> | 98 | Serratula-Typ | 2 | | |
| Campanula | 3 | <i>Chelostoma rapunculi</i> | <i>Campanula rapunculus</i> | 100 | | | | |
| Asteraceae | 4 | <i>Heriades crenulatus</i> | <i>Centaurea stoebe</i> | 100 | | | | |
| Asteraceae | 1 | <i>Heriades truncorum</i> | <i>Crepis capillaris</i> | 100 | | | | |
| Asteraceae | 1 | <i>Heriades truncorum</i> | <i>Helichrysum arenarium</i> | 100 | | | | |
| Asteraceae | 1 | <i>Heriades truncorum</i> | Taraxacum-Typ | 100 | | | | |
| Asteraceae | 1 | <i>Heriades truncorum</i> | Taraxacum-Typ | 70 | Senecio-Typ | 30 | | |
| Campanula | 3 | <i>Lasioglossum costulatum</i> | <i>Campanula rapunculus</i> | 100 | | | | |
| Campanula | 1 | <i>Lasioglossum costulatum</i> | <i>Campanula rapunculus</i> | 99 | Raps-Gruppe | 1 | | |
| Campanula | 1 | <i>Lasioglossum costulatum</i> | <i>Campanula rapunculus</i> | 80 | <i>Berteroa incana</i> | 20 | | |
| Fabaceae | 9 | <i>Melitta leporina</i> | <i>Medicago falcata</i> | 100 | | | | |
| Fabaceae | 2 | <i>Melitta leporina</i> | <i>Medicago falcata</i> | 98 | <i>Berteroa incana</i> | 2 | | |
| Fabaceae | 1 | <i>Melitta leporina</i> | <i>Medicago falcata</i> | 95 | Taraxacum-Typ | 5 | | |
| Fabaceae | 1 | <i>Melitta leporina</i> | <i>Medicago falcata</i> | 95 | <i>Ononis repens</i> | 5 | | |
| Fabaceae | 1 | <i>Melitta leporina</i> | <i>Medicago falcata</i> | 80 | <i>Ononis repens</i> | 20 | | |
| Fabaceae | 1 | <i>Melitta leporina</i> | Trifolium-Typ | 70 | <i>Berteroa incana</i> | 30 | | |
| Echium | 1 | <i>Osmia adunca</i> | <i>Echium vulgare</i> | 100 | | | | |
| Asteraceae | 1 | <i>Panurgus calcaratus</i> | Taraxacum-Typ | 95 | Senecio-Typ | 5 | | |
| Malvaceae | 4 | <i>Tetralonia macroglossa</i> | <i>Malva alcea</i> | 100 | | | | |
| Asteraceae | 1 | <i>Colletes fodiens</i> | Achillea-Typ | 100 | | | | |
| Asteraceae | 4 | <i>Colletes fodiens</i> | <i>Helichrysum arenarium</i> | 100 | | | | |
| Asteraceae | 1 | <i>Colletes fodiens</i> | <i>Helichrysum arenarium</i> | 99 | Achillea-Typ | 1 | | |
| Asteraceae | 1 | <i>Colletes fodiens</i> | <i>Helichrysum arenarium</i> | 98 | Achillea-Typ | 2 | | |
| Asteraceae | 5 | <i>Colletes similis</i> | <i>Helichrysum arenarium</i> | 100 | | | | |
| Asteraceae | 1 | <i>Colletes similis</i> | <i>Helichrysum arenarium</i> | 95 | Achillea-Typ | 5 | | |
| Asteraceae | 1 | <i>Dasyglossa hirtipes</i> | <i>Centaurea stoebe</i> | 70 | Taraxacum-Typ | 30 | | |
| Asteraceae | 9 | <i>Dasyglossa hirtipes</i> | <i>Crepis capillaris</i> | 100 | | | | |
| Asteraceae | 2 | <i>Dasyglossa hirtipes</i> | <i>Crepis capillaris</i> | 98 | <i>Centaurea stoebe</i> | 2 | | |
| Asteraceae | 1 | <i>Dasyglossa hirtipes</i> | <i>Crepis capillaris</i> | 90 | <i>Centaurea stoebe</i> | 10 | | |
| Asteraceae | 11 | <i>Dasyglossa hirtipes</i> | Taraxacum-Typ | 100 | | | | |
| Asteraceae | 1 | <i>Dasyglossa hirtipes</i> | Taraxacum-Typ | 99 | <i>Centaurea stoebe</i> | 1 | | |
| Asteraceae | 1 | <i>Dasyglossa hirtipes</i> | Taraxacum-Typ | 93 | <i>Carduus nutans</i> | 5 | <i>Centaurea stoebe</i> | 2 |

Zum Aktionsradius von Wildbienen

In zwei Pollenproben von *Lasioglossum calceatum* wurde Pollen von *Aesculus hippocastaneum* festgestellt (Tab. 4.6). Die Entfernung zum nächsten Vorkommen von Rosskastanien, welche sich außerhalb des Flugplatz-Geländes im Siedlungsbereich befinden, beträgt von den Flächen, an denen die beiden Wildbienen beim Blütenbesuch gefangen wurden (J7 und A8) etwa 700 m bzw. 1000 m. Zumindest für ein Individuum liegt der Anteil des *Aesculus*-Pollen bei 20 % und weist somit auf aktives Pollensammeln hin.

Bei den zwei Individuen, in deren Pollen die Erdbeere *Fragaria cultivar/vesca* nachgewiesen wurden, handelt es sich erneut um *Lasioglossum calceatum*. Beide Tiere wurden im westlichen Bereich des August-Euler-Flugplatzes gefangen, während sich die landwirtschaftlich genutzten Äcker, auf denen Erdbeeren angebaut werden, außerhalb in einer Entfernung von 130-350 m befinden und zusätzlich durch einen schmalen Streifen Kiefernwaldes (siehe Kap. 2, Abb. 2.1a) von den Untersuchungsflächen getrennt sind.

Für insgesamt 4 Individuen der Arten *Andrena carbonaria* agg., *Andrena flavipes*, *Andrena dorsata* und *Lasioglossum fulvicorne* wurde Pollen des *Tilia*-Typs in den Pollenproben nachgewiesen. Innerhalb des Flugplatz-Geländes befindet sich eine Linde im Bereich des Towers, von der die Untersuchungsflächen zwischen 600 m (Fläche J6) und maximal 1250 m (Fläche A9) entfernt liegen, so dass diese Arten während eines Pollensammelflugs Entfernungen zwischen 600 m und 1250 m zurückgelegt haben müssen (*Andrena dorsata*:

650 m; *Lasioglossum fulvicorne*: 1250 m; *Andrena carbonaria* agg.: 1250 m; *Andrena flavipes*: 1150 m).

Tab. 4.6: Nachgewiesene Pollentypen von Pflanzenarten, welche nicht unmittelbar auf den jeweiligen Untersuchungsflächen vorzufinden sind. Abkürzungen: AEF = Ehemaliger August-Euler-Flugplatz; „Wald“ = Fragmentfläche „Wald“; RF = Rasterfläche; [%] = Prozentanteil an der Gesamtpollenprobe.

| Gattung/Art | Fundort | RF | Datum | Ressource | Pollen | [%] |
|--------------------------------|-----------|----|----------|-----------------------------|--------------------------------|-----|
| <i>Lasioglossum calceatum</i> | AEF | J7 | 02.05.05 | <i>Cerastium arvense</i> | <i>Aesculus hippocastaneum</i> | 20 |
| <i>Lasioglossum calceatum</i> | AEF | A8 | 04.05.04 | <i>Erodium cicutarium</i> | <i>Aesculus hippocastaneum</i> | 1 |
| <i>Andrena flavipes</i> | F. "Wald" | F6 | 30.07.04 | <i>Crepis capillaris</i> | <i>Gleditsia triacanthos</i> | 35 |
| <i>Andrena flavipes</i> | F. "Wald" | F6 | 30.07.04 | <i>Crepis capillaris</i> | <i>Gleditsia triacanthos</i> | 60 |
| <i>Lasioglossum calceatum</i> | AEF | F7 | 16.05.04 | <i>Erodium cicutarium</i> | <i>Fragaria cultivar/vesca</i> | 50 |
| <i>Lasioglossum calceatum</i> | AEF | A8 | 04.05.04 | <i>Erodium cicutarium</i> | <i>Fragaria cultivar/vesca</i> | 1 |
| <i>Andrena dorsata</i> | AEF | J6 | 05.07.04 | <i>Berteroa incana</i> | <i>Tilia</i> -Typ | 50 |
| <i>Lasioglossum fulvicorne</i> | AEF | A9 | 06.07.04 | <i>Campanula rapunculus</i> | <i>Tilia</i> -Typ | 5 |
| <i>Andrena carbonaria</i> | AEF | A9 | 06.07.04 | <i>Berteroa incana</i> | <i>Tilia</i> -Typ | 3 |
| <i>Andrena flavipes</i> | AEF | B9 | 06.07.04 | <i>Berteroa incana</i> | <i>Tilia</i> -Typ | 1 |

In den Pollenproben der beiden beim Besuch von *Crepis capillaris* gefangenen Individuen von *Andrena flavipes* auf der Fragmentfläche „Wald“ wurde jeweils ein hoher Pollenanteil von *Gleditsia triacanthos* festgestellt, deren nächstes Vorkommen in einer Entfernung von etwa 625 m bei der nahe gelegenen Baumschule lokalisiert werden konnte.

Aus der Abbildung 4.3 werden die ermittelten maximalen Aktionsradien der einzelnen Wildbienenarten deutlich, welche bei drei Arten verschiedener Körpergrößen über 1100 m liegen (*Andrena carbonaria* agg., *Andrena flavipes*, *Lasioglossum fulvicorne*). Der Flugradius von *Lasioglossum calceatum* kann bis zu 1000 m betragen, während für *Andrena dorsata* eine Entfernung von 650 m festgestellt werden konnte.

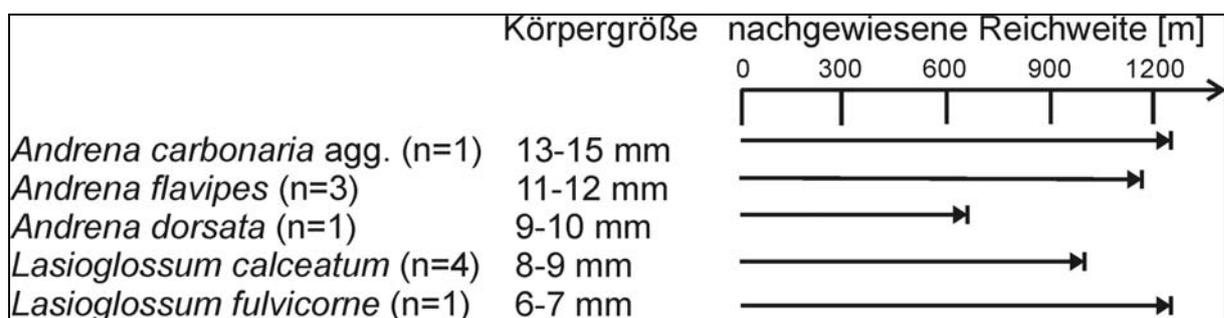


Abb. 4.3: Maximale Aktionsradien von Wildbienenarten (erschlossen aus dem Auftreten seltener Pollentypen).

Diskussion

Die **Blühphänologie** der untersuchten entomophilen Pflanzenarten in den Sandgebieten der hessischen Oberrheinebene lässt sich in die drei folgenden Phasen einteilen: die Frühjahrsphase von Mitte April bis Mitte Mai, die Frühsommerphase von Mitte Mai bis Mitte/Ende Juni und die Hochsommerphase ab Anfang Juli, in der die meisten Blütenpflanzen ihre höchste Blütendichte erreichen, so dass zu diesem Zeitpunkt der Konkurrenzdruck zwischen den Pflanzenarten um die Bestäuber zunimmt. Der Blühbeginn unterscheidet sich kaum zwischen den beiden Untersuchungsjahren, obwohl die Blühdauer einiger Arten deutlich

variiert. Bei vielen entomophilen Pflanzenarten unterscheidet sich außerdem der Zeitpunkt der höchsten Blütendichte zwischen den Jahren (z.B. *Armeria maritima*, *Helichrysum arenarium*, *Hypochaeris radicata*, *Potentilla argentea*); diese jährlichen Unterschiede wurden u.a. auch von Kratochwil (1984) für Halbtrockenrasen, von Nakano & Washitani (2003) für die Phänologie von Blütenpflanzen in Grünland und von Petanidou et al. (1995) für verschiedene Pflanzenarten mediterraner Gesellschaften nachgewiesen. Den Zusammenhang zwischen Blühphänologie, Ressourcenverfügbarkeit und der Zusammensetzung von Pollenladungen konnten Kraemer & Favi (2005) für *Osmia lignaria* nachweisen. Im Gegensatz dazu stellten Williams & Tepedino (2003) allerdings bei Untersuchungen der Ressourcennutzung derselben Art nur einen sehr schwachen Zusammenhang zwischen der Blütendichte und dem Pollensammeln fest und schließen daraus, dass der Einfluss der Ressourcendichte (bzw. -verfügbarkeit) auf das Verhalten beim Pollensammeln in erster Linie von der Pollenquelle und den lokalen Gegebenheiten abhängt. Für *Megachile rotundata* konnte eine positive Korrelation zwischen der gefundenen Pollendiversität und der Diversität an Blütenpflanzen ermittelt werden (O'Neill et al. 2004).

Neben den Hummeln werden die **Wildbienen und ihre Ressourcennutzung** vor allem hinsichtlich der Möglichkeiten erforscht, diese als potentielle Bestäuber von Nutzpflanzen (auch als Ersatz für die Honigbiene) einzusetzen: wie z.B. der Einsatz von *Megachile rotundata* zur Bestäubung der Luzerne (*Medicago sativa*) (siehe Corbet et al. 1991, Richards 1993), Wildbienen der Gattung *Osmia* als Bestäuber von Obstbäumen (Review in: Bosch & Kemp 2002) oder der Einfluss von Wildbienen auf die Erträge von Freiland-Tomaten und Wassermelonen (Kremen et al. 2004, Greenleaf & Kremen 2006). Die Überprüfung der tatsächlichen Ressourcennutzung der Wildbienen in den Sand-Ökosystemen hat gezeigt, dass diejenigen Pflanzenarten, welche mit höheren Blütendichten in den Sandgebieten auftreten, auch durch einen hohen Anteil ihrer jeweiligen Pollentypen an den Pollenladungen der festgestellten Wildbienenarten und -individuen charakterisiert sind. Eine Ausnahme stellt allerdings *Centaurea stoebe* dar, deren Pollen in den Ladungen der an dieser Pflanzenart nachgewiesenen Wildbienen nur bei 68 % der Arten und 65 % der Individuen festgestellt wurde, d.h. für die Blütenbesucher von *Centaurea stoebe* könnte auch die Nektarnutzung eine wichtige Rolle spielen. Auch Sipes & Tepedino (2005) betonen, dass Bienen eine größere Anzahl von Pflanzen wegen ihres Nektars und nicht wegen ihres Pollens besuchen, so dass die Beobachtungen von Blütenbesuchen nicht zwangsläufig auf eine Pollennutzung hinweisen.

Die unterschiedliche **Spezialisierung der Wildbienenarten** spiegelt sich in der mittleren Anzahl der nachgewiesenen Pollentypen wider, da z.B. *Dasygaster hirtipes*, *Colletes fodiens* und *Melitta leporina* mit sehr niedrigen Werten zwischen 1,3 und 1,4 als oligolektische Arten bekannt sind (Westrich 1989), während die extrem niedrigen mittleren Werte der Pollentypen bei *Lasioglossum pauxillum* und *Lasioglossum villosum* (bei 1,0) nicht auf Oligolektie, sondern auf eine zu diesem Zeitpunkt bestehende Blütenstetigkeit hindeutet. Die Vorliebe für gelbe Asteraceae (Kratochwil & Klatt 1989) von *L. villosum* und *L. leucozonium* kann

bestätigt werden. Im Gegensatz dazu erwiesen sich *Halictus subauratus* und *Andrena flavipes* als diejenigen Arten mit den am stärksten gemischten Pollenladungen. Die Wildbienenarten, welche über längere Zeiträume im Jahr auftreten (wie z.B. die sozial lebende Arten *Lasioglossum calceatum* und *Lasioglossum pauxillum*), müssen ein breites Spektrum an Blütenpflanzen nutzen (Polylektie). Die spezialisierten Arten (auf ein Habitat, eine Nahrungsressource usw.) scheinen jedoch stärker vom Artenrückgang betroffen zu sein, als generalistische Arten (Biesmeijer et al. 2006). Für viele Arten wurde insgesamt eine hohe, absolute Anzahl von Pollentypen nachgewiesen, während eine eher niedrige mittlere Anzahl an Pollentypen ermittelt wurde, was darauf schließen lässt, dass viele Arten, die eigentlich ein weites Spektrum an Blütenressourcen nutzen, während eines Sammelfluges nur wenige unterschiedliche Pflanzenarten anfliegen.

Auch die Detailuntersuchungen von Pollenladungen der nach der Literatur (Westrich 1989) als oligolektisch eingestuften Wildbienenarten zeigte eine deutliche Übereinstimmung. Lediglich bei *Melitta leporina* und *Lasioglossum costulatum* fanden sich Pollen anderer Blütenressourcen, die aufgrund ihres z.T. hohen Anteils an der Gesamtpollenladung nicht als Kontamination betrachtet werden können. Eventuell könnte ein Mangel der bevorzugten Pollenquelle die Wildbienen veranlasst haben auf andere Ressourcen auszuweichen (Westrich & Schmidt 1986).

Außerdem zeigte sich, dass die **Zusammensetzung der Pollenladungen** nicht zwangsläufig mit dem Pollen der Blütenressource übereinstimmte, an der das jeweilige Individuum festgestellt wurde (z.B. *Andrena carbonaria* agg. oder *Andrena flavipes* an *Centaurea stoebe*). Trotzdem konnte für viele Wildbienenarten während ihrer Pollensammelflüge ein blütenstetes Verhalten nachgewiesen werden, auch wenn sich dieses bei einzelnen Arten je nach besamelter Blütenressource verändert hat (z.B. *Halictus leucaheneus* an *Potentilla argentea* bzw. *Berteoa incana*). Außerdem wurden in den Pollenladungen auch Pflanzenarten nachgewiesen, die auf den Untersuchungsflächen nicht auftraten (wie z.B. *Aesculus hippocastaneum*, *Tilia* spec., *Gleditsia triacanthos*, *Phacelia tanacetifolia* und *Fragaria* cultivar/*vesca*) und sich deshalb besonders gut dafür eignen, die beim Pollensammeln zurückgelegten Flugdistanzen nachzuvollziehen, welche nach Gathmann & Tschardt (2002) positiv mit der Körpergröße korreliert sind. Über Translokationsversuche wurden für insgesamt 16 Wildbienenarten Reichweiten zwischen Nistplatz und Blütenressourcen zwischen 150-600 m ermittelt (Gathmann & Tschardt 2002), die jedoch von *Lasioglossum calceatum* in unserem Untersuchungsgebiet deutlich übertroffen wurden, da zwischen den Untersuchungsflächen und den am nächsten gelegenen Rosskastanien 700-1000 m liegen, die von den Wildbienen während eines einzigen „Pollensammelfluges“ zurückgelegt worden sein müssen. Auch für *Osmia lignaria* konnte in den Pollenproben ein hoher Anteil von Pflanzenarten belegt werden, welche in diesem Untersuchungsgebiet nur selten und z.T. in Entfernungen von 1700 m zum Nistplatz auftraten (Kraemer & Favi 2005). In weiteren Pollenladungen von *Lasioglossum calceatum* wurde *Fragaria* cultivar/*vesca* nachgewiesen. Da auf dem Gelände des ehemaligen Flugplatzes bisher keine Erdbeerpflanzen festgestellt wurden, stammt der Pollen aus den

südlich angrenzenden Äckern (oder einem noch weiter entfernten Gebiet), welche sich außerdem hinter einem Kiefernwäldchen, das als natürliche Barriere fungiert, in einer Entfernung von 150-300 m befinden. Für Wildbienenarten mit geringen Körpergrößen sind keine gesicherten Daten über ihre Reichweite bekannt, obwohl Hinweise auf ihr limitiertes Ausbreitungsvermögen vorliegen (Artz & Waddington 2006, Dupont & Nielsen 2006), so dass die Reichweite von bis zu 1000 m von *L. calceatum* teilweise in Kombination mit Kiefernwald, welcher eventuell als Barriere wirken könnte, beachtlich ist. Obwohl für Hummeln kein „Barrieren-Effekt“ eines Waldes der Breite von 600 m nachgewiesen wurde (Kreyer et al. 2004), kann die umgebende Landschaftsmatrix die Isolation von Lebensräumen und das Ausbreitungsverhalten von Bestäubern beeinflussen (Ricketts 2001). Bei den Wildbienenarten, für die Pollen des *Tilia*-Typs nachgewiesen wurde, handelt es sich bis auf *Lasioglossum fulvicorne* um größere Arten, welche während eines Pollensammelflugs Entfernungen zwischen 600 m und 1250 m zurückgelegt haben müssen. Allerdings könnten sich im angrenzenden Siedlungsgebiet, welches zum Teil unzugänglich ist, noch weitere Linden befinden, welche nicht erfasst werden konnten. Der hohe Anteil von *Gleditsia triacanthos* in den Pollenproben der beiden Individuen von *Andrena flavipes* weist ebenfalls auf aktives Pollensammeln an räumlich weit voneinander entfernten Ressourcen während eines einzigen Sammelfluges hin.

Diese Ergebnisse zeigen, dass sich die Pollenanalyse auch in größerem Maßstab eignen würde, um die Reichweite gerade von kleineren Wildbienenarten zu ermitteln, da die aktuellen angewendeten Methoden zur Analyse des Aktionsradius wie der Einsatz von Radar (Carreck et al. 1999, Osborne et al. 1999) oder Recapture-Untersuchungen mit markierten Tieren (Walther-Hellwig & Frankl 2000, Goulson & Stout 2001, Klein et al. 2004, Westphal et al. 2006b, Martin et al. 2006) lediglich für größere Arten (z.B. *Bombus*) geeignet sind. Auch der Einsatz genetischer Methoden zur Ermittlung der Reichweite wurde bisher nur für Hummeln durchgeführt (Chapman et al. 2003, Darvill et al. 2004), während die Informationen zu Wildbienenarten vor allem über Translokationsversuche ermittelt wurden (Wesserling 1996, Gathmann & Tschardt 2002), welche sich jedoch nur auf die potentielle Reichweite beziehen, zudem eine massive Störung auf die Wildbienen ausüben und keine Aussagen über das tatsächliche Verhalten beim Pollensammeln treffen können. Die gewonnenen Ergebnisse deuten darauf hin, dass der Aktionsradius von Wildbienen während eines Pollensammelfluges deutlich größer ist, als bisher angenommen wurde.

Der **Pollennachweis von genutzten Blütenressourcen** durch die Pollenanalyse liefert vor allem dann detaillierte Ergebnisse, wenn über das jeweilige Blütenbesucher-Individuum genaue Informationen hinsichtlich des Fangzeitpunktes und -ortes sowie des Blütenbesuches vorliegen und zusätzlich eine Aufnahme der im Gebiet zur Verfügung stehenden Blütenressourcen in Verbindung mit ihrer Blütendichte vorhanden ist. Problematisch stellt sich z.B. der differenzierte Pollennachweis von Asteraceen-Arten dar, da sich in den Sandgebieten der Oberrheinebene die Blühzeiten der häufig auftretenden Arten wie u.a. *Crepis capillaris*,

Hypochaeris radicata und *Hieracium pilosella* z.T. überschneiden und dann lediglich eine Zuordnung zum *Taraxacum*-Typ zulassen.

Trotzdem werden die Hauptpollenquellen der Wildbienen mit beiden Methoden (Pollenanalyse – Beobachtung des Blütenbesuchs) gut erfasst, auch wenn die Pollenanalyse exaktere Rückschlüsse auf das Blütenbesuchsverhalten der verschiedenen Wildbienenarten auf einer höheren Skalenebene zulässt, da z.B. auch Sträucher und Bäume als Ressourcen genutzt werden, welche nur schwer mit der Observationsmethode zu erfassen sind (siehe auch Carvell et al. 2006). Somit eignet sich die Pollenanalyse generell dafür, sowohl das Pollensammelspektrum von Wildbienenarten im Detail zu erfassen und deren Potential als Bestäuber von landwirtschaftlich genutzten Pflanzenarten zu ermitteln (siehe auch Kraemer & Favi 2005) als auch den Aktionsradius von Wildbienen (einschließlich kleinerer Arten) beim Blütenbesuch zu erfassen.

Zusammenfassung

Wildbienen besitzen durch ihre Bestäubungsfunktion eine wichtige Rolle für die Erhaltung vieler entomophiler Pflanzenarten. Um die tatsächliche Ressourcennutzung der Wildbienen in Sand-Ökosystemen zu ermitteln, wurden auf der Grundlage der Pollenanalyse die Pollenladungen von 57 Wildbienenarten untersucht. Die Analyse zeigte, dass die meisten Wildbienenarten mehr Blütenressourcen nutzen, als durch die Beobachtung des Blütenbesuches in einem begrenzten Habitattyp (Observationsmethode) erkennbar wird, wobei für wichtige entomophile Pflanzenarten (wie u.a. *Berteroa incana*, *Ononis repens*, *Potentilla argentea*), die mit höheren Blütendichten auftreten, die tatsächliche Ressourcennutzung zwischen 83-100 Prozent liegt. Trotzdem konnte nachgewiesen werden, dass die Zusammensetzung der Pollenladungen einiger Wildbienenarten nicht zwangsläufig mit dem Pollen der Blütenressource übereinstimmte, an der das jeweilige Tier festgestellt wurde; dies gilt vor allem für Arten, die an *Centaurea stoebe* gefangen wurden (u.a. *Andrena carbonaria* agg., *Andrena flavipes*). Über die Reichweite von Wildbienen beim Pollensammeln liegen bisher nur wenige Informationen vor; mit Hilfe der Pollenanalyse konnten Rückschlüsse über die Aktionsradien von Wildbienenarten bei der Nahrungssuche getroffen werden, welche auch für kleinere Arten zurückgelegte Entfernungen beim Pollensammeln über 1200 m belegen konnte.

Die Anwendung der Pollenanalyse zum Nachweis genutzter Blütenressourcen eignet sich vor allem in Kombination mit detaillierten Informationen über den Zeitpunkt und den Ort des Blütenbesuchers in Verbindung mit der Kenntnis über die zur Verfügung stehenden Blütenressourcen und ihre Blütendichte.

Literatur

- Allen-Wardell, G., Bernhardt, P., Bitner, R., Burquez, A., Buchmann, S., Cane, J., Cox, P. A., Dalton, V., Feinsinger, P., Ingram, M., Inouye, D. Jones, C.E., Kennedy, K., Kevan, P., Koopowitz, H. Medellin, R., Medellin-Morales, S & Nabhan, G. P. (1998): The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. - *Conservation Biology* 12 (1): 8-17.
- Artz, D.R. & Waddington, K.D. (2006): The effects of neighbouring tree islands on pollinator density and diversity, and on pollination of a wet prairie species, *Asclepias lanceolata* (Apocynaceae). - *Journal of Ecology* 94: 597-608.
- Batra, S.W.T. (1995): Bees and pollination in our changing environment. - *Apidologie* 26: 361-370.
- Biesmeijer, J.C., Roberts, S.P.M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A.P., Potts, S.G., Kleukers, R., Thomas, C.D., Settele, J. & Kunin, W.E. (2006): Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. - *Science* 313: 351-354.
- Bosch, J. & Kemp, W.P. (2002): Developing and establishing bee species as crop pollinators: the example of *Osmia* spp. (Hymenoptera: Megachilidae) and fruit trees. - *Bulletin of Entomological Research* 92: 3-16.
- Buchmann, S.L. & Nabhan, G.P. (1996): *The forgotten pollinators*. – Island Press, Washington DC, 292 S.
- Carreck, N.L., Osborne, J.L., Capaldi, E.A. & Riley, J.R. (1999): Tracking bees with radar. - *Bee World* 80 (3): 124-131.
- Carvell C., Meek, W.R., Pywell, R.F. & Nowakowski, M. (2004): The response of foraging bumblebees to successional change in newly created arable fields margins. - *Biological Conservation* 118: 327-339.
- Carvell, C., Westrich, P., Meek, W.R., Pywell, R.R. & Nowakowski, M. (2006): Assessing the value of annual and perennial forage mixtures for bumblebees by direct observation and pollen analysis. - *Apidologie* 37: 326-340.
- Celary, W. (2002): The ground-nesting solitary bee, *Dasygaster thoracica* Baer, 1853 (Hymenoptera, Apoidea, Mellitidae) and its life history. - *Folia biologica* 50 (3/4): 191-198.
- Chapman, R.E., Wang, J. & Bourke, A.F. (2003): Genetic analysis of spatial foraging patterns and resource sharing in bumble bee pollinators. - *Molecular Ecology* 12: 2801-2808.
- Corbet, S.A., Williams, I.H. & Osborne, J.L. (1991): Bees and the pollination of crops and wild flowers in the European Community. - *Bee World* 72: 47-59.
- Darvill, B., Knight, M.E. & Goulson, D. (2004): Use of genetic markers to quantify bumblebee foraging range and nest density. - *Oikos* 107: 471-478.
- Diaz-Losada, E., Ricciardelli-D'Albore, G. & Pilar Saa-Otero, M. (1998): The possible use of honeybee pollen loads in characterising vegetation. - *Grana* 37: 155-163.
- Dramstadt, W. (1996): Do bumblebees (Hymenoptera, Apoidea) really forage close to their nest? - *Journal of Insect Behaviour* 9 (2): 163-182.
- Dupont, Y.L. & Nielsen, B.O. (2006): Species composition, feeding specificity and larval trophic level of flower-visiting insects in fragmented versus continuous heathlands in Denmark. - *Biological Conservation* 131: 475-485.

- Forup, M.L. & Memmott, J. (2005): The restoration of plant-pollinator interactions in Hay Meadows. - *Restoration Ecology* 13 (2): 265-274.
- Gathmann, A. & Tschardtke, T. (2002): Foraging ranges of solitary bees. - *Journal of Animal Ecology* 71: 757-764.
- Goulson, D. & Stout, J.C. (2001): Homing ability of the bumblebee *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apoidea). - *Apidologie* 32: 105-111.
- Goulson, D., Hanley, M.E., Darvill, B., Ellis, J.S. & Knight, M.E. (2005): Causes of rarity in bumblebees. - *Biological Conservation* 122: 1-8.
- Greenleaf, S.S. & Kremen, C. (2006): Wild bee species increase tomato production and respond differently to surrounding land use in Northern California. - *Biological Conservation* 133: 81-87.
- Internet: www.dwd.de/de/FundE/Klima/KLIS/daten/online/nat/index.htm
- Kearns, C.A., Inouye D. & Waser, N.M. (1998): Endangered mutualisms: The conservation of Plant-Pollinator Interactions. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29: 83-112.
- Kevan, P.G. (1999): Pollinators as bioindicators of the state of the environment: species, activity and diversity. - *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74: 373-393.
- Klein, A.-M., Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. (2004): Foraging trip duration and density of megachilid bees, eumenid wasps and pompilid wasps in tropical agroforestry systems. - *Journal of Animal Ecology* 73: 517-525.
- Knight, M.E., Martin, A.P., Bishop, S., Osborne, J.L., Hale, R.J., Sanderson, R.A. & Goulson, D. (2005): An interspecific comparison of foraging range and nest density of four bumblebees (*Bombus*) species. - *Molecular Ecology* 14: 1811-1820.
- Kohl, A. (1988): Der Corbicular-Pollen von Hummelarten (*Bombus*, Hymenoptera, Apoidea) als Nachweis der im Jahreslauf besuchten Pflanzenarten und Phytozönosen. - Dissertation Universität Freiburg, Fakultät für Biologie, 178 S.
- Kohl, A. (1989): Untersuchungen von eingetragenen Pollen bei in künstlichen Nestern gehaltenen Hummelarten (Hymenoptera, Apoidea) und Rekonstruktion der besuchten Phytozönosen im Jahresverlauf. - *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 17: 713-718.
- Kraemer, M.E. & Favi, F.D. (2005): Flower phenology and pollen choice of *Osmia lignaria* (Hymenoptera: Megachilidae) in Central Virginia. - *Environmental Entomology* 34 (6): 1593-1605.
- Kratochwil, A. (1984): Pflanzengesellschaften und Blütenbesucher-Gemeinschaften: Biozöologische Untersuchungen in einem nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasen (Mesobrometum) im Kaiserstuhl (Südwestdeutschland). - *Phytocoenologia* 11 (4): 455-669.
- Kratochwil, A. & Klatt, M. (1989): Apoide Hymenopteren an Ruderalstellen der Stadt Freiburg i. Br. (BRD) - submediterrane Faunenelemente an Standorten kleinräumig hoher Persistenz. - *Zool. Jb. Syst.* 116: 379-389.
- Kratochwil, A. (2003): Bees (Hymenoptera, Apoidea) as keystone-species: specifics of resource and requisite utilisation in different habitat types. - *Berichte der Reinh.-Tüxen-Gesellschaft* 15: 59-77.
- Kremen, C., Williams, N.M., Bugg, R.L., Fay, J.P. & Thorp, R.W. (2004): The area requirements of an ecosystem service: crop pollination by native bee communities in California. - *Ecology Letters* 7: 1109-1119.

- Kreyer, D., Oed, A., Walther-Hellwig, K. & Frankl, R. (2004): Are forests potential landscape barriers for foraging bumblebees? Landscape scale experiments with *Bombus terrestris* agg. and *Bombus pascuorum* (Hymenoptera, Apidae). - *Biological Conservation* 116: 111-118.
- Krüss, A. (1994): Die Stechimmen der Sandhausener Dünen. - *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.* 80: 223–240.
- Larson, D.L., Royer, R.A. & Royer, M. (2006): Insect visitation and pollen deposition in an invaded prairie plant community. - *Biological Conservation* 136: 148-159.
- Marquez, J., Bosch, J. & Vicens, N. (1994): Pollens collected by wild and managed populations of the potential orchard pollinator *Osmia cornuta* (Latr.) (Hym., Megachilidae). - *Journal of Applied Entomology* 117: 353-359.
- Martin, A.P., Carreck, N.L., Swain, J.L., Goulson, D., Knight, M.E., Hale, R.J., Sanderson, R.A. & Osborne, J.L. (2006): A modular system for trapping and mass-marking bumblebees: applications for studying food choice and foraging range. - *Apidologie* 37: 341-350.
- Moore, P.D. & Webb, J.A. (1978): *An illustrated guide to pollen analysis.* Hodder and Stoughton. London. 133 S.
- Nakano, C. & Washitani, I. (2003): Variability and specialization of plant-pollinator systems in a northern maritime grassland. - *Ecological Research* 18: 221-246.
- O'Neill, K. M., O'Neill, R. P. & Fultz, J. (2004): Composition of pollen loads of *Megachile rotundata* in relation to flower diversity (Hymenoptera: Megachilidae). - *Journal of the Kansas Entomological Society* 77 (4): 619-625.
- Osborne, J.L., Clark, S.J., Morris, R.J., Williams, I.H., Riley, J.R., Smith, A.D., Reynolds, D.R. & Edwards, A.S. (1999): A landscape-scale study of bumble bee foraging range and constancy, using harmonic radar. - *Journal of Applied Ecology* 36: 519-533.
- Petanidou, T., Ellis, W.N., Margaris, N.S. & Vokou, D. (1995): Constraints on flowering phenology in a phryganic (east Mediterranean shrub) community. - *American Journal of Botany* 82: 607-620.
- Pilar de-Sá-Otero, M., Armesto-Baztán, S. & Diaz-Losada, E. (2005): Initial data on the specific heterogeneity found in the bee pollen loads produced in the “Baixa Limia-Serra do Xurès” nature reserve. - *Acta Bot. Galicia* 152 (3): 361-375.
- Pywell, R.F., Warman E.A., Carvell, C., Sparks, T.H., Dicks, L.V., Bennett, D., Wright, A., Critchley, C.N.R. & Sherwood, A. (2005): Providing foraging resources for bumblebees in intensively farmed landscapes. - *Biological Conservation* 121: 479-494.
- Quiroz-Garcia, D.L., Martinez-Hernandez, E., Palacios-Chavez, R. & Galindo-Miranda, N.E. (2001): Nest provisions and pollen foraging in three species of solitary bees (Hymenoptera: Apidae) from Jalisco, Mexico. - *Journal of the Kansas Entomological Society* 74 (2): 61-69.
- Richards, K.W. (1993): Non-Apis bees as crop pollinators. - *Revue Suisse de Zoologie* 100 (4): 807-822.
- Ricketts, T.H. (2001): The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. - *The American Naturalist* 158 (1): 87-99.
- Saure, C. (1992): Die Stechimmenfauna der Binnendüne Baumberge in Berlin-Heiligensee im Vergleich mit anderen Trockengebieten in Berlin und Umgebung (Insecta: Hymenoptera Aculeata). - *Berliner Naturschutzblätter* 36 (1): 38-57.
- Sawyer, R. (1981): *Pollen identification for beekeepers.* - University College Cardiff Press. Cardiff, 112 S.

- Schmid-Egger, C., Risch, S. & Niehuis, O. (1995): Die Wildbienen und Wespen in Rheinland-Pfalz (Hymenoptera, Aculeata). Verbreitung, Ökologie und Gefährdungssituation. - Fauna Flora Rheinland-Pfalz, Beiheft 16. 296 S.
- Sipes, S.D. & Tepedino, V.J. (2005): Pollen-host specificity and evolutionary patterns of host switching in a clade of specialist bees (Apoidea: Diadasiinae). - Biological Journal of the Linnean Society 86: 487-505.
- Walther-Hellwig, K. & Frankl, R. (2000): Foraging habitats and foraging distances of bumblebees, *Bombus* spp. (Hym., Apidae) , in an agricultural landscape. - Journal of Applied Entomology 124: 299-306.
- Wesslerling, J. (1996): Habitatwahl und Ausbreitungsverhalten von Stechimmen (Hymenoptera: Aculeata) in Sandgebieten unterschiedlicher Sukzessionsstadien. - Dissertation, Cuvillier, Göttingen, 121 S.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I. & Tschardt, T. (2006a): Bumblebees experience landscapes at different spatial scales: possible implications for coexistence. - Oecologia 149: 289-300.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I. & Tschardt, T. (2006b): Foraging trip duration of bumblebees in relation to landscape-wide resource availability. - Ecological Entomology 31: 389-394.
- Westrich, P. & Schmidt, K. (1986): Methoden und Anwendungsgebiete der Pollenanalyse bei Wildbienen (Hymenoptera, Apoidea). - Linzer biol. Beitr. 18 (2): 341-360.
- Westrich, P. & Schmidt, K. (1987): Pollenanalyse, ein Hilfsmittel beim Studium des Sammelverhaltens von Wildbienen (Hymenoptera, Apoidea). - Apidologie 18 (2): 199-214.
- Westrich, P. (1989): Die Wildbienen Baden-Württembergs. - Ulmer, Stuttgart, 972 S.
- Williams, N.M. & Tepedino, V.J. (2003): Consistent mixing of near and distant resources in foraging bouts by the solitary mason bee *Osmia lignaria*. - Behavioral Ecology 14 (1): 141-149.
- Zander, E. (1935): Beiträge zur Herkunftsbestimmung bei Honig. I. Pollengestaltung und Herkunftsbestimmung bei Blütenhonig mit besonderer Berücksichtigung des deutschen Trachtgebietes. Verlag der Reichsfachgruppe Imker. Berlin. 324 S.
- Zehm, A., Storm, C., Nobis, M., Gebhardt, S. & Schwabe, A. (2002): Beweidung in Sand-Ökosystemen - Konzept eines Forschungsprojektes und erste Ergebnisse aus der nördlichen Oberrheinebene
- Zehm, A. & Zimmermann, K. (2004): Sandgebiete in der hessischen Oberrheinebene: Untersuchungsflächen und Untersuchungsansatz des BMBF-Projektes „Sand-Ökosysteme im Binnenland“. - In: Beweidung und Restitution als Chancen für den Naturschutz? NNA-Ber. 17, H.1: 15-26.

Kapitel 5

Zur Bedeutung von isolierten Sandflächen und ihrem Blütenangebot für Wildbienen (Hymenoptera, Apoidea) in Agrarlandschaften

Einführung

Die Zerstörung und Fragmentierung von Lebensräumen stellt eine der größten Bedrohungen für die globale Biodiversität dar (Saunders 1991). Fragmentierung bezieht sich auf voneinander isolierte Lebensräume, welche (oft durch menschlichen Einfluss) durch die Trennung eines ursprünglich größeren Gebietes entstanden sind (Cane 2001). Diese Isolation von Flächen, verbunden mit Lebensraumverlust, hat in den letzten Jahrzehnten vor allem durch die Intensivierung der Landwirtschaft und Veränderungen in der Landnutzung in Zentral- und Westeuropa deutlich zugenommen und besitzt Auswirkungen auf die Aussterbewahrscheinlichkeit, die Artendiversität sowie die Individuendichten von Pflanzen und Tieren und kann negative Auswirkungen auf die Funktion und Stabilität von Ökosystemen haben (Baur & Erhardt 1995, Rosenzweig 1995, Hector et al. 2001, Larsen et al. 2005).

Der Verlust der Biodiversität von bestäubenden Insekten ist besonders schwerwiegend wegen ihrer funktionellen Bedeutung für die Reproduktion der Pflanzen, da viele Nutzpflanzen, aber auch Wildkräuter auf die Bestäubung durch Bestäuber-Gemeinschaften angewiesen sind (Corbet et al. 1991, Biesmeijer et al. 2006). Auch Wildbienen, die z.T. durch den Rückgang der Honigbienen wichtige Bestäuber darstellen, sind durch die Zerstörung ihrer Lebensräume stark gefährdet (Waser et al. 1996, Kevan 1999, Kleijn & Langevelde 2006).

Habitatfragmentierung in Verbindung mit zunehmender Isolation von naturnahen Lebensräumen kann sowohl zu einer Abnahme der Bestäuberdichte als auch der Diversität von Wildbienen, zu Veränderungen im Bestäuberverhalten und ganz generell zu Störungen der Pflanze-Bestäuber-Interaktionen führen (Steffan-Dewenter & Tscharntke 1999, Aizen et al. 2002, Goverde et al. 2002, Lennartsson 2002, Artz & Waddington 2006), die z.B. zur Folge haben, dass ein geringerer Samenansatz bei Pflanzen erfolgt (Jennersten 1988, Murren 2002, Artz & Waddington 2006).

Trotzdem sind nicht alle Arten gleichmäßig von den Folgen der Habitatfragmentierung betroffen, da z.B. Arten mit geringen Ausbreitungsfähigkeiten und Spezialisten stärker betroffen sein sollten, wenn die Habitatgröße vermindert wird bzw. die Habitatisolation zunimmt (Rathke & Jules 1993, Steffan-Dewenter & Tscharntke 2000, Thomas 2000). In landwirtschaftlich genutzten Gebieten können extensiv genutzte Lebensräume oder Brachen die Bestäuber-Aktivitäten in der umgebenen Landschaftsmatrix verstärken (Ricketts 2004, Chacoff & Aizen 2006, Cane et al. 2006), so dass die Restitution bzw. Erhaltung von blütenreichen Flächen gerade innerhalb der intensiv landwirtschaftlich genutzten Gegenden besonders wichtig ist und durch die Vernetzung von Lebensräumen der Pollentransfer zwischen fragmentierten Landschaftsteilen erleichtert werden könnte (Townsend & Levey 2005, Carvell et al. 2006).

Obwohl der Flugradius von Hummeln während ihrer Nahrungssuche mehrfach untersucht wurde (Dramstadt 1996, Osborne et al. 1999, Walther-Hellwig & Frankl 2000, Chapman et al. 2003, Knight et al. 2005, Westphal et al. 2006), ist über den Aktionsradius vieler Wildbienenarten bislang wenig bekannt; sie scheint jedoch in der Regel mit der Körpergröße zu korrelieren (Gathmann & Tschardtke 2002, Artz & Waddington 2006). Die Distanzen, welche während eines „foraging trips“ zurückgelegt werden, können indirekt über dessen Dauer (Gathmann & Tschardtke 2002, Klein et al. 2004) oder auch über die Pollenanalyse (Kapitel 4) ermittelt werden.

Zum Einfluss von Fragmentierung und Habitatisolation liegen bisher nur wenige Untersuchungen vor, welche sich auf der community-Ebene mit den Interaktionen zwischen Pflanzen und Bestäubern beschäftigen (Donaldson et al. 2002, Dupont & Nielsen 2006). Die meisten Arbeiten wurden auf der Basis einzelner Pflanzen- und Bestäuberarten (Goverde et al. 2002) oder auf der Ebene von einzelnen Pflanzenarten in Verbindung mit der Bestäubergemeinschaft durchgeführt (Jennersten 1988, Steffen-Dewenter & Tschardtke 1999, Murren 2002, Ricketts 2004, Larsen et al. 2005).

Im Rahmen dieser Arbeit sollen die folgenden Hypothesen überprüft werden:

- Mit zunehmender Isolation von Sandflächen nimmt die Artendiversität, Individuendichte und Blütenbesuchsrate der Wildbienen im Vergleich zu nicht-isolierten Sandflächen ab.
- Die Habitatisolation wirkt sich auf die Zusammensetzung von Wildbienen-gemeinschaften aus.
- Mit zunehmender Isolation der Flächen nimmt der Anteil von großen Wildbienenarten zu.
- Generalistische Wildbienenarten sind von der Habitatisolation weniger betroffen als spezialisierte Arten.

Material und Methoden

Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungen fanden in zwei Sandgebieten der hessischen Oberrheinebene statt, die sich im Raum Darmstadt etwa 30 km südlich von Frankfurt/Main befinden (Abb. 5.1a).

Das FFH-Gebiet „Rotböhl“ mit einer Größe von 4,2 ha wird durch einen Dünenrest geprägt, welcher durch ein Mosaik verschiedener seltener Pflanzengesellschaften (u.a. Corynephoralia- und Allio-Stipetum-Bestände) charakterisiert ist (Stroh 2006).

Das Gebiet des Griesheimer Sandes wurde bis Mitte der vierziger Jahre als ein großflächig zusammenhängender Truppenübungsplatz intensiv zu militärischen Zwecken genutzt (Zehm & Zimmermann 2004). Die zunehmende Besiedlung und Einführung landwirtschaftlicher Nutzung führte zu einer Fragmentierung der Flächen, so dass im Naturschutz- und FFH-

Gebiet „Griesheimer Düne und Eichwäldchen“ nur noch Reste der ursprünglichen basenreichen Sand- und Steppenrasen zu finden sind. Charakteristisch für das vorherrschende subkontinentale Regionalklima (Ambos & Kandler 1987) sind hohe mittlere Jahrestemperaturen von 9-10 °C in Verbindung mit eher niedrigen durchschnittlichen Niederschlagsmengen, die bei etwa 700 mm pro Jahr liegen (Walter & Lieth 1967). Die beiden Untersuchungsjahre sind durch mittlere Temperaturen von 10,7 °C und 11,0 °C, Jahresniederschläge von 556 mm bzw. 524 mm und eine mittlere jährliche Sonnenscheindauer von 1632 Stunden bzw. 1770 Stunden (Mittelwerte der Jahre 2004 und 2005; Daten vom Flughafen Frankfurt, Internet) charakterisiert, welche sich in etwa im Langzeitdurchschnitt befinden.

Methoden

Die Untersuchungen der Wildbienen und die Erfassung der Blütenressourcen fanden im Zeitraum von Anfang April bis Anfang September in den Jahren 2004 und 2005 statt.

Am „Rotböhl“ wurden insgesamt 12 Flächen einer Größe von je 200 m² untersucht, von denen sich, ausgehend von den pflanzensoziologischen Leitbildflächen des FFH-Gebietes, jeweils 3 Flächen entlang eines zunehmenden Isolationsgradienten anordnen (siehe Abb. 5.1b). Die Rasterflächen C6, B7 und C7 von Fläche (1) repräsentieren einen Flächentyp, der sich unmittelbar westlich an das Naturdenkmal anschließt. Die Untersuchungsfläche (2) befindet sich ohne unmittelbaren Anschluss südlich des Naturdenkmals, während die Fläche (3) völlig isoliert liegt und beide von ackerbaulich genutzten Flächen umgeben sind.

Die Fläche (1) wird durch Eselbeweidung gepflegt, wurde aber nicht mit Mahd- oder Rechgut von Leitbildflächen inokuliert. Die ehemalige Ackerfläche mit den beiden Untersuchungsflächen (2) und (3) wird einmal jährlich gemulcht. Auf der Fläche (3) mit G7, G7/8 und G8 wurde außerdem im Jahr 1995 ein Auftrag mit nährstoffarmen Sand durchgeführt.

Im Griesheimer Sand befinden sich insgesamt 15 Untersuchungsflächen (à 200 m²), von denen 9 Flächen im Gebiet des NSG „Griesheimer Düne und Eichwäldchen“, sowie je 3 Flächen auf zwei verschiedenen stark isolierten und fragmentierten Sandflächen ausgewählt wurden. Die Sandfläche am „Streitgewann“ liegt vom NSG „Griesheimer Düne“ etwa 900 m in nordöstlicher Richtung im direkten Anschluss an die seit 2004 restituierte eigentliche Streitgewann-Fläche, umgeben von landwirtschaftlich genutzten Äckern bzw. brachliegenden Flächen, während sich die isolierte Sandfläche „Wald“ etwa 1 km südöstlich der Griesheimer Düne, umgeben von Waldgebiet und Brachflächen, befindet. Auf beiden Flächen findet eine jährliche kurzfristige Schafbeweidung im frühen Herbst statt.

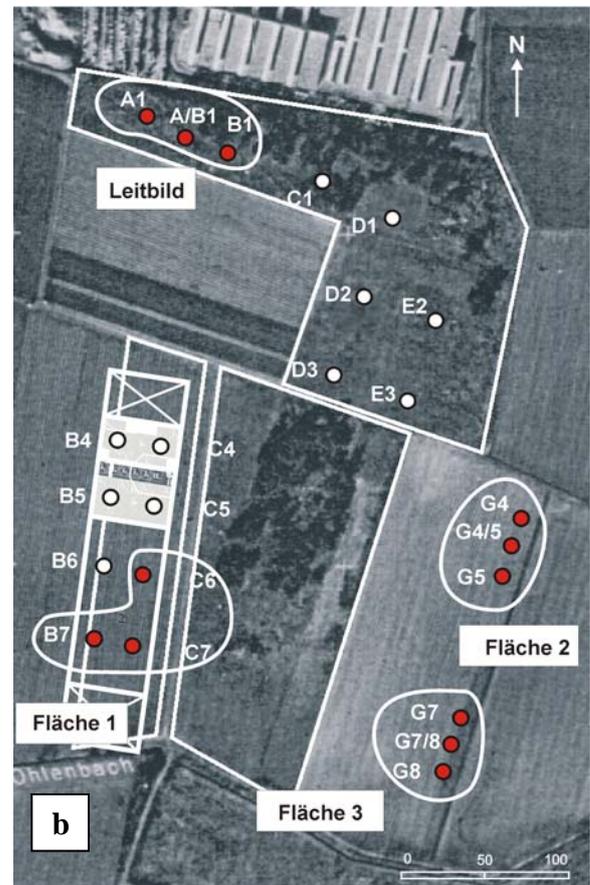
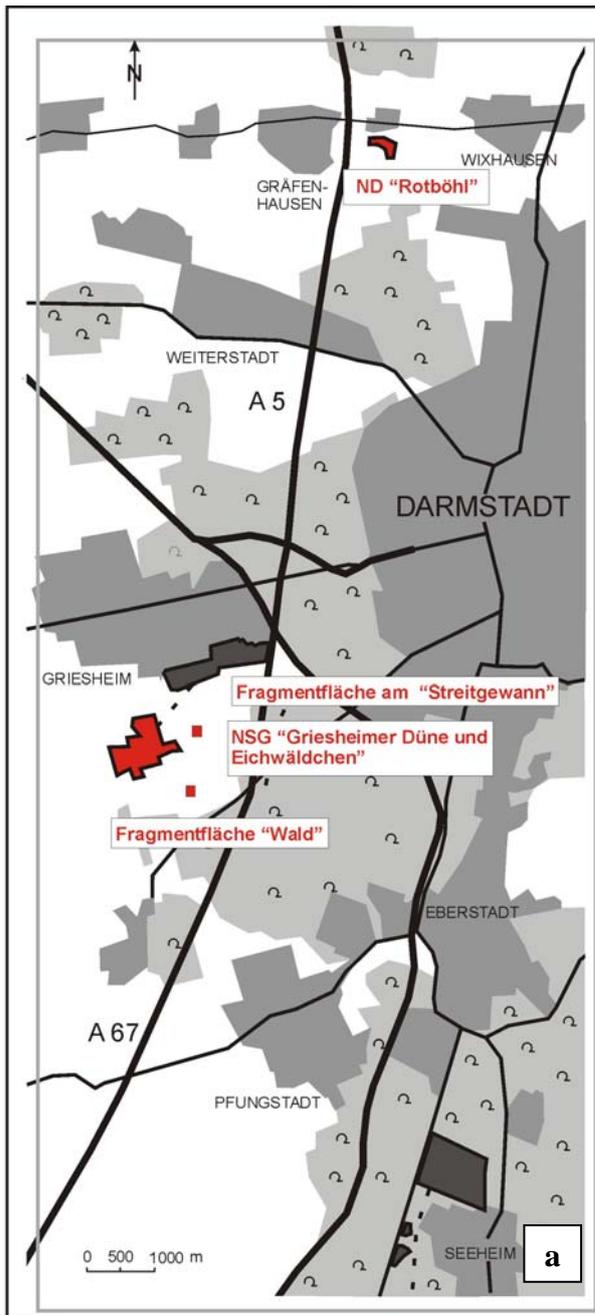


Abb. 5.1: a) Übersicht der Flächen mit den beiden Untersuchungsgebieten ND „Rotböhl“ und Griesheimer Sand. b) Untersuchungsdesign im ND „Rotböhl“

Auf allen Untersuchungsflächen erfolgte die Erfassung der Wildbienen je nach Wetterlage 1-2 mal pro Woche für 15 Minuten bei ähnlichen Bedingungen (sonnig, wenig Wind, Temperaturen ab ca. 12 °C) per Kescherfang an allen blühenden entomophilen Pflanzenarten, wobei die Begehung der Flächen jeweils in unterschiedlicher Reihenfolge durchgeführt wurde. Eine Differenzierung von Pollen bzw. Nektar sammelnden Tieren fand nicht statt. Diejenigen Wildbienenarten, die im Feld eindeutig anzusprechen waren (*Dasypoda hirtipes*, *Andrena carbonaria* agg., *Bombus humilis*, *Bombus terrestris* (beinhaltet alle Arten der *Bombus terrestris/lucorum*-Gruppe), *Bombus lapidarius*, *Nomioides minutissimus*, *Tetralonia macroglossa*), wurden lediglich durch Belegtiere dokumentiert und in den folgenden Aufnahmen nur noch protokolliert. Alle anderen Arten wurden zur späteren Determination durch

Kälte (-20 °C) abgetötet. Die Honigbiene (*Apis mellifera*) wurde aufgrund ihres semi-domestizierten Auftretens von den Untersuchungen ausgeschlossen.

Die Nomenklatur der Wildbienen erfolgte mit Ausnahme von *Andrena dorsata* und *Andrena propinqua* nach Westrich (1989) auf der Basis folgender Bestimmungsliteratur: Mauss 1996, Scheuchl 1995, Scheuchl 1996, Scheuchl & Schmid-Egger 1997, Amiet et al. 1999, Amiet et al. 2001.

Da für das Bundesland Hessen keine Rote Liste für Wildbienen existiert, wurden neben der Roten Liste Deutschlands (Bundesamt für Naturschutz 1998) auch die Listen Baden-Württembergs (Westrich et al. 2000) und von Rheinland-Pfalz (Schmid-Egger et al. 1995) herangezogen. Die Einteilung von Wildbienenarten in Sandleitarten wurde mit Hilfe verschiedener Literaturangaben durchgeführt (Westrich 1989, Saure 1992, Krüss 1994, Schmid-Egger et al. 1995) und bezieht sich nur auf die regional in den Sandgebieten vorgefundenen Arten.

Zusätzlich wurde wöchentlich die Menge der blühenden entomophilen Pflanzenarten jeder Fläche nach der Methode von Kratochwil (1984) aufgenommen und die Deckung dieser Arten geschätzt. Außerdem wurden für alle Flächen Vegetationsaufnahmen nach Braun-Blanquet durchgeführt (auf einer Größe von 80 m² im Mittelpunkt der Flächen). Die Angaben zur mittleren Artenzahl der Pflanzen, mittleren Deckung von Kräutern und Gräsern bzw. des Offenbodens, mittleren Deckung der blühenden Pflanzenarten als auch zur mittleren Anzahl der blühenden Pflanzenarten wurden zur Charakterisierung der Flächentypen verwendet.

Um die Reichweite der oligolektischen Art *Andrena vaga* zu ermitteln, wurde die Dauer von Sammelflügen in den Jahren 2005 und 2006 untersucht. Dazu wurden die Tiere direkt an ihrem Nistplatz (mit Opalithzeichenplättchen aus dem Imkereibedarf) individuell markiert (2005: 48 Individuen und 2006: 136 Individuen) und an 2 bzw. 7 Tagen zwischen 9 und 17 Uhr beobachtet sowie die Zeitdauer der Sammelflüge und der darauffolgenden Pausen aufgenommen.

Zur Untersuchung der Raumnutzung von *Tetralonia macroglossa* wurden 2006 insgesamt fünf Flächen ihrer Blütenressource *Malva alcea* ausgewählt, welche sich in unterschiedlichen Entfernungen zueinander befinden (siehe Abb. 5.2, Tab. 5.1). Die Individuen jeder Fläche wurden mit unterschiedlichen Farben (Opalithzeichenplättchen aus dem Imkereibedarf) individuell markiert (insgesamt 160 Tiere) und jede Fläche an insgesamt 6 Tagen für 1 Stunde begangen, um die Tiere wiederzufangen; dabei wurde jedes wiedergefangene Individuum pro Tag nur einmal gezählt.

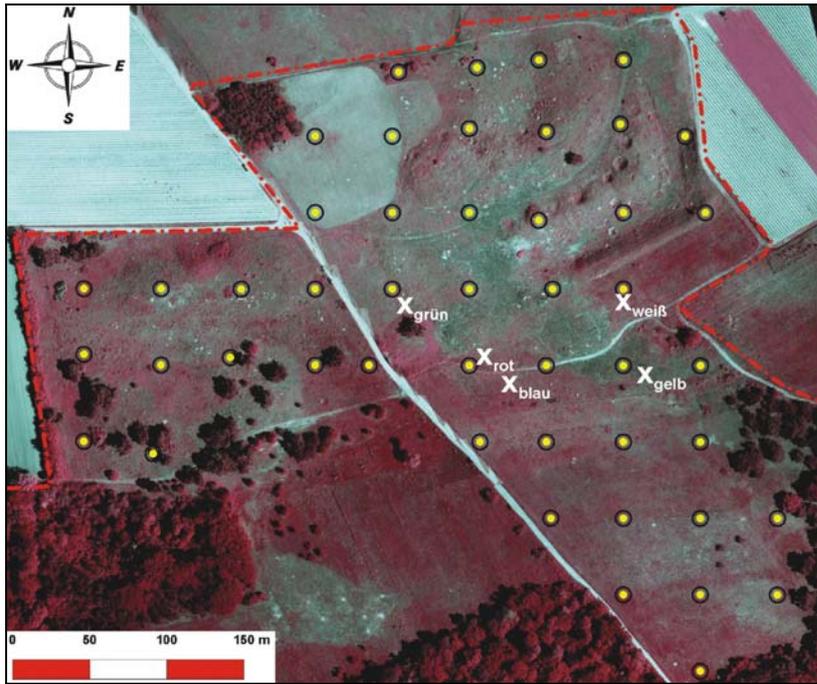


Abb.5.2: Untersuchungsflächen zur Raumnutzung von *Tetralonia macroglossa* im NSG „Griesheimer Düne und Eichwäldchen“ (Entfernungen siehe Tab. 5.1)

Tab. 5.1: Entfernungen der verschiedenen Untersuchungsflächen zur Raumnutzung von *Tetralonia macroglossa* im NSG „Griesheimer Düne und Eichwäldchen“ (siehe auch Abb. 5.2).

| von | nach | von | nach | von | nach | von | nach |
|------|-------------|-----|-------------|------|------------|------|------------|
| Grün | Weiß: 140 m | Rot | Blau: 20 m | blau | Gelb: 87 m | Gelb | Weiß: 50 m |
| | Rot: 67 m | | Gelb: 103 m | | Weiß: 83 m | | |
| | Blau: 83 m | | Weiß: 100 m | | | | |
| | Gelb: 160 m | | | | | | |

Statistische Auswertung

Die Analyse des Einflusses der unabhängigen Variablen „Jahr“ und „Flächentyp“ auf die Wildbienen (Gesamtarten- und -individuenzahlen mit und ohne Hummeln, Arten- und Individuenzahlen der Hummeln und RL-Arten) als auch auf die Vegetations-Parameter (Artenzahlen Pflanzen, Anzahl blühender entomophiler Pflanzenarten, Deckung der Kräuter, Gräser und Gesamtvegetation sowie des Offenbodens und der blühenden entomophilen Pflanzenarten) wurde mit gemischt-linearen Modellen (SAS 9.1, proc mixed) durchgeführt. Dabei wurden die folgenden Kovarianzstrukturen getestet und diejenigen mit den besten AKAIKE-Werten (AIC) ausgewählt: autoregressive (1), heterogenous autoregressive (1), autoregressive moving averages (1,1), unstructured, compound symmetry und Huynh-Feldt. Für die multiplen Mittelwertvergleiche wurde der Tukey-Test angewendet. Die Analysen der Arten- und Individuendichten der Wildbienen wurden aufgrund des dominanten, weit verbreiteten Auftretens der Gattung *Bombus* jeweils „mit“ bzw. „ohne“ Hummeln durchgeführt.

Die Vegetationszusammensetzung der Untersuchungsflächen bzw. die Artenzusammensetzung der Wildbienengemeinschaft wurde über eine Detrended Correspondence Analysis (DCA) mit dem Programm PC-ORD 5.0 ermittelt. Für die Analyse der Vegetation wurde die

Braun-Blanquet-Artmächtigkeit zu einer neunstufigen Ordinalskala transformiert. Die Einstellungen „downweighting of rare species“ und „rescale axes“ wurden verwendet und die Korrespondenzanalysen auf der Basis von 26 Segmenten durchgeführt.

Der Zusammenhang zwischen den ermittelten Umweltfaktoren und der Struktur der Wildbienenengemeinschaften wurde mit der Canonical Correspondence Analysis (CCA) überprüft, wobei die folgenden Einstellungen verwendet wurden: Skalierung der Achsen nach der „Hill’s method“ und optimale Anpassung der Arten an die Umweltfaktoren mit „linear combination scores“. Zur Überprüfung der Signifikanz der ersten Achse wurde ein Monte Carlo-Test durchgeführt. Die Korrelation der Arten mit den Achsen wurde in PC-ORD über den Pearson-Korrelationskoeffizienten berechnet.

Ergebnisse

Vegetation am Rotböhl

Die Leitbildflächen, welche sich im nördlichen Bereich des ND „Rotböhl“ befinden und schon seit dem Jahr 1938 aufgrund der seltenen Dünenvegetation unter Schutz gestellt wurden, werden durch die Kombination vieler gefährdeter Pflanzenarten mit eher als „Ruderalarten“ einzustufender Pflanzen gekennzeichnet (Abb. 5.3a-b): *Festuca duvalii*, *Koeleria glauca*, *Corynephorus canescens*, *Sedum acre*, *Helichrysum arenarium*, *Hieracium pilosella*, *Jasione montana*, *Scabiosa canescens*, aber auch die Arten mit eher ruderalem Schwerpunkt: *Centaurea stoebe*, *Vicia villosa* und *Echium vulgare*.

Die Fläche 1 (C6, B7, C7) spiegelt die Entwicklung von Sandflächen ohne Inokulation, aber mit Beweidung wider; sie wird vor allem durch ausgesprochene Ruderalarten bzw. Pionierpflanzen dominiert: *Amaranthus retroflexus*, *Chenopodium album* agg., *Fallopia convolvulus*, *Berteroa incana*, *Apera spica-venti*, *Sisymbrium altissimum*, während sich die Fläche 2 schon in einem weiter entwickelten, konsolidierteren Ruderalstadium befindet, welches im Bereich der Rasterpunkte G4, G4/5 und G5 u.a. durch die Kombination von *Centaurea stoebe*, *Berteroa incana*, *Calamagrostis epigejos* und *Elymus repens* charakterisiert wird. Die einzelnen Untersuchungsflächen (G7, G7/8 und G8) der Fläche 3, welche durch Streumaterial hochwertiger Sandflächen beimpft wurden, scheinen sich hinsichtlich ihrer Artenzusammensetzung in Richtung der Leitbildflächen zu entwickeln, da sich neben *Centaurea stoebe*, *Berteroa incana* und *Vicia villosa* auch gefährdete Pflanzenarten wie *Silene otites* und *Corynephorus canescens* finden.

Conyza canadensis, Cor var: *Coronilla varia*, Cor can: *Corynephorus canescens*, Cra mon: *Crataegus monogyna* juv., Cre cap: *Crepis capillaris*, Cre tec: *Crepis tectorum*, Cyn off: *Cynoglossum officinalis*, Dac glo: *Dactylis glomerata*, Dia car: *Dianthus carthusianorum*, Dig san: *Digitaria sanguinalis*, Dip ten: *Diplotaxis tenuifolia*, Ech vul: *Echium vulgare*, Ely pun: *Elymus pungens*, Ely rep: *Elymus repens*, Eri ann: *Erigeron annuus*, Ero cic: *Erodium cicutarium*, Ero ver: *Erophila verna*, Eup cyp: *Euphorbia cyparissias*, Fal con: *Fallopia convolvulus*, Fes duv: *Festuca duvalii*, Fes ovi: *Festuca ovina* agg., Fes rub: *Festuca rubra*, Gal alb: *Galium album*, Gal apa: *Galium aparine*, Gal mol: *Galium mollugo*, Ger mol: *Geranium molle*, Ger pus: *Geranium pusillum*, Hel num: *Helianthemum nummularium*, Hel are: *Helichrysum arenarium*, Hel pub: *Helictotrichon pubescens*, Her gla: *Herniaria glabra*, Hie pil: *Hieracium pilosella*, Hol lan: *Holcus lanatus*, Hor mur: *Hordeum murinum*, Hyp per: *Hypericum perforatum*, Hyp cup: *Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum*, Hyp rad: *Hypochaeris radicata*, Jas mon: *Jasione montana*, Koe gla: *Koeleria glauca*, Koe mac: *Koeleria macrantha*, Lam amp: *Lamium amplexicaule*, Lol per: *Lolium perenne*, Mal alc: *Malva alcea*, Med fal: *Medicago falcata*, Med min: *Medicago minima*, Myo ram: *Myosotis ramosissima*, Myo str: *Myosotis stricta*, Oen bie: *Oenothera biennis* s.l., Ono rep: *Ononis repens* s.l., Orn per: *Ornithopus perpusillus*, Pap dub: *Papaver dubium* s.l., Pap rho: *Papaver rhoeas*, Pel ruf: *Peltigera rufescens*, Pet pro: *Petrorhagia prolifera*, Phl are: *Phleum arenarium*, Phl phl: *Phleum phleoides*, Pla lan: *Plantago lanceolata*, Poa ang: *Poa angustifolia*, Poa bul: *Poa bulbosa*, Pol avi: *Polygonum aviculare* agg., Pot arg: *Potentilla argentea*, Pot tab: *Potentilla tabernaemontani*, Pru ser: *Prunus serotina*, Psy are: *Psyllium arenarium*, Que rob: *Quercus robur* juv., Res lut: *Reseda lutea*, Rob pse: *Robinia pseudoacacia* juv., Ros can: *Rosa canina* s.l., Rub cae: *Rubus caesius*, Rub fru: *Rubus fruticosus* agg., Rum ace: *Rumex acetosella* s.l., Rum thy: *Rumex thyrsoiflorus*, Sal kal: *Salsola kali* ssp. *tragus*, Sal pra: *Salvia arvensis*, Sap off: *Saponaria officinalis*, Sax tri: *Saxifraga tridactylites*, Sed acre: *Sedum acre*, Sen jac: *Senecio jacobaea*, Sen ver: *Senecio vernalis*, Set vir: *Setaria viridis*, Sil con: *Silene conica*, Sil lat: *Silene latifolia*, Sil oti: *Silene otites*, Sis alt: *Sisymbrium altissimum*, Sol nig: *Solanum nigrum*, Spe arv: *Spergula arvensis*, Sta rec: *Stachys recta*, Sti cap: *Stipa capillata*, Tan vul: *Tanacetum vulgare*, Tar off: *Taraxacum officinale* agg., Thy pul: *Thymus pulegioides*, Thy ser: *Thymus serpyllum*, Tor rur: *Tortula ruraliformis*, Tra dub: *Tragopogon dubius*, Tri arv: *Trifolium arvense*, Tri cam: *Trifolium campestre*, Tri per: *Tripleurospermum perforatum*, Urt dio: *Urtica dioica*, Ver phl: *Verbascum phlomoides*, Ver arv: *Veronica arvensis*, Ver pra: *Veronica praecox*, Ver ver: *Veronica verna*, Vic ang: *Vicia angustifolia*, Vic hir: *Vicia hirsuta*, Vic lat: *Vicia lathyroides*, Vic vil: *Vicia villosa* s.l., Vio arv: *Viola arvensis*, Vul myu: *Vulpia myuros*.

Hinsichtlich des Jahreseinflusses auf die verschiedenen Vegetationsparameter zeigt sich für die Deckung der Gesamtvegetation kein Unterschied (Tab. 5.2), da zwar die Deckung der Kräuter signifikant abnimmt, was sich auch in der deutlichen Deckungsabnahme der blühenden Pflanzenarten widerspiegelt, aber gleichzeitig eine signifikante Zunahme der Gräserdeckung erfolgt. Bezüglich der Phytodiversität bzw. der Diversität der blühenden entomophilen Pflanzenarten lässt sich kein Jahreseffekt nachweisen.

Tab. 5.2: Mittelwerte der untersuchten Vegetations-Parameter im Gebiet Rotbühl für die beiden Untersuchungsjahre und die verschiedenen Flächen mit Angabe des Standardfehlers in Klammern. G. = Gesamt; MW = Mittelwert; a, b, c = Werte, die durch verschiedene Buchstaben gekennzeichnet sind, unterscheiden sich signifikant; p = Signifikanzlevel, ns = nicht signifikant (Gemischt-lineares Model, SAS, proc mixed).

| | Jahr | Leitbild | Fläche 1 | Fläche 2 | Fläche 3 | MW G. | p Jahr | p Fläche | p Jahr*Fläche |
|------------------------------------|-------|---------------|--------------|--------------|---------------|--------------|--------|----------|---------------|
| Deckung Gesamtvegetation [%] | 2004 | 88,3 (1,7) | 65,0 (13,2) | 98,0 (0) | 85,0 (2,9) | 84,1 (4,6) | ns | 0,0403 | 0,0051 |
| | 2005 | 88,3 (1,7) | 81,7 (6,7) | 98,0 (0) | 65,0 (7,6) | 83,2 (4,2) | | | |
| | MW G. | 88,3 (1,1) ab | 73,3 (7,6)a | 98,0 (0)b | 75,0 (5,8) ab | | | | |
| Deckung Kräuter [%] | 2004 | 58,33 (1,7) | 28,3 (15,9) | 71,7 (6,0) | 61,7 (6,0) | 55,0 (6,2) A | 0,005 | 0,0052 | ns |
| | 2005 | 41,7 (6,0) | 20,0 (2,9) | 56,7 (7,3) | 25,0 (2,9) | 35,8 (4,9) B | | | |
| | MW G. | 50,0 (4,7) a | 24,2 (7,5) b | 64,2 (5,4) a | 43,3 (8,7) ab | | | | |
| Deckung Gräser [%] | 2004 | 13,3 (3,3) | 40,0 (2,9) | 26,7 (6,0) | 23,3 (3,3) | 25,8 (3,4) A | 0,0111 | 0,0014 | ns |
| | 2005 | 16,7 (4,4) | 56,7 (4,4) | 33,3 (4,4) | 30 (5,7) | 34,2 (4,8) B | | | |
| | MW G. | 15,0 (2,6) a | 48,3 (4,4) b | 30,0 (3,7)a | 26,7 (3,3) a | | | | |
| Deckung blühende Pflanzenarten [%] | 2004 | 18,7 (3,1) | 15,9 (2,1) | 22,0 (1,7) | 16,6 (1,3) | 18,3 (2,4) A | 0,0013 | ns | ns |
| | 2005 | 4,1 (0,6) | 4,2 (2,9) | 8,3 (2,0) | 7,1 (2,2) | 5,9 (0,6) B | | | |
| | MW G. | 11,4 (3,6) | 10,0 (4,1) | 15,2 (4,5) | 11,9 (2,4) | | | | |
| Deckung Offenboden [%] | 2004 | 11,7 (1,7) | 33,3 (12,0) | 1,3 (0,3) | 15,0 (2,9) | 15,3 (4,4) | ns | ns | 0,0162 |
| | 2005 | 11,7 (1,7) | 16,7 (6,0) | 1,7 (0,2) | 16,7 (2,1) | 11,7 (2,5) | | | |
| | MW G. | 11,7 (1,1) ab | 25,0 (7,1)a | 1,5 (0,2) b | 15,8 (0,8) ab | | | | |
| Anzahl Pflanzenarten | 2004 | 35,0 (5,2) | 32,67 (0,9) | 36,3 (1,2) | 32,3 (0,7) | 34,1 (1,3) | ns | ns | ns |
| | 2005 | 38,0 (3,5) | 30,3 (1,7) | 33,0 (1,2) | 28,7 (2,7) | 32,5 (1,5) | | | |
| | MW G. | 36,5 (2,9) | 31,5 (1,0) | 34,7 (1,1) | 30,5 (1,5) | | | | |
| Anzahl blühende Pflanzenarten | 2004 | 32,0 (3,1) | 21,3 (2,0) | 31,0 (1,7) | 22,7 (1,3) | 26,8 (1,7) | ns | 0,008 | ns |
| | 2005 | 32,0 (0,6) | 25,3 (2,9) | 32,0 (2,0) | 22,3 (2,2) | 27,9 (1,6) | | | |
| | MW G. | 32,0 (1,4) a | 23,3 (1,8) b | 31,5 (1,2) a | 22,5 (1,1) b | | | | |

Die signifikanten Unterschiede zwischen den untersuchten Flächen beziehen sich vor allem auf die Deckung der Gesamtvegetation der Flächen (1) und (2), da Fläche (2) vor allem durch die hohe Deckung der Kräuter charakterisiert wird, während die Fläche (1) den höchsten Anteil an Offenboden verbunden mit dem höchsten Deckungsgrad an Gräsern besitzt. Die Diversität der blühenden entomophilen Pflanzenarten ähnelt sich vor allem auf den Leitbildflächen und der Fläche (2), sowie den beiden Flächentypen (1) und (3). Die Dichte der Blütenressourcen unterscheidet sich zwischen den verschiedenen Flächentypen nicht signifikant.

Vegetation im Griesheimer Sand

Zwischen den Leitbildflächen der Griesheimer Düne und den beiden Fragmentflächen zeigen sich deutliche Unterschiede in ihrer Pflanzenartenzusammensetzung (Abb. 5.4a-b), da die Flächen im Naturschutzgebiet insgesamt durch eine Kombination von gefährdeten und seltenen Kräutern (u.a. *Alyssum alyssoides* ssp. *gmelinii*, *Helianthemum nummularium*, *Euphorbia cyparissias*, *Ononis repens*) als auch Gräsern (z.B. *Stipa capillata*, *Phleum phleoides*) in Verbindung mit ruderalen Pflanzenarten wie z.B. *Berteroa incana* charakterisiert werden, während sich auf den Fragmentflächen viele Arten von Ackerwildkrautgesellschaften angesiedelt haben, zu denen z.B. *Convolvulus arvensis*, *Apera spica-venti*, *Bromus sterilis*, *Cirsium arvense*, *Hypericum perforatum* zählen.

Auf der Basis dieser Korrespondenzanalyse wurden die 9 Untersuchungsflächen der Griesheimer Düne in drei verschiedene Typen eingeteilt: Leitbild (1), welches auch durch das Vorhandensein verschiedener ruderaler Pflanzenarten wie z.B. *Campanula rapunculus*, *Elymus repens*, *Trifolium repens*, *Vicia villosa* zu den Fragmentflächen vermittelt, während das Leitbild (2) vor allem durch *Stipa capillata* dominiert wird und Leitbild (3), welches sich durch das Vorkommen verschiedener blühender Pflanzenarten wie *Salvia pratensis* und *Potentilla tabernaemontani* von den anderen Flächen unterscheidet.

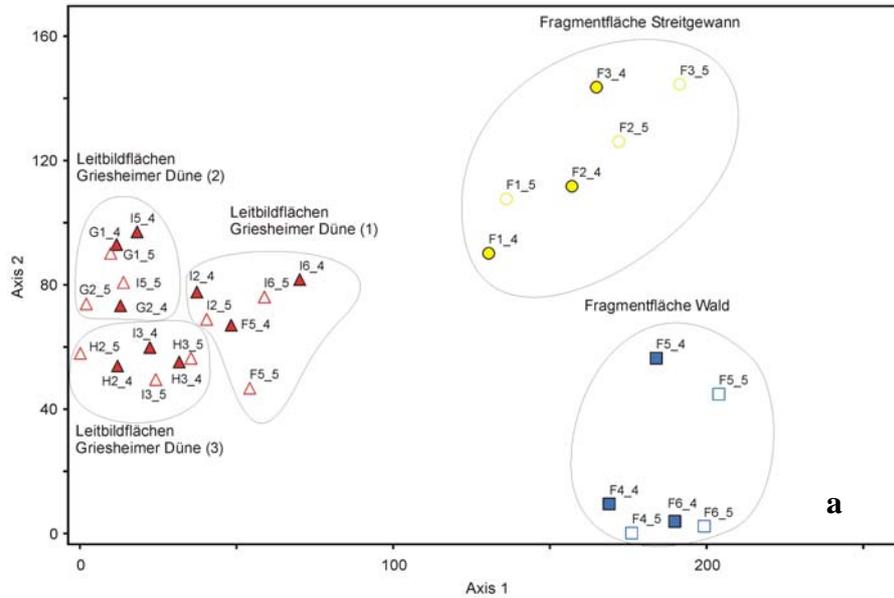
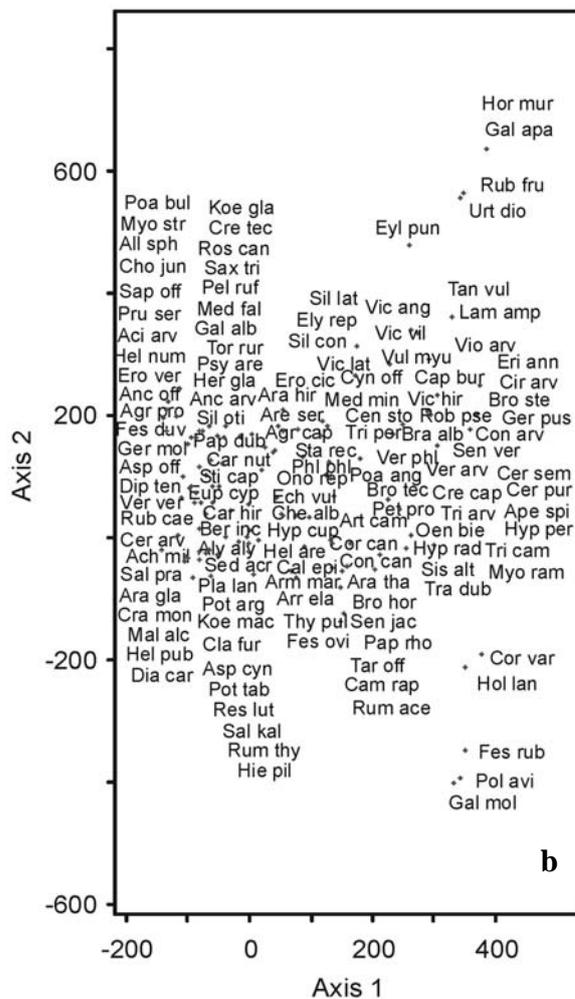


Abb. 5.4a-b: DCA der Vegetation der Untersuchungsflächen im Griesheimer Sand in den Jahren 2004 (ausgefüllt) und 2005 (nicht ausgefüllt). a) Flächen b) Arten. Eigenwerte und Gradientenlängen: Achse 1: 0,34 und 2,0 SD; Achse 2: 0,11 und 1,4 SD; Achse 3 (nicht abgebildet): 0,06 und 1,3 SD. Abkürzungen siehe Abb. 5.3.



Die signifikanten Interaktionen bei der Deckung der Gesamtvegetation sowie der blühenden Pflanzenarten und der Anzahl der blühenden Pflanzenarten (Tab. 5.3) weisen daraufhin, dass

die Unterschiede zwischen den Flächentypen in den beiden Untersuchungsjahren verschiedenen Trends folgen und somit jahresabhängig sind.

Die Detailanalyse der verschiedenen Vegetationsparameter zeigt (bis auf die Kräuterdeckung) deutlich signifikante Unterschiede zwischen den beiden Untersuchungsjahren, da einer Zunahme der Gesamtvegetation auf den Fragmentflächen und der Gräser auf allen Flächen eine Abnahme der Deckung von Kräutern, blühenden Pflanzenarten und Offenboden sowie der Artenzahlen der Pflanzen bzw. der blühenden entomophilen Pflanzen gegenübersteht. Zwischen den Flächentypen zeigen sich hinsichtlich der Deckungsparameter bis auf die Deckung der Blütenressourcen keine signifikanten Unterschiede. Die höchste Blütendeckung findet sich auf der Fragmentfläche im „Wald“, gefolgt von der Fragmentfläche am „Streitgewann“, die sich beide sehr deutlich von den Leitbildflächen absetzen, obwohl die Flächengruppe Griesheimer Düne (1) hinsichtlich ihrer Blütendeckung zu den beiden Fragmentflächen vermittelt. Im Vergleich der Artenzahlen von Pflanzenarten sowie blühenden Pflanzenarten finden sich die niedrigsten Werte für die isolierten Flächen, welche sich jedoch nur von der Griesheimer Düne (1) signifikant unterscheidet.

Tab. 5.3: Mittelwerte der untersuchten Vegetations-Parameter im Gebiet Griesheimer Sand für die beiden Untersuchungsjahre und die verschiedenen Flächen mit Angabe des Standardfehlers in Klammern. G. = Gesamt; Frag. = Fragmentfläche; S. = Streitgewann; W. = Wald; GD = Griesheimer Düne; MW = Mittelwert; a, b, c = Werte, die durch verschiedene Buchstaben gekennzeichnet sind, unterscheiden sich signifikant; p = Signifikanzlevel, ns = nicht signifikant (gemischt-lineares Model, SAS, proc mixed).

| | Jahr | Frag. S. | Frag. W. | Leitbild GD1 | Leitbild GD2 | Leitbild GD3 | MW G. | p Jahr | p Fläche | p Jahr* Fläche |
|------------------------------------|-------|---------------|--------------|-----------------|-----------------|-----------------|--------------|---------------|---------------|-------------------|
| Deckung Gesamt-vegetation [%] | 2004 | 86,7 (4,4) | 85,0 (2,9) | 92,3 (1,5) | 90,0 (2,9) | 93,3 (4,4) | 89,5 (1,7) a | 0,0077 | ns | 0,0275 |
| | 2005 | 96,0 (1,0) | 91,7 (1,7) | 92,3 (1,5) | 90,0 (2,9) | 93,3 (4,4) | 92,7 (1,2) b | | | |
| | MW G. | 91,3 (2,9) | 88,3 (2,1) | 92,3 (0,9) | 90,0 (1,8) | 93,3 (2,8) | | | | |
| Deckung Kräuter [%] | 2004 | 55,0 (15,0) | 50,0 (10,0) | 36,7 (3,3) | 26,7 (4,4) | 21,7 (1,7) | 38,0 (5,2) | ns | ns | ns |
| | 2005 | 48,3 (13,3) | 28,3 (8,3) | 36,7 (3,3) | 26,7 (3,3) | 21,7 (1,7) | 32,3 (4,2) | | | |
| | MW G. | 51,7 (9,1) | 39,2 (7,6) | 36,7 (2,1) | 26,7 (2,5) | 21,7 (1,1) | | | | |
| Deckung Gräser [%] | 2004 | 36,7 (19,6) | 31,7 (8,3) | 48,3 (4,4) | 58,3 (1,7) | 55,0 (8,6) | 46,0 (5,4) a | 0,0031 | ns | ns |
| | 2005 | 50,0 (12,6) | 63,3 (9,3) | 50,0 (5,8) | 63,3 (3,3) | 61,7 (8,4) | 57,7 (3,8) b | | | |
| | MW G. | 43,3 (10,9) | 47,5 (9,0) | 49,2 (3,3) | 60,8 (2,0) | 58,3 (4,6) | | | | |
| Deckung blühende Pflanzenarten [%] | 2004 | 16,8 (4,5) | 26,6 (3,3) | 9,1 (2,5) | 3,1 (0,8) | 6,0 (2,6) | 12,3 (2,8) a | 0,0057 | 0,0070 | 0,0315 |
| | 2005 | 12,9 (1,2) | 8,4 (2,8) | 5,2 (2,8) | 3,9 (1,5) | 2,6 (0,7) | 6,6 (1,4) b | | | |
| | MW G. | 14,9 (2,3) ab | 17,5 (1,7) a | 7,1 (1,9) bc | 3,5 (0,8)c | 4,3 (1,4) c | | | | |
| Deckung Offenboden [%] | 2004 | 13,3 (4,4) | 15,0 (2,9) | 10,0 (0,0) | 13,3 (1,7) | 5,0 (5,0) | 11,3 (1,8) A | 0,0096 | ns | ns |
| | 2005 | 4,0 (1,0) | 8,3 (1,7) | 7,7 (1,5) | 10,0 (2,9) | 6,7 (4,4) | 7,3 (1,2) B | | | |
| | MW G. | 8,7 (2,9) | 11,7 (2,1) | 8,8 (0,8) | 11,7 (1,7) | 5,8 (3,0) | | | | |
| Anzahl Pflanzenarten | 2004 | 35,0 (0,6) | 35,3 (2,2) | 55,0 (4,3) | 46,0 (3,8) | 46,0 (1,5) | 43,5 (2,5) a | 0,0005 | 0,0122 | ns |
| | 2005 | 31,7 (1,3) | 30,3 (3,2) | 52,0 (6,6) | 39,3 (5,9) | 38,3 (2,4) | 38,3 (3,0) b | | | |
| | MW G. | 33,3 (1,3) a | 32,8 (2,1) a | 53,5 (3,6) b | 42,7 (3,5) a | 42,2 (2,1) a | | | | |
| Anzahl blühende Pflanzenarten | 2004 | 29,7 (2,0) | 27,7 (2,3) | 40,3 (1,8) | 33,3 (1,5) | 38,7 (0,9) | 33,9 (1,7) a | 0,0082 | 0,0498 | 0,0194 |
| | 2005 | 28,0 (2,6) | 31,0 (2,5) | 35,7 (1,5) | 30,3 (4,5) | 32,7 (1,2) | 31,5 (1,4) b | | | |
| | MW G. | 28,8 (1,5) a | 29,3 (1,7) a | 38,0 (1,5) b | 31,8 (2,2) ab | 35,7 (1,5) ab | | | | |

Wildbienengemeinschaft am Rotbühl

Hinsichtlich der Wildbienendiversität zeigt sich ein signifikanter Rückgang zwischen den beiden Untersuchungsjahren (Tab. 5.4), welcher sich auf die Wildbienen (ohne Hummeln) zurückführen lässt, da sich die Artenzahlen der Hummeln nicht verändert haben. Die hoch signifikante Abnahme der Individuendichten betrifft jedoch die Wildbienen (ohne Hummeln)

und die Hummeln gleichermaßen, während sich die Abundanzen der Rote Liste-Arten nicht veränderten.

Im Vergleich der untersuchten Flächentypen zeigen sich signifikant niedrigere Artendiversitäten mit zunehmender Isolierung, der auf die Wildbienen (ohne Hummeln) zurückzuführen ist, da sich die *Bombus*-Arten zwischen den Flächentypen nicht unterscheiden. Die Diversität der Rote Liste-Arten liegt ebenfalls auf den isoliertesten Flächen am niedrigsten. Auch die Individuendichte der Wildbienen (ohne Hummeln) nimmt mit zunehmender Isolation der Untersuchungsflächen signifikant ab, da jedoch die Hummeln einen gegenläufigen Trend aufzeigen und auf den beiden Flächen (2) und (3) ihre höchsten Individuenzahlen erreichen, lässt sich insgesamt für alle Individuen kein signifikanter Unterschied feststellen.

Tab. 5.4: Mittelwerte der Arten- und Individuenzahlen der Wildbienen im Gebiet Rotböhl für die beiden Untersuchungsjahre und die verschiedenen Flächen mit Angabe des Standardfehlers in Klammern. G. = Gesamt; MW = Mittelwert; a, b, c = Werte, die durch verschiedene Buchstaben gekennzeichnet sind, unterscheiden sich signifikant; p = Signifikanzlevel; ns = nicht signifikant (gemischt-lineares Modell, SAS, proc mixed).

| | Jahr | Leitbild | Fläche 1 | Fläche 2 | Fläche 3 | MW G. | p Jahr | p Fläche | p Jahr*Fläche |
|------------------------------------------------|-------|----------------|---------------|----------------|---------------|---------------|---------|----------|---------------|
| Wildbienenarten | 2004 | 20,3 (0,8) | 12,7 (1,9) | 11,0 (0,7) | 10,7 (2,9) | 13,7 (1,4) A | 0,0155 | 0,0215 | ns |
| | 2005 | 17,0 (0,8) | 12,7 (1,9) | 7,7 (0,7) | 7,3 (2,9) | 11,2 (1,5) B | | | |
| | MW G. | 18,7 (1,4) a | 12,7 (1,5) ab | 9,3 (0,8) b | 9,0 (1,9) b | | | | |
| Wildbienenarten (ohne Hummeln) | 2004 | 17,0 (1,4) | 9,6 (1,9) | 8,0 (0,5) | 7,0 (1,2) | 10,4 (1,4) A | 0,0271 | 0,0028 | ns |
| | 2005 | 14,3 (0,3) | 10,3 (1,0) | 4,7 (1,2) | 4,3 (1,6) | 8,4 (1,4) B | | | |
| | MW G. | 15,7 (1,0) | 10,0 (1,2) | 6,3 (1,0) | 5,7 (1,3) | | | | |
| Hummelarten | 2004 | 3,3 (0,5) | 3,0 (0,0) | 3,0 (0,5) | 3,7 (0,3) | 3,3 (0,2) | ns | ns | ns |
| | 2005 | 2,7 (1,0) | 2,3 (1,1) | 3,0 (0,5) | 3,0 (1,3) | 2,7 (0,5) | | | |
| | MW G. | 3,0 (0,6) | 2,7 (0,6) | 3,0 (0,4) | 3,3 (0,7) | | | | |
| Rote Liste-Arten | 2004 | 9,0 (0,6) | 5,3 (0,7) | 3,7 (0,7) | 3,7 (0,9) | 5,4 (0,7) | ns | 0,0840 | ns |
| | 2005 | 9,3 (1,9) | 5,7 (0,9) | 2,7 (0,3) | 3,7 (2,7) | 5,3 (1,1) | | | |
| | MW G. | 9,2 (0,9) a | 5,5 (0,5) ab | 3,2 (0,4) b | 3,7 (1,3) b | | | | |
| Individuendichte Wildbienen | 2004 | 102,0 (25,4) | 55,7 (13,9) | 106,3 (16,4) | 129,0 (10,6) | 98,3 (10,9) A | <0,0001 | ns | ns |
| | 2005 | 52,7 (5,0) | 32,7 (7,4) | 44,0 (3,6) | 50,3 (5,0) | 45,0 (3,7) B | | | |
| | MW G. | 77,3 (16,1) | 44,2 (8,8) | 75,2 (15,9) | 89,7 (18,4) | | | | |
| Individuendichte Wildbienen ohne Hummeln | 2004 | 42,3 (5,9) | 22,0 (5,2) | 19,0 (2,5) | 13,7 (1,5) | 24,2 (3,9) A | 0,0007 | 0,0084 | ns |
| | 2005 | 32,3 (6,2) | 17,7 (2,4) | 5,3 (0,7) | 5,3 (2,0) | 15,2 (3,8) B | | | |
| | MW G. | 37,3 (5,2) a | 19,8 (3,3) ab | 12,2 (3,4) b | 9,5 (2,3) b | | | | |
| Individuendichte Hummeln | 2004 | 59,7 (15,5) | 33,7 (6,6) | 87,3 (11,1) | 115,3 (7,2) | 74,0 (10,8) A | <0,0001 | 0,0039 | ns |
| | 2005 | 20,3 (2,1) | 15,0 (5,4) | 38,7 (2,8) | 45,0 (3,7) | 29,7 (4,5) B | | | |
| | MW G. | 40,0 (12,3) ac | 24,3 (6,3) c | 63,0 (12,6) ab | 80,2 (16,3) c | | | | |
| Rote Liste- Individuen | 2004 | 13,0 (3,1) | 12,7 (3,5) | 10,0 (1,7) | 10,0 (1,5) | 11,4 (1,2) | ns | ns | 0,0293 |
| | 2005 | 16,7 (1,9) | 14,3 (3,5) | 3,3 (0,3) | 4,7 (3,2) | 9,7 (2,1) | | | |
| | MW G. | 14,8 (1,8) | 13,5 (2,2) | 6,7 (1,7) | 7,3 (2,0) | | | | |

Die CCA zeigt, dass die Leitbildflächen eine deutlich andere Artenzusammensetzung an Wildbienen besitzen als alle anderen Sandflächen (Abb. 5.5). Diejenigen Arten, welche hohe positive Korrelationen mit der ersten Achse aufweisen, stellen typische Vertreter der Leitbildflächen dar. Zu dieser Artengemeinschaft zählen vor allem *Halictus*- und *Lasioglossum*-Arten (*Halictus smaragdulus* $r = 0,78$; *Halictus subauratus* $r = 0,54$; *Lasioglossum albipes* $r = 0,69$; *Lasioglossum villosum* $r = 0,65$; *Lasioglossum leucozonium* $r = 0,56$) sowie mehrere Vertreter der Gattung *Hylaeus* (*Hylaeus variegatus* $r = 0,69$; *Hylaeus lineolatus* $r = 0,55$; *Hylaeus brevicornis* $r = 0,56$), aber auch *Colletes fodiens* ($r = 0,30$) und *Anthidium punctatum* ($r = 0,57$).

Auch die übrigen Sandflächen weisen eigene Gemeinschaften auf, da die Flächen (2) und (3) durch Wildbienenarten bestimmt werden, welche negative Korrelationen zur Achse 1 bzw.

positive Korrelationen zur Achse 2 aufweisen, zu denen einige Hummeln zählen (*Bombus lapidarius* $r_{\text{Achse1}} = -0,42$ und $r_{\text{Achse2}} = 0,76$; *Bombus terrestris* $r_{\text{Achse1}} = -0,29$ und $r_{\text{Achse2}} = 0,41$), aber auch Arten der Gattung *Andrena* (*Andrena minutula* $r_{\text{Achse2}} = 0,29$) zusammen mit *Dasypoda hirtipes* ($r_{\text{Achse2}} = 0,43$). Für die Fläche (1) lässt sich ebenfalls eine eigene Artengemeinschaft im Diagramm erkennen, welche durch die Kombination von z.B. *Halictus leucaheneus* ($r_{\text{Achse2}} = -0,69$), *Anthophora bimaculata* ($r_{\text{Achse2}} = -0,54$), *Osmia leucomelana* ($r_{\text{Achse2}} = -0,59$) und *Lasioglossum sexnotatum* ($r_{\text{Achse2}} = -0,59$) charakterisiert wird. Einige Wildbienenarten zeigen keine Präferenzen für bestimmte Flächentypen (u.a. *Andrena carbonaria* agg. und *Andrena flavipes*).

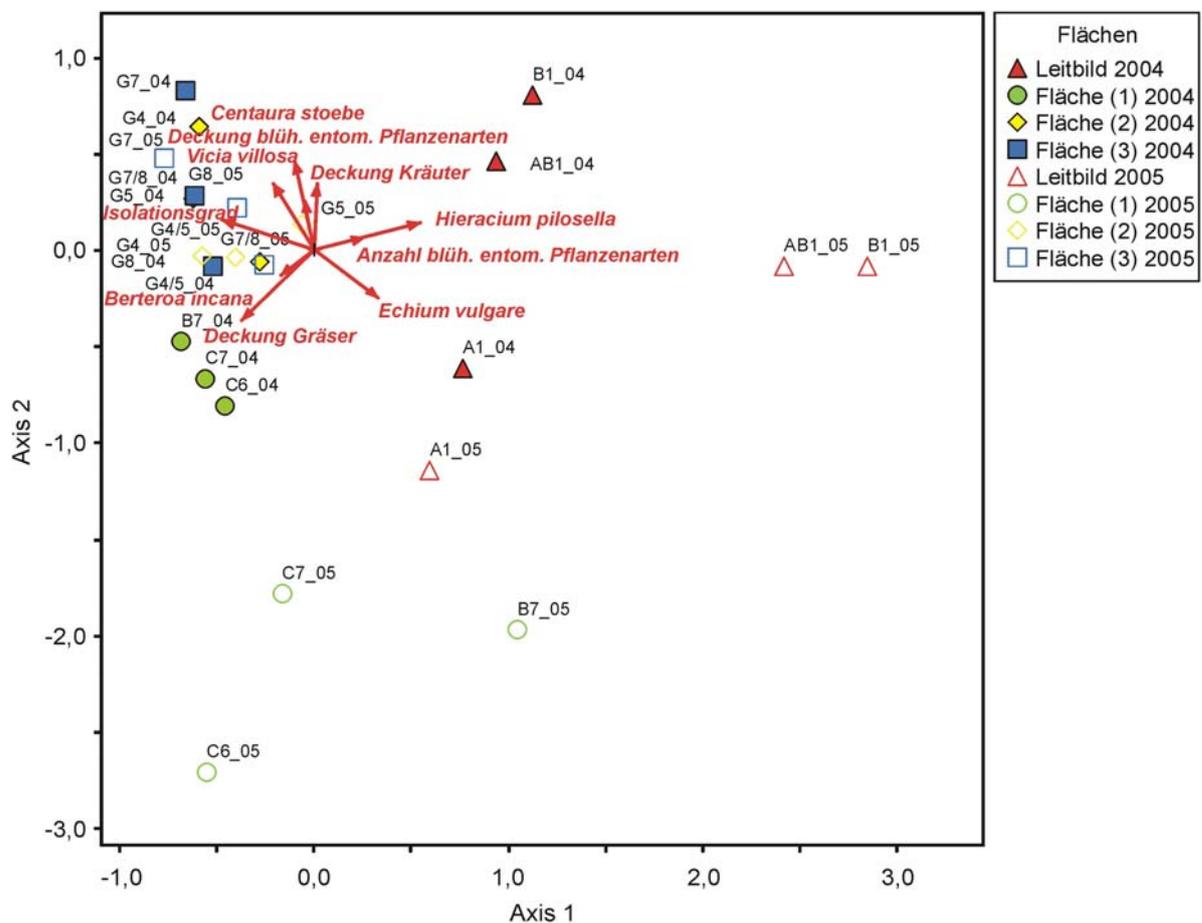


Abb. 5.5: CCA der Wildbienen auf den Untersuchungsflächen im „Rotbühl“ in den Jahren 2004 (ausgefüllt) und 2005 (nicht ausgefüllt). Eigenwerte: Achse 1: 0,33; $p = 0,007$; Achse 2: 0,19. cutoff-value: 0,1.

Sowohl die Anordnung der Untersuchungsflächen als auch die ermittelten Eigenwerte der Achsen in der durchgeführten DCA (ohne Abbildung; Achse 1: 0,31 und Achse 2: 0,15) sowie der CCA (Achse 1: 0,33 und Achse 2: 0,19) sind sich sehr ähnlich, so dass sich der Einfluss der ermittelten Umweltfaktoren auf die Zusammensetzung der Wildbienengemeinschaft bestätigt. Die Artenzusammensetzung der Leitbildflächen des Rotbühl werden vor allem durch ihre Phytodiversität an blühenden entomophilen Pflanzenarten bestimmt, welche

zusätzlich durch die beiden wichtigen Blütenressourcen *Hieracium pilosella* und *Echium vulgare* beeinflusst sind. Die beiden Flächen (2) und (3) ähneln sich hinsichtlich ihrer Wildbienenengemeinschaft vor allem durch ihre Isolation, verbunden mit einer hohen Deckung der blühenden entomophilen Pflanzenarten, zu denen als wichtigste Ressource *Centaurea stoebe* zählt, während die Fläche (1) vor allem durch die Kombination der Gräserdeckung in Verbindung mit der Blütenressource *Berteroa incana* mit dem Vorkommen der Wildbienen korreliert.

Wildbienenengemeinschaft im Griesheimer Sand

Hinsichtlich der Artendiversität lässt sich zwischen den beiden Untersuchungsjahren kein Unterschied feststellen, obwohl die Individuendichte aller Wildbienen einen signifikanten Rückgang aufweist (Tab. 5.5), der sich auf die signifikante Abnahme der Hummelzahlen zurückführen lässt, da sich die Individuenzahlen der anderen Wildbienen (ohne *Bombus*) nicht unterscheiden. Obwohl das gemischt-lineare Modell insgesamt einen schwach signifikanten Unterschied zwischen den verschiedenen Flächentypen zeigt, werden im nachgeordneten Tukey-Test die Unterschiede zwischen der Fragmentfläche Streitgewann ($p = 0,051$) bzw. der Fragmentfläche Wald ($p = 0,064$) und dem Leitbild (2) als nicht mehr signifikant berechnet. Lediglich die Anzahl der Hummelarten liegt auf den beiden Leitbildflächen (2) und (3) im Vergleich zur Fläche am Streitgewann signifikant niedriger.

Tab. 5.5: Mittelwerte der Arten- und Individuenzahlen der Wildbienen im Gebiet Griesheimer Sand für die beiden Untersuchungsjahre und die verschiedenen Flächen mit Angabe des Standardfehlers in Klammern. G. = Gesamt; Frag. = Fragmentfläche; S. = Streitgewann; W. = Wald; MW = Mittelwert; a, b, c = Werte, die durch verschiedene Buchstaben gekennzeichnet sind, unterscheiden sich signifikant; p = Signifikanzlevel, ns = nicht signifikant (gemischt-lineares Modell, SAS, proc mixed).

| | Jahr | Frag. S. | Frag. W. | Leitbild GD1 | Leitbild GD2 | Leitbild GD3 | MW G. | p Jahr | p Fläche | p Jahr* |
|------------------------------------------------|-------|---------------|----------------|-----------------|-----------------|-----------------|--------------|---------------|---------------|---------------|
| Wildbienenarten | 2004 | 17,0 (1,5) | 16,3 (1,4) | 14,7 (2,3) | 9,0 (1,0) | 15,7 (0,3) | 14,5 (1,1) a | 0,0450 | ns | ns |
| | 2005 | 14,7 (1,2) | 14,7 (4,2) | 14,0 (1,7) | 7,3 (1,6) | 9,0 (3,2) | 11,9 (1,5) b | | | |
| | MW G. | 15,8 (1,2) | 15,5 (2,0) | 14,3 (1,3) | 8,2 (0,9) | 12,3 (2,1) | | | | |
| Wildbienenarten (ohne Hummeln) | 2004 | 13,0 (1,7) | 13,0 (1,5) | 11,3 (2,4) | 6,7 (1,2) | 12,3 (0,9) | 11,3 (1,0) | ns | ns | ns |
| | 2005 | 10,0 (1,5) | 11,3 (3,3) | 10,0 (1,7) | 6,0 (1,5) | 7,7 (3,2) | 9,0 (1,2) | | | |
| | MW G. | 11,5 (1,2) | 12,2 (1,7) | 10,7 (1,4) | 6,3 (0,9) | 10,0 (1,8) | | | | |
| Hummelarten | 2004 | 4,0 (0,6) | 3,3 (0,3) | 3,3 (0,3) | 2,3 (0,3) | 3,3 (0,6) | 3,3 (0,3) | ns | 0,0083 | 0,0136 |
| | 2005 | 4,7 (0,3) | 3,3 (0,9) | 4,0 (0,0) | 1,3 (0,3) | 1,3 (0,3) | 2,9 (0,5) | | | |
| | MW G. | 4,3 (0,3) a | 3,3 (0,4) ab | 3,7 (0,2) ab | 1,8 (0,3) b | 2,3 (0,6) b | | | | |
| Rote Liste-Arten | 2004 | 8,7 (2,1) | 6,3 (0,7) | 5,0 (1,0) | 3,0 (0,6) | 6,7 (0,9) | 5,9 (0,7) | ns | ns | ns |
| | 2005 | 7,7 (0,9) | 6,7 (1,8) | 7,0 (1,5) | 3,7 (1,2) | 3,7 (1,8) | 5,7 (0,8) | | | |
| | MW G. | 8,2 (1,0) | 6,5 (0,8) | 6,0 (0,9) | 3,3 (0,6) | 5,2 (1,1) | | | | |
| Individuendichte Wildbienen | 2004 | 91,0 (13,9) | 70,7 (13,3) | 36,3 (6,2) | 18,0 (4,1) | 38,7 (2,9) | 50,9 (8,8) a | 0,0006 | 0,0002 | ns |
| | 2005 | 44,3 (3,8) | 35,0 (6,1) | 22,3 (3,8) | 14,3 (6,0) | 15,3 (5,4) | 26,3 (4,1) b | | | |
| | MW G. | 67,7 (12,3) a | 52,8 (10,3) ac | 29,3 (4,5) bc | 16,2 (3,3) b | 27,0 (5,9) bc | | | | |
| Individuendichte Wildbienen ohne Hummeln | 2004 | 22,3 (3,5) | 20,0 (4,1) | 20,3 (5,8) | 8,0 (2,5) | 18,3 (1,8) | 17,8 (2,2) | ns | ns | ns |
| | 2005 | 16,7 (5,2) | 22,3 (3,5) | 14,3 (3,8) | 7,8 (1,9) | 11,7 (5,5) | 14,5 (2,3) | | | |
| | MW G. | 19,5 (3,1) | 21,2 (2,5) | 17,3 (3,4) | 7,8 (1,4) | 15,0 (3,0) | | | | |
| Individuendichte Hummeln | 2004 | 68,7 (17,4) | 50,7 (15,9) | 16,0 (4,1) | 10,0 (2,5) | 20,3 (3,7) | 33,1 (8,2) a | 0,0065 | 0,0006 | ns |
| | 2005 | 27,7 (6,4) | 12,7 (2,8) | 8,0 (0,0) | 6,7 (5,2) | 3,7 (0,9) | 11,7 (3,0) b | | | |
| | MW G. | 48,2 (12,3) a | 31,7 (11,1) ab | 12,0 (2,5) b | 8,3 (2,7) b | 12,0 (4,1) b | | | | |
| Rote Liste- Individuen | 2004 | 16,3 (4,3) | 12,3 (2,8) | 12,0 (3,1) | 3,3 (0,7) | 11,0 (1,2) | 11,0 (1,7) | 0,0322 | ns | ns |
| | 2005 | 17,3 (2,7) | 14,7 (2,7) | 10,3 (3,2) | 4,7 (1,8) | 6,0 (3,1) | 10,6 (1,8) | | | |
| | MW G. | 16,8 (2,3) a | 13,5 (1,8) ab | 11,2 (2,0) ab | 4,0 (0,9) b | 8,5 (1,8) ab | | | | |

Die Fragmentfläche am Streitgewann weist im Vergleich zu den Flächen der Griesheimer Düne die signifikant höchste Individuendichte (Wildbienen mit Hummeln) auf, welche sich

auf die hohen Individuenzahlen der Hummeln zurückführen lassen, die ihren Vorkommensschwerpunkt auf den Fragmentflächen besitzen. Die Abundanz aller anderen Wildbienen (ohne Hummeln) zeigt sich bis auf die Leitbildfläche (2) über die Flächentypen gleichverteilt.

Auch im Griesheimer Sand zeigt sich, dass sich die Wildbienengemeinschaften in ihrer Artenzusammensetzung zwischen den Leitbild- und den Fragmentflächen deutlich unterscheiden (Abb. 5.6).

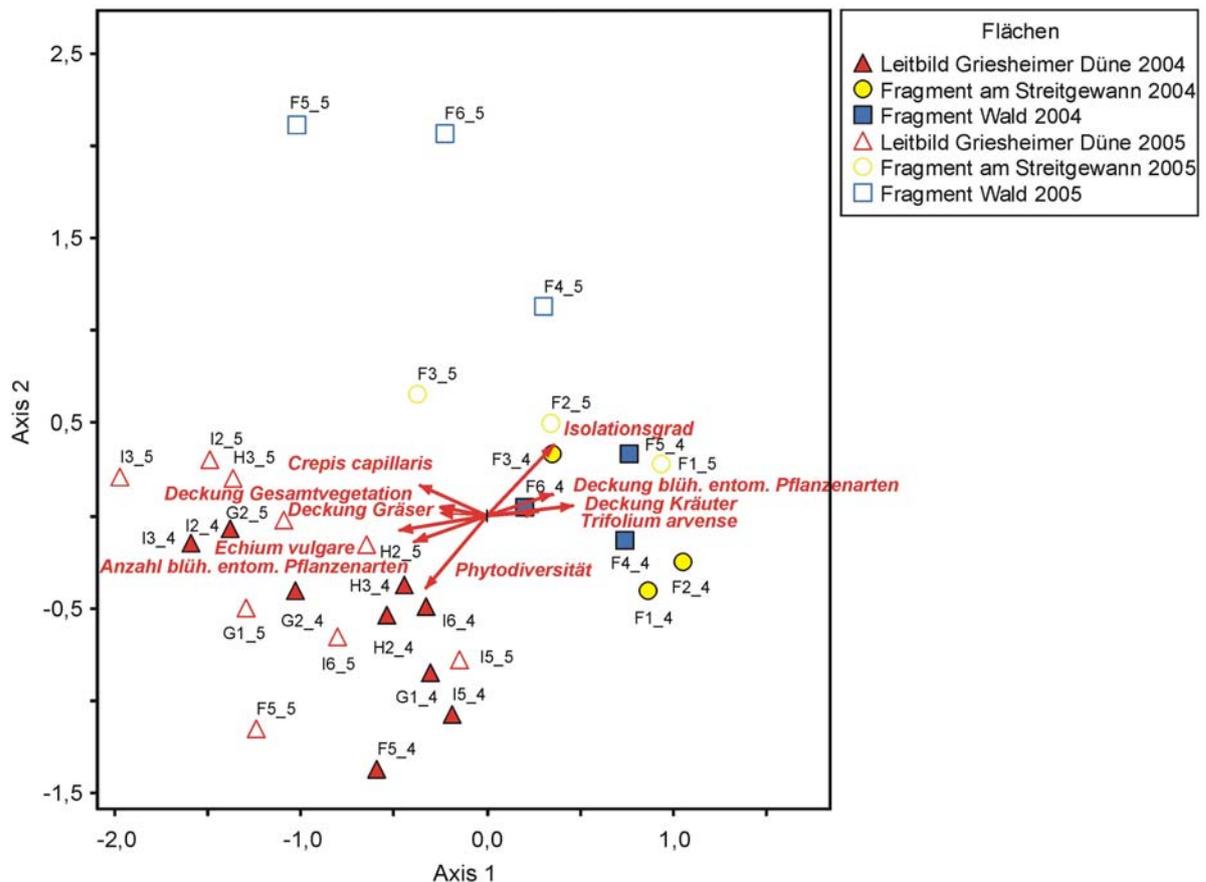


Abb. 5.6: CCA der Wildbienen auf den Untersuchungsflächen im Gebiet Griesheimer Sand in den Jahren 2004 (ausgefüllt) und 2005 (nicht ausgefüllt). Eigenwerte: Achse 1: 0,27; $p = 0,01$; Achse 2: 0,19. cutoff-value: 0,1.

Zu den Vertretern der Wildbienenarten, die sich in erster Linie auf den Leitbildflächen der Griesheimer Düne befinden und hohe negative Korrelationen mit der ersten bzw. zweiten Achse aufweisen, zählen u.a. *Lasioglossum fulvicorne* ($r_{\text{Achse1}} = -0,51$), *Ceratina chalybaea* ($r_{\text{Achse1}} = -0,35$), *Halictus smaragdulus* ($r_{\text{Achse1}} = -0,46$), *Andrena falsifica* ($r_{\text{Achse1}} = -0,44$) und *Tetralonia macroglossa* ($r_{\text{Achse2}} = -0,43$). Die folgenden Arten mit hohen positiven Korrelationen zu den beiden Achsen zeigen ihren Vorkommensschwerpunkt auf den beiden Fragmentflächen: u.a. *Bombus lapidarius* ($r_{\text{Achse1}} = 0,77$), *Dasyroda hirtipes* ($r_{\text{Achse2}} = 0,59$), *Lasioglossum calceatum* ($r_{\text{Achse2}} = 0,68$) und *Heriades truncorum* ($r_{\text{Achse2}} = 0,56$), während die

Wildbienen mit mittleren Korrelationen keine Präferenzen für bestimmte Flächentypen aufweisen und dementsprechend auf allen Flächen weit verbreitet sind (wie z.B. *Andrena flavipes* $r_{\text{Achse1}} = 0,38$; *Andrena carbonaria* agg. $r_{\text{Achse1}} = 0,38$; *Andrena ovatula* $r_{\text{Achse1}} = 0,29$; *Bombus terrestris* $r_{\text{Achse1}} = 0,29$). Die isolierte Stellung der drei Fragmentflächen Wald lässt sich auf einige Arten zurückführen, welche nur im Jahr 2005 auf diesen Flächen gefunden wurden: *Hylaeus brevicornis*, *Hylaeus cornutus*, *Anthidium strigatum* und *Epeolus variegatus*.

Auch für den Griesheimer Sand zeigt die durchgeführte DCA (ohne Abbildung; Eigenwerte Achse 1: 0,31 und Achse 2: 0,16) sowohl eine deutliche Übereinstimmung in der Flächenanordnung als auch der Höhe der Eigenwerte mit der CCA (Eigenwerte Achse 1: 0,27 und Achse 2: 0,19), so dass sich die Güte der aufgenommenen Umweltfaktoren bestätigt. Als wichtigste Einflussgrößen auf die Artenzusammensetzung der Wildbienen im Griesheimer Sand stellt sich für die Fragmentflächen der Faktor Isolation zusammen mit der Deckung der blühenden entomophilen Pflanzenarten bzw. der Gesamtkräuterdeckung heraus. Für die Zusammensetzung der Wildbienengemeinschaft der Leitbildflächen spielt neben der Phytodiversität in Verbindung mit der Diversität der blühenden entomophilen Pflanzenarten auch das Auftreten von *Echium vulgare* eine wichtige Rolle. Der Einfluss von *Crepis capillaris* bezieht sich jedoch nicht auf das Leitbild, sondern korreliert gleichzeitig mit den Fragmentflächen im Jahr 2005.

Körpergröße, Ressourcennutzung, Nistweise, Rote Liste-Arten und Sandleitarten

Im Untersuchungsgebiet Rotböhl nimmt der Anteil der großen Arten an den Gesamtarten- und -individuenzahlen mit zunehmender Isolierung zu und gleichzeitig der Anteil der kleinen Arten ab (Abb. 5.7a-b). Im Griesheimer Sand zeigen sich hingegen keine deutlichen Unterschiede bei der Verteilung der Arten auf die Größenklassen, obwohl auf den beiden Fragmentflächen der Anteil an kleinen Individuen an der Gesamtindividuen-dichte niedriger liegt und gleichzeitig die Individuendichte der großen Arten im Vergleich zu den drei Leitbildflächen zunimmt (Abb. 5.7c-d).

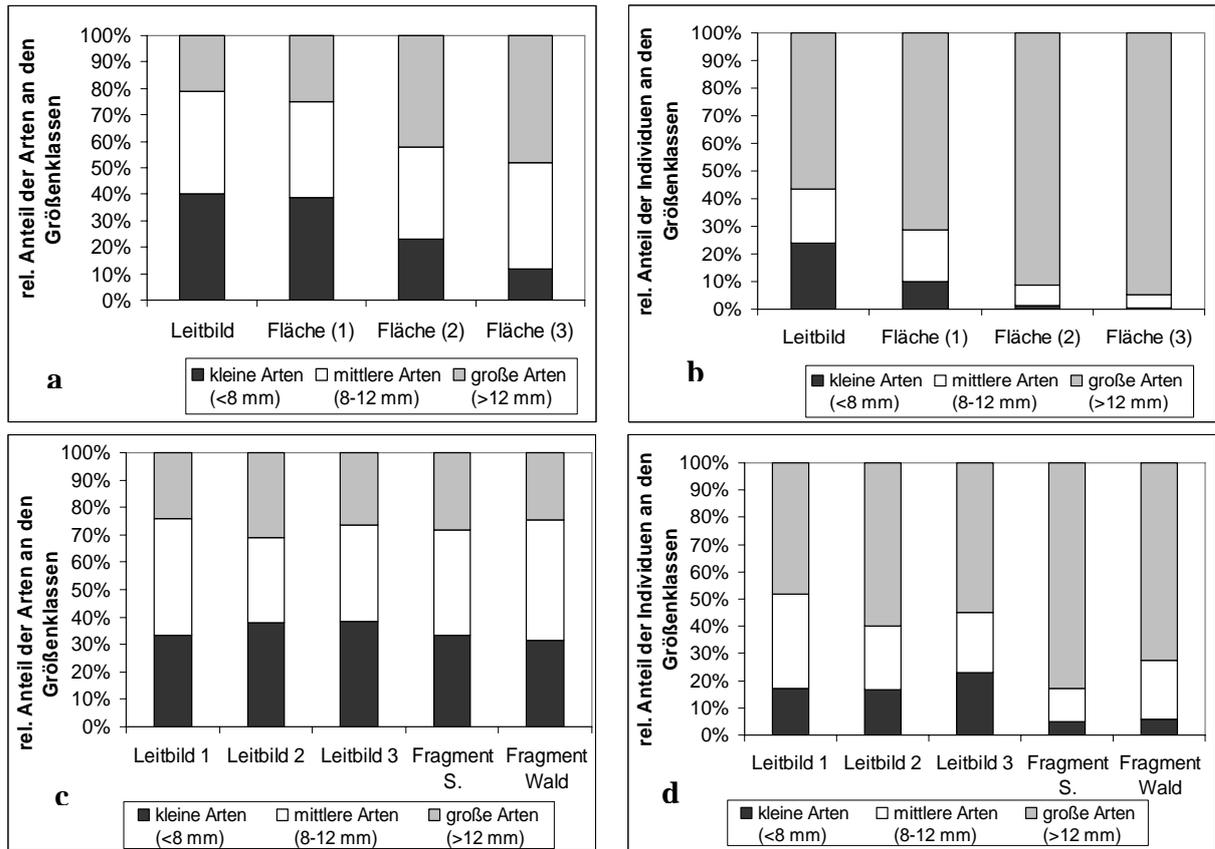


Abb. 5.7a-b: Relativer Anteil der Arten und Individuen der apoiden Hymenopteren an den Größenklassen „klein-mittel-groß“ im Untersuchungsgebiet Rotbühl. 5.7c-d: Relativer Anteil der Arten und Individuen der apoiden Hymenopteren an den Größenklassen „klein-mittel-groß“ im Untersuchungsgebiet Griesheimer Sand. Abkürzungen: Fragment S. = Fragmentfläche am Streitgewann.

Hinsichtlich der Ressourcennutzung der Wildbienen am Rotbühl (Abb. 5.8a-b), befindet sich auf den Leitbildflächen als auch den Fragmentflächen (3) der höchste Anteil oligolektischer Arten, obwohl sich ihre Individuendichte nur als sehr gering darstellt. Im Griesheimer Sand finden sich die höchsten Werte der oligolektischen Arten auf den Flächen im Leitbild (1) sowie auf den beiden Fragmentflächen; ihr Anteil an den Gesamtindividuedichten der Untersuchungsflächen liegt zwischen 10-20 Prozent (Abb. 5.8c-d).

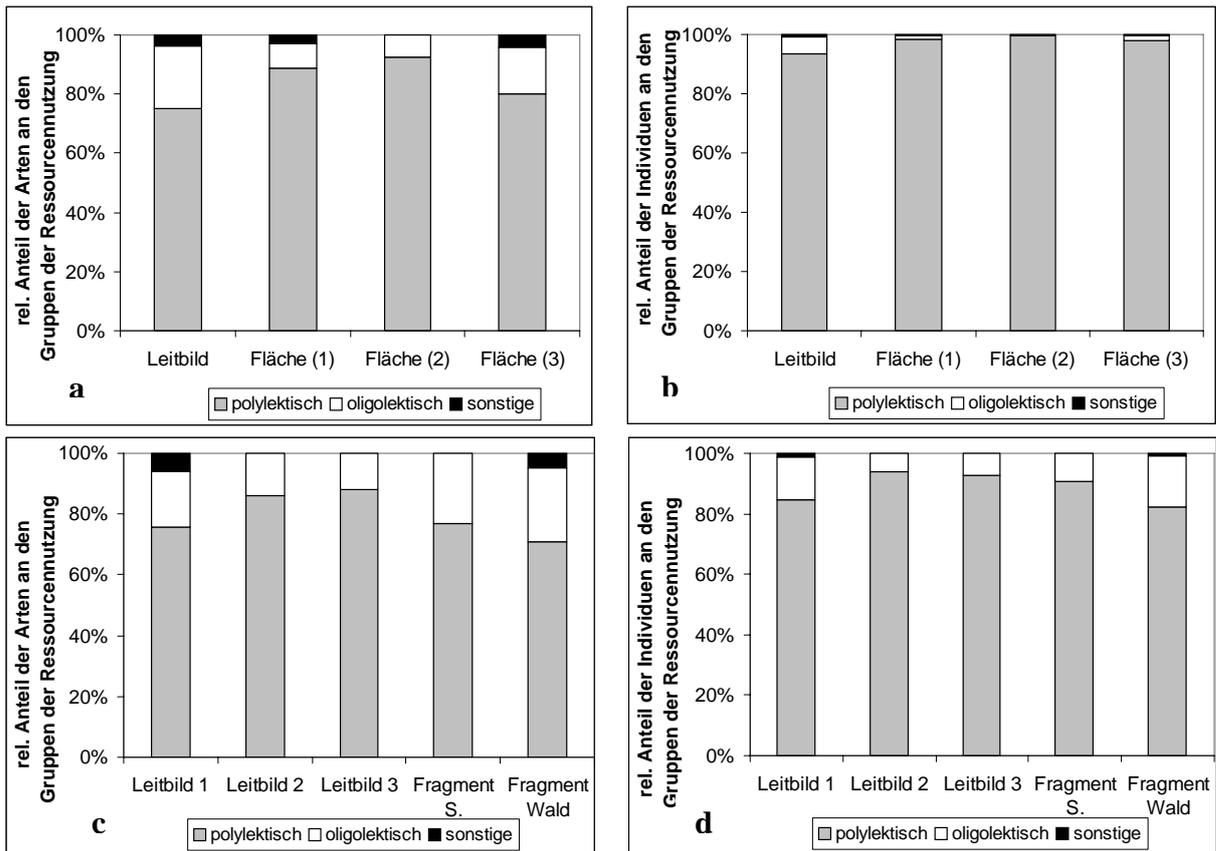


Abb. 5.8a-b: Relativer Anteil der Arten und Individuen an den Gruppen der Ressourcennutzung im Untersuchungsgebiet Rotbühl. 5.8c-d: Relativer Anteil der Arten und Individuen an den Gruppen der Ressourcennutzung im Untersuchungsgebiet Griesheimer Sand. Sonstige = Kuckucksbienen. Abkürzungen: Fragment S. = Fragmentfläche am Streitgewann.

Am Rotbühl liegt der Anteil der bodennistenden Arten (Abb. 5.9a-b) mit 60-70 % auf den Leitbildflächen sowie der Fläche (3) am höchsten, während sich die holz- und hohlraum-nistenden Arten bei etwa 20 % befinden (bis auf Fläche (3)). Die Analyse der Individuenverteilung zeigt jedoch, dass auf den beiden isoliertesten Flächen die meisten Individuen zu der Gruppe der hohlraum-nistenden Tiere gehört, während der Hauptanteil auf dem Leitbild und der Fläche (1) zu den bodenbewohnenden Arten zählen. Im Griesheimer Sand (Abb. 5.9c-d) liegt hingegen der Anteil der bodennistenden Arten auf allen Flächen zwischen 70 und 80 %, obwohl auch hier die Individuendichte der hohlraum- und holznistenden Tiere auf den beiden Fragmentflächen sowie der Leitbildfläche (2) am höchsten liegt.

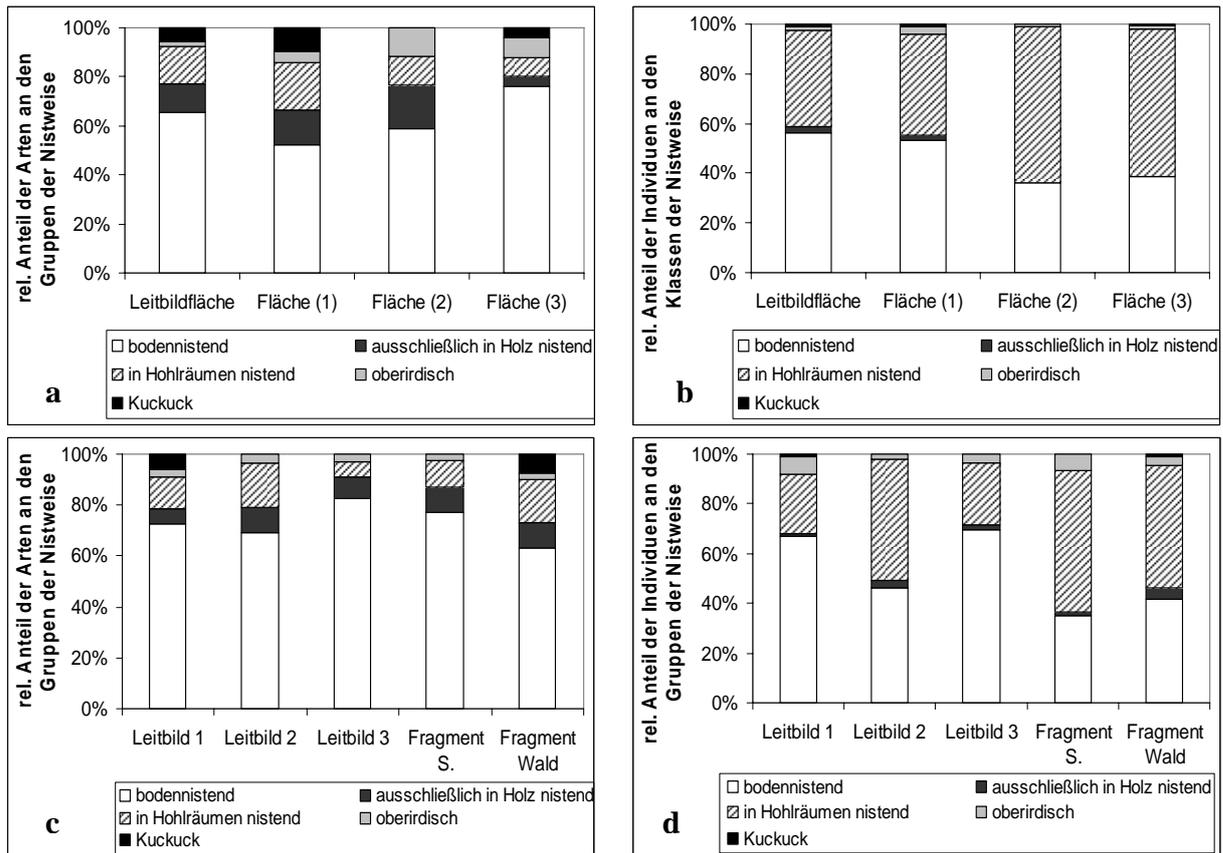


Abb. 5.9a-b: Relativer Anteil der Arten und Individuen an den Gruppen der Nistweise im Untersuchungsgebiet Rotbühl. 5.9c-d: Relativer Anteil der Arten und Individuen an den Gruppen der Nistweise im Untersuchungsgebiet Griesheimer Sand. Abkürzungen: Fragment S. = Fragmentfläche am Streitgewann.

Die Analyse der Rote Liste-Arten im Untersuchungsgebiet Rotbühl (Tab. 5.6) zeigt keine grundsätzlichen Unterschiede zwischen den verschiedenen Flächen, da der Anteil der Arten überall sehr hoch liegt (zwischen 38 und 52 %), lediglich der Individuenanteil an den Rote Liste-Arten nimmt auf den beiden isoliertesten Flächen deutlich ab. Ein ähnliches Bild zeichnet sich für die Sandleitarten ab (Artenanteil zwischen 14 und 19 %), deren Individuendichte mit zunehmender Isolation ebenfalls absinkt. Auch im Griesheimer Sand (Tab. 5.7) finden sich ein hoher Anteil an Rote Liste-Arten auf allen Untersuchungsflächen (zwischen 36 und 56 %), der sogar auf der Fragmentfläche am Streitgewann am höchsten liegt, während die höchste Abundanz der Rote Liste-Individuen auf dem Leitbild (1) zu finden ist. Hinsichtlich der Sandleitarten (Arten sowie Individuen) lassen sich zwischen den verschiedenen Flächentypen keine deutlichen Unterschiede feststellen.

Tab. 5.6: Gesamtanteil der Rote Liste-Arten und der Sandleitarten in Prozent auf den Untersuchungsflächen im Untersuchungsgebiet Rotbühl.

| | Arten | | Individuen | |
|------------|-------------------|---------------------|-------------------|---------------------|
| | RL-Arten [%] | restliche Arten [%] | RL-Arten [%] | restliche Arten [%] |
| Leitbild | 52 | 48 | 19 | 81 |
| Fläche (1) | 44 | 56 | 31 | 69 |
| Fläche (2) | 38 | 62 | 9 | 91 |
| Fläche (3) | 48 | 52 | 8 | 92 |
| | Sandleitarten [%] | restliche Arten [%] | Sandleitarten [%] | restliche Arten [%] |
| Leitbild | 17 | 83 | 8 | 92 |
| Fläche (1) | 14 | 86 | 20 | 80 |
| Fläche (2) | 19 | 81 | 7 | 93 |
| Fläche (3) | 16 | 84 | 5 | 95 |

Tab. 5.7: Gesamtanteil der Rote Liste-Arten und der Sandleitarten in Prozent auf den Untersuchungsflächen im Griesheimer Sand.

| | Arten | | Individuen | |
|-----------------------------|-------------------|---------------------|-------------------|---------------------|
| | RL-Arten [%] | restliche Arten [%] | RL-Arten [%] | restliche Arten [%] |
| Leitbild 1 | 36 | 64 | 38 | 63 |
| Leitbild 2 | 45 | 55 | 25 | 75 |
| Leitbild 3 | 44 | 56 | 31 | 69 |
| Fragmentfläche Streitgewann | 56 | 44 | 25 | 75 |
| Fragmentfläche Wald | 41 | 59 | 26 | 74 |
| | Sandleitarten [%] | restliche Arten [%] | Sandleitarten [%] | restliche Arten [%] |
| Leitbild 1 | 15 | 85 | 17 | 83 |
| Leitbild 2 | 17 | 83 | 12 | 88 |
| Leitbild 3 | 21 | 79 | 17 | 83 |
| Fragmentfläche Streitgewann | 21 | 79 | 12 | 88 |
| Fragmentfläche Wald | 15 | 85 | 15 | 85 |

Dauer der Sammelflüge von Andrena vaga und Raumnutzung von Tetralonia macroglossa

Die mittlere Dauer der Sammelflüge von *Andrena vaga* ähnelt sich in beiden Untersuchungsjahren (Tab. 5.8) und liegt zwischen 75,5 Minuten (2005) und 83,6 Minuten (2006); das gleiche gilt auch für den Zeitraum der Pausen zwischen den Sammelflügen, welcher sich im Mittel zwischen 39,2 Minuten und 38,7 Minuten befindet. Die Dauer der Sammelflüge nimmt mit zunehmender Anzahl der Flüge sehr deutlich ab, während sich die Länge der Pausen kaum unterscheidet (Tab. 5.9).

Tab. 5.8: Mittelwerte der Dauer der Sammelflüge und der Pausen von *Andrena vaga* in den Jahren 2005 und 2006. S.E. = Standardfehler.

| 2005 | | 2006 | |
|------------------------------------------------|-----------|--------------------------------------------------|-----------|
| Mittlere Dauer aller Sammelflüge (n=46) | SE | Mittlere Dauer aller Sammelflüge (n= 249) | SE |
| 4531 s | 256,3 s | 5017 s | 290,1 s |
| 75,5 min | 4,3 min | 83,6 min | 4,8 min |
| Mittlere Dauer aller ermittelten Pausen | SE | Mittlere Dauer aller Pausen | SE |
| 2351,8 s | 139,6 s | 2322,7 s | 85,7 s |
| 39,2 min | 2,3 min | 38,7 min | 1,4 min |

Tab. 5.9: Dauer der Sammelflüge und der Pausen zwischen den Flügen von *Andrena vaga* (2006). MW = Mittelwert, SE = Standardfehler.

| | Sammelflug 1 | Sammelflug 2 | Sammelflug 3 | Sammelflug 4 | Sammelflug 5 |
|----------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|
| MW [min] | 98,4 | 69,7 | 65,6 | 53,6 | 43,9 |
| SE [min] | 4,8 | 3,8 | 4,1 | 4,4 | 3,1 |
| | Pause 1 | Pause 2 | Pause 3 | Pause 4 | Pause 5 |
| MW [min] | 42,6 | 34,9 | 35,1 | 35,7 | 44,0 |
| SE [min] | 2,7 | 1,7 | 1,9 | 2,3 | 11,9 |

Von den insgesamt 160 markierten *Tetralonia macroglossa*-Individuen wurden insgesamt 191 Wiederfänge aufgenommen, von denen sich 83 % an ihrem „eigenen“ Standort befanden, an dem sie ursprünglich markiert wurden (Tab. 5.10). Die Hälfte der übrigen Wiederfänge wurde in einer Entfernung von maximal 50 m festgestellt, während sich die restlichen 9 % in einem Radius zwischen 51 m und 170 m aufhielten. Die insgesamt höchste Wiederfangrate dieser Tiere (mit 5,8 %) wurde in einer Entfernung zwischen 81 m und 110 m festgestellt.

| Entfernung | [%] |
|-------------------|------------|
| 0 m | 82,7 |
| ≤20 m | 4,7 |
| 21-50m | 3,7 |
| 51-80m | 1,6 |
| 81-110m | 5,8 |
| 111-140m | 1,0 |
| 141-170m | 0,5 |

Tab. 5.10:
Wiederfangrate
von *Tetralonia
macroglossa* mit
zunehmender Ent-
fernung zum ur-
sprünglichen
Markierungsort.

Diskussion

Auswirkungen der Flächenisolierung auf die Vegetationszusammensetzung

Am Rotbühl unterscheiden sich die verschiedenen Flächentypen vor allem durch die unterschiedlichen Deckungsschwerpunkte von Gräsern (Fläche 1) und Kräutern (Fläche 2) verbunden mit einem hohen (Fläche 1) bzw. niedrigen Offenbodenanteil (Fläche 2). Obwohl sich die Phytodiversität sowie die Deckung der blühenden Pflanzenarten mit zunehmender Isolation insgesamt nicht signifikant unterscheiden, spiegelt vor allem die Artenzusammensetzung der Vegetation in Verbindung mit den durchgeführten Restitutionsmaßnahmen die Flächenqualität wider, da sich die Leitbildfläche und die Fläche 3 hinsichtlich ihrer gemeinsamen Artenausstattung am ähnlichsten sind. Im Griesheimer Sand unterscheidet sich hingegen zwischen den Flächen nur die Deckung der Blütenressourcen signifikant, so dass sich die Fragmentflächen deutlich von den Leitbildflächen abgrenzen, obwohl das Leitbild (1) zwischen den beiden Flächentypen vermittelt und hinsichtlich der höchsten Phytodiversität (verbunden mit den höchsten Artenzahlen der blühenden entomophilen Pflanzenarten) eine Sonderstellung einnimmt. Ein deutlicher Unterschied zwischen den beiden Fragment- und den Leitbildflächen zeigt sich ebenfalls hinsichtlich ihrer Qualität in der Pflanzenartenzusammensetzung. Auch bei Krauss et al. (2004) zeigten sich keine signifikanten Effekte der Lebensraumisolierung auf die Phytodiversität von Kalkmagerrasen. Für die ähnliche Phytodiversität

könnte es eine Rolle spielen, dass die untersuchten isolierten Flächen am Rotböhl und im Griesheimer Sand erst seit kurzer Zeit (max. 10 Jahre) aus der landwirtschaftlichen Nutzung entlassen wurden, da sich die Auswirkungen von Fragmentierung auf Pflanzen erst nach langen Zeiträumen zeigen (Saunders 1991, Honnay et al. 2006). Weitere vergleichbare Ergebnisse liegen zum größten Teil lediglich für einzelne Pflanzenarten und nicht für Pflanzengesellschaften vor (siehe Meta-Analyse von Aguilar et al. 2006). Zum jetzigen Zeitpunkt spielen auf den Untersuchungsflächen hinsichtlich der Vegetationszusammensetzung die durchgeführten Restitutions- und Pflegemaßnahmen die wichtigste Rolle, während sich der Faktor Isolation noch nicht nachweisen lässt.

Auswirkungen der Flächenisolation auf die Wildbienengemeinschaften

Während am Rotböhl sowohl die Artendiversität als auch die Individuendichte der Wildbienen (ohne Hummeln) mit zunehmender Isolation abnehmen, zeigen sich im Griesheimer Sand keine Unterschiede bei den Artenzahlen und der Abundanz der Wildbienen (ohne Hummeln). Möglicherweise könnte in diesem Gebiet die gute Vernetzung der Flächen eine Rolle spielen. Die Fragmentfläche am Streitgewann ist über eine zum heutigen Zeitpunkt restituierte, ehemalige Ackerfläche, die als Trittsteinfläche fungieren könnte, fast unmittelbar an das Leitbildgebiet der Griesheimer Düne angeschlossen, während sich die Fragmentfläche im Wald über blütenreiche Korridore entlang der Sandwege, welche im Pflegemanagement berücksichtigt werden (Stürz, mündl.), anschließt. Obwohl der Naturschutzwert von Korridoren kontrovers diskutiert wird (siehe Beier & Noss 1998), konnten u.a. auch Townsend & Lewy (2005) nachweisen, dass Verbindungen zwischen fragmentierten Flächen den Pollentransfer von Wildbienen und Wespen erleichtern.

Der Grad der Isolation von Lebensräumen könnte auch als Maß für den umgebenden Landschaftskontext dienen, weil er die Distanz zu benachbarten Lebensräumen bzw. die Flächenzusammensetzung auf der Landschaftsebene beschreibt (Miolanen & Nieminen 2002). Der Einfluss der umgebenden Landschaftsmatrix könnte auch am Rotböhl für die Veränderungen in der Artendiversität und -dichte eine Rolle spielen, da der Anteil an landwirtschaftlicher Nutzfläche im unmittelbaren Anschluss an die Flächen (2) und (3) am größten ist (im Gegensatz zur Fläche (1), welche nur durch einen Sandweg von Flächen mit Leitbildcharakter getrennt ist). Ricketts (2001) konnte für Schmetterlinge nachweisen, dass der Typ der umgebenden Landschaftsmatrix die Isolation von Flächen beeinflusst. Auch die Gemeinschaftsstruktur von aculeaten Hymenopteren kann durch die Intensität der Landnutzung in benachbarten Gebieten beeinflusst werden (Hirsch & Wolters 2003). Die Untersuchung verschiedener räumlicher Skalenebenen von Steffan-Dewenter et al. (2002) zeigte, dass der Artenreichtum und die Abundanz der untersuchten solitären Wildbienen, Hummeln und Honigbienen auf unterschiedlichen Ebenen mit dem Anteil an naturnahen, umgebenden Lebensräumen korrelieren, während für Söderstöm et al. (2001) die lokale Flächenqualität für die Artendiversität wichtiger erscheint als die Zusammensetzung der unmittelbaren Landschaftsmatrix. Umgekehrt können aber die naturnahen Lebensräume ein Ausgangspunkt für blüten-

besuchende Insekten sein, welche potentielle Bestäuber für die umgebende Landschaftsmatrix darstellen (Ricketts 2004, Chacoff & Aizen 2006).

Da sich in beiden Untersuchungsgebieten die Zusammensetzung der Wildbienen-gemeinschaften auf den Leitbildflächen und den isolierten/fragmentierten Flächen deutlich unterscheidet, welche sich nach der CCA auf die Phytodiversität bzw. der Diversität der blühenden entomophilen Pflanzenarten bzw. die Isolation verbunden mit der Deckung der blühenden entomophilen Pflanzenarten zurückführen lässt, scheint die Gemeinschaftsstruktur der Wildbienen in unserem Fall gleichermaßen mit dem Grad der Isolation (und somit auch der umgebenden Landschaftsmatrix) und der lokalen Flächenqualität zu korrelieren.

Im Gebiet des Rotböhl ist dem Isolationsgrad eine größere Bedeutung für die Artendiversität und die Abundanz der Wildbienen (ohne Hummeln) beizumessen als der Artenausstattung an Blütenressourcen bzw. der Blütendichte, während die Diversität der Wildbienen im Griesheimer Sand weniger von der Isolation betroffen ist.

In beiden Untersuchungsgebieten besitzen die Hummeln ihren Schwerpunkt in den isolierten/fragmentierten Flächentypen, in denen vor allem die Deckung der blühenden entomophilen Pflanzenarten eine wichtige Rolle für das Vorkommen der jeweiligen Arten besitzt. Auch Hegland & Boeke (2006) stellten fest, dass für die Präsenz von Hummeln die Blütendichte wichtiger als die Phytodiversität ist. Die signifikante Abnahme der Individuendichte der Hummeln in beiden Untersuchungsgebieten zwischen den Jahren 2004 und 2005 könnte deshalb mit der signifikanten Deckungsabnahme der blühenden Pflanzenarten in Verbindung gebracht werden. Diese Variabilität in der Abundanz von Wildbienengemeinschaften wird auch von anderen Bestäubungssystemen berichtet (Petanidou & Ellis 1993, Fishbein & Venable 1996, Oertli et al. 2005, Nakano & Washitani 2003, Larson et al. 2006).

Für verschiedene Hummelarten konnte gezeigt werden, dass sie größere „foraging ranges“ besitzen und nicht unbedingt unmittelbar in der Nähe ihres Nistplatzes Blüten besuchen (Osborne et al. 1999, Chapman et al. 2003). Am Rotböhl stellt sich außerdem auf den beiden isoliertesten Flächen der „mass flowering“-Aspekt von *Centaurea stoebe* als bedeutender Faktor heraus, welcher im Griesheimer Sand eine weniger wichtige Rolle zu spielen scheint, da der *Centaurea*-Aspekt lediglich auf der Fragmentfläche am Streitgewann auftritt. Außerdem zeigten sich in beiden Gebieten Unterschiede hinsichtlich der Körpergröße der Wildbienen, da am Rotböhl der Anteil großer Arten sowohl an den Arten- als auch den Individuenzahlen mit zunehmender Isolation zunimmt und gleichzeitig der Anteil kleiner Arten abnimmt, während im Griesheimer Sand lediglich die Individuendichten der Fragmentflächen von größeren Arten bestimmt sind und die Diversität gleichverteilt erscheint. Zu den großen Arten zählen neben den Hummeln auch verschiedene Sandleitarten wie z.B. *Andrena carbonaria* agg., *Andrena bimaculata* oder *Dasypoda hirtipes*. Die Gemeinschaftsstruktur verändert sich also auch durch die Ausbreitungsfähigkeit der verschiedenen Wildbienenarten. In mehreren Arbeiten wurde ein positiver Zusammenhang zwischen der Körpergröße von Wildbienen und ihrem „foraging range“ festgestellt, auch

wenn sich das „home range“-Gebiet vieler Blütenbesucher nur in geringen Radien unter 1 km bzw. oftmals nur innerhalb weniger hundert Meter bewegt (Gathmann & Tschardtke 2002, Artz & Waddington 2006, Dupont & Nielsen 2006). Der unmittelbare Vergleich der Untersuchungsdaten von *Tetralonia macroglossa* ist jedoch aufgrund der unterschiedlichen Versuchsansätze nur bedingt möglich, da in den meisten Arbeiten über Translokationsversuche die Reichweite von Wildbienen ermittelt wurde (Goulson & Stout 2001, Celary 2002, Gathmann & Tschardtke 2002), welche jedoch nicht der tatsächlich zurückgelegten Entfernung beim Pollensammeln entspricht.

Die Untersuchungen der „Aktionsradien“ von *Tetralonia macroglossa* weisen auf eine hohe „Gebietstreue“ von oligolektischen Wildbienenarten hin, wenn genügend Blütenressourcen zur Verfügung stehen. Obwohl auch Williams & Tepedino (2003) nachgewiesen haben, dass Wildbienen während eines Sammelfluges primär nur einen „resource patch“ nutzen, konnten in Kapitel 4 für einige Arten Reichweiten von über 1000 m innerhalb eines Pollensammelfluges ermittelt werden. Über die Dauer von Sammelflügen verschiedener Wildbienenarten gibt es nur spärliche Informationen, aber Gathmann & Tschardtke (2002) konnten eine Verbindung zur Körpergröße nachweisen. Für *Andrena vaga* lag die mittlere Dauer der Sammelflüge zwischen 75 und 83 Minuten, während z.B. von der Körpergröße vergleichbare Arten wie *Melitta lapponica* und *Melitta versicolor* bei der Untersuchung von Gathmann & Tschardtke (2002) im Mittel etwa 28 Minuten für einen Sammelflug benötigten sowie für die in Texas weit verbreitete *Andrena rudbeckiae* (Körpergröße 13-15 mm) von Neff & Simpson (1997) im Mittel 33,5 Minuten nachgewiesen wurden. Westphal et al. (2006) ermittelten für *Bombus terrestris* Sammelzeiten je nach Verfügbarkeit von Nahrungsressourcen zwischen 66 und 82 Minuten. Im Jahr 2005 konnte die Blütenressource der *Andrena vaga*-Aggregation in einer Entfernung von etwa 50 m ermittelt werden, während 2006 keine in der näheren Umgebung blühenden Weiden gesichtet werden konnten, so dass das Zurücklegen weiterer Entfernungen in diesem Fall keine Rolle für die Länge der Sammelzeit spielen dürfte. Darauf deutet auch die Abnahme der Dauer der Sammelzeiten im Zeitverlauf hin.

Hinsichtlich der Spezialisierung auf bestimmte Nahrungsressourcen zeigt sich ebenfalls kein einheitliches Bild, da am Rotböhl der höchste Anteil oligolektischer Arten auf den beiden Flächen mit den von der botanischen Seite „hochwertigsten“ Pflanzenarten zu finden ist (unabhängig von der Isolation), während im Griesheimer Sand die beiden Fragmentflächen und die Leitbildfläche (1) die meisten oligolektischen Arten anziehen. Theoretisch sollten jedoch spezialisierte Arten stärker von der Fragmentierung bzw. Isolation betroffen sein, da sie im Gegensatz zu Generalisten durch die Reduktion ihrer Blütenressourcen keine Ausweichmöglichkeiten mehr finden (Rathke & Jules 1993). Auf allen Untersuchungsflächen stellen die polylektischen Arten die Mehrheit der Blütenbesucher dar; zu diesem Ergebnis kommen auch Dupont & Nielsen (2006). Die Ergebnisse deuten darauf hin, dass die Arten-

ausstattung der Vegetation in den isolierten Flächen ausreichende Ressourcen für die spezialisierten Arten bietet.

Der hohe Anteil an den in Hohlräumen nistenden Individuen der beiden isoliertesten Flächen am Rotböhl spiegelt die Dominanz der Hummeln wider, auch wenn bei der Verteilung der Arten die Bodennister auf allen Flächentypen deutlich überwiegen. Auch im Griesheimer Sand werden die Individuendichten der Fragmentflächen sowie der Leitbildfläche (2) von dieser Gruppe der hohlraumnistenden Arten bestimmt. Allerdings lässt sich im Rahmen dieser Untersuchung nicht nachweisen, ob diese Flächentypen den Hummeln neben der Ressourcennutzung auch als potentielle Nistplätze dienen. In beiden Untersuchungsgebieten zeigt sich, dass bei der Verteilung der Arten die bodennistenden Arten den größten Anteil besitzen, obwohl die Verfügbarkeit anderer Nistplatz-Substrate auf allen Flächen gegeben ist, da sich die restlichen Arten gleichmäßig auf die Gruppen der Nistweisen verteilen. Diese Artenverteilung spiegelt die Ressourcennutzung der in Deutschland festgestellten Arten (siehe Kratochwil 2003) wider. Potts et al. (2005) konnten die Schlüsselbedeutung der Requisitenverfügbarkeit für die Zusammensetzung von Wildbienen Gemeinschaften in mediterranen Landschaften belegen.

Die Bedeutung von isolierten Flächen in landwirtschaftlich genutzten Landschaften

Es zeigt sich zwar die Bedeutung von isolierten Flächen in Agrarlandschaften für das Vorkommen diverser Wildbienen Gemeinschaften mit einem hohen Anteil an Rote Liste-Arten bzw. Sandleitarten, dennoch weisen die Ergebnisse auch darauf hin, dass mit einer zunehmenden Isolation, die mit dem Auftreten einer dominanten Blütenressource verbunden ist, vor allem ansteigende Abundanzen weit verbreiteter, generalistischer Arten (wie der Hummeln), welche aufgrund ihrer Körpergröße „bessere“ Ausbreitungsmöglichkeiten besitzen, unterstützt werden. Die unterschiedlich zusammengesetzten Wildbienen Gemeinschaften auf Leitbild- und Isolationsflächen weisen daraufhin, dass die Bedeutung von Leitbildflächen als Ausgangspunkt für eine Besiedlung entfernterer Flächen nur für die großen, ausbreitungsfähigen Arten gegeben zu sein scheint.

Zusammenfassung

In zwei verschiedenen Untersuchungsgebieten wurde untersucht, ob sich Auswirkungen der Flächenisolation auf die Artenvielfalt und Zusammensetzung von Wildbienen Gemeinschaften feststellen lassen.

Die Ergebnisse zur Vegetationszusammensetzung spiegeln zum aktuellen Zeitpunkt die auf den Flächen durchgeführten Restitutions- und Pflegemaßnahmen wider, während sich der Faktor Isolation noch nicht nachweisen lässt.

Für die Artendiversität und Individuendichte der Wildbienen zeigen sich unterschiedliche Ergebnisse, da einerseits eine deutliche Abnahme mit zunehmender Isolation festgestellt wurde, während sich im zweiten Untersuchungsgebiet keine signifikanten Unterschiede nachweisen lassen. Vor allem die Zusammensetzung der Wildbienen Gemeinschaften korreliert

mit dem Grad der Isolation und der lokalen Flächenqualität. Die Gattung *Bombus* besitzt ihren Schwerpunkt in den isolierten Flächentypen, in denen die Deckung der blühenden Pflanzenarten eine wichtige Rolle für das Vorkommen der jeweiligen Arten spielt. Auch die Ausbreitungsfähigkeit der Wildbienenarten, welche in Verbindung mit der Körpergröße steht, zeigte Auswirkungen auf die Gemeinschaftsstruktur. Hinsichtlich der Spezialisierung von Wildbienen auf bestimmte Blütenressourcen stellte sich die Vegetationsausstattung der Flächen als wichtigster Faktor für deren Vorkommen heraus.

Die Bedeutung von isolierten Flächen in Agrarlandschaften für artenreiche Wildbienen-gemeinschaften konnte zwar nachgewiesen werden, aber dennoch zeigt sich in den Ergebnissen, dass mit zunehmender Isolation auch die Zunahme einer dominanten Blüten-ressource verbunden sein kann, welche vor allem mit der Zunahme von ausbreitungsstarken, größeren Wildbienenarten (z.B. Hummeln) einhergeht.

Literatur

- Aguilar, R., Ashworth, L. Galetto, L. & Aizen, M.A. (2006): Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. - *Ecology Letters* 9: 968-980.
- Aizen, M. A., Ashworth, L. & Galetto, L. (2002): Reproductive success in fragmented habitats: do compatibility systems and pollination specialization matter? - *Journal of Vegetation Science* 13: 885-892.
- Ambos, R. & Kandler, O. (1987): Einführung in die Naturlandschaft. - *Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv* 25: 1-28.
- Amiet, F., Müller, A. & Neumeyer, R. (1999): Fauna Helvetica - Apidae 2. - CSCF und SEG, Neuchâtel, 219 S.
- Amiet, F., Herrmann, M., Müller, A. & Neumeyer, R. (2001): Fauna Helvetica - Apidae 3. - CSCF und SEG, Neuchâtel, 208 S.
- Artz, D.R. & Waddington, K.D. (2006): The effects of neighbouring tree islands on pollinator density and diversity, and on pollination of a wet prairie species, *Asclepias lanceolata* (Apocynaceae). - *Journal of Ecology* 94: 597-608.
- Baur, B. & Erhardt, A. (1995): Habitat fragmentation and habitat alterations: principal threats to most animal and plant species. - *GAIA* 4 (4): 221-226.
- Beier, P. & Noss, R.F. (1998): Do habitat corridors provide connectivity? - *Conservation Biology* 12: 1241-1252.
- Biesmeijer, J.C., Roberts, S.P. M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A.P., Potts, S. G., Kleukers, R., Thomas, C.D., Settele, J. & Kunin, W.E. (2006): Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. - *Science* 313: 351-354.
- Bundesamt für Naturschutz (1998): Rote Liste gefährdeter Tiere Deutschlands. - Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 55, Bonn-Bad Godesberg, 434 S.
- Cane, J.H. (2001): Habitat fragmentation and native bees: a premature verdict? - *Conservation Ecology* 5 (1).

- Cane, J.H., Minckley, R.L., Kervin, L.J., Roulston, T.H. & Williams, N.M. (2006): Complex responses within a desert bee guild (Hymenoptera: Apiformes) to urban habitat fragmentation. - *Ecological Applications* 16 (2): 632-644.
- Carvell, C., Westrich, P., Meek, W.R., Pywell, R.R. & Nowakowski, M. (2006): Assessing the value of annual and perennial forage mixtures for bumblebees by direct observation and pollen analysis. - *Apidologie* 37: 326-340.
- Celary, W. (2002): The ground-nesting solitary bee, *Dasygaster thoracica* Baer, 1853 (Hymenoptera, Apoidea, Mellitidae) and its life history. - *Folia biologica* 50 (3/4): 191-198.
- Chacoff, N.P. & Aizen, M.A. (2006): Edge effects on flower-visiting insects in grapefruit plantations bordering premontane subtropical forest. - *Journal of Applied Ecology* 43: 18-27.
- Chapman, R.E., Wang, J. & Bourke, A.F. (2003): Genetic analysis of spatial foraging patterns and resource sharing in bumble bee pollinators. - *Molecular Ecology* 12: 2801-2808.
- Corbet, S.A., Williams I.H. & Osborne, J.L. (1991): Bees and the pollination of crops and wild flowers in the European Community. - *Bee World* 72: 47-59.
- Donaldson, J., Nänni, I., Zachariades, C. & Kemper, J. (2002): Effects of habitat fragmentation on pollinator diversity and plant reproductive success in Renosterveld Shrublands of South Africa. - *Conservation Biology* 16 (5): 1267-1276
- Dramstadt, W. (1996): Do bumblebees (Hymenoptera, Apoidea) really forage close to their nest? - *Journal of Insect Behaviour* 9 (2): 163-182.
- Dupont, Y.L. & Nielsen, B. O. (2006): Species composition, feeding specificity and larval trophic level of flower-visiting insects in fragmented versus continuous heathlands in Denmark. - *Biological Conservation* 131: 475-485.
- Fishbein, M. & Venable, L. (1996): Diversity and temporal change in the effective pollinators of *Asclepias tuberosa*. - *Ecology* 77 (4): 1061-1073.
- Gathmann, A. & Tschardt, T. (2002): Foraging ranges of solitary bees. - *Journal of Animal Ecology* 71: 757-764.
- Goulson, D. & Stout, J. C. (2001): Homing ability of the bumblebee *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apoidea). - *Apidologie* 32: 105-111.
- Goverde, M., Schweizer, K., Baur, B. & Erhardt, A. (2002): Small-scale habitat fragmentation effects on pollinator behaviour: experimental evidence from the bumblebee *Bombus veteranus* on calcareous grasslands. - *Biological Conservation* 104: 293-299.
- Hector, A., Joshi, J., Lawler, S.P., Spehn, E.M. & Wilby, A. (2001): Conservation implications of the link between biodiversity and ecosystem functioning. - *Oecologia* 129: 624-628.
- Hegland, S.J. & Boeke, L. (2006): Relationships between the density and diversity of floral resources and flower visitor activity in a temperate grassland community. - *Ecological Entomology* 31: 532-538.
- Hirsch, M. & Wolters, V. (2003): Response of aculeate Hymenoptera to spatial features of an agricultural landscape. - *Journal for Nature Conservation* 11: 179-185.
- Honnay, O., Coart, E., Butaye, J., Adrians, D., van Glabeke, S. & Roldán-Ruiz, I. (2006): Low impact of present and historical landscape configuration on the genetics of fragmented *Anthyllis vulneraria* populations. - *Biological Conservation* 127: 411-419.
- Internet: www.dwd.de/de/FundE/Klima/KLIS/daten/online/nat/index.htm

- Jennersten, O. (1988): Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): Effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. - *Conservation Biology* 2 (4): 359-366.
- Kevan, P.G. (1999): Pollinators as bioindicators of the state of the environment: species, activity and diversity. - *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74: 373-393.
- Kleijn, D. & van Langevelde, F. (2006): Interacting effects of landscape context and habitat quality on flower visiting insects in agricultural landscapes. - *Basic and Applied Ecology* 7: 201-214.
- Klein, A.-M., Steffan-Dewenter, I. & Tschardt, T. (2004): Foraging trip duration and density of megachilid bees, eumenid wasps and pompilid wasps in tropical agroforestry systems. - *Journal of Animal Ecology* 73: 517-525.
- Knight, M.E., Martin, A.P., Bishop, S., Osborne, J.L., Hale, R.J., Sanderson, R.A. & Goulson, D. (2005): An interspecific comparison of foraging range and nest density of four bumblebees (*Bombus*) species. - *Molecular Ecology* 14: 1811-1820.
- Krauss, J., Klein, A.-M., Steffan-Dewenter, I. & Tschardt, T. (2004): Effects of habitat area, isolation, and landscape diversity on plant species richness of calcareous grasslands. - *Biodiversity and Conservation* 13: 1427-1439.
- Kratochwil, A. (1984): Pflanzengesellschaften und Blütenbesucher-Gemeinschaften: bioökologische Untersuchungen in einem nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasen (Mesobrometum) im Kaiserstuhl (Südwestdeutschland). - *Phytocoenologia* 11 (4): 455-669.
- Kratochwil, A. (2003): Bees (Hymenoptera: Apoidea) as key-stone species: specifics of resource and requisite utilisation in different habitat types. - *Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges.* 15: 59-77.
- Krüß, A. (1994): Die Stechimmen der Sandhausener Dünen. - *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.* 80: 223-240.
- Larsen, T.H., Williams, N.M. & Kremen, C. (2005): Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. - *Ecology Letters* 8: 538-547.
- Larson, D.L., Royer, R.A. & Royer, M.R. (2006): Insect variation and pollen deposition in an invaded prairie plant community. - *Biological Conservation* 130: 148-159.
- Lennartsson, T. (2002): Extinction thresholds and disrupted plant-pollinator interactions in fragmented plant populations. - *Ecology* 83 (11): 3060-3072.
- Mauss, V. (1996): Bestimmungsschlüssel für die Hummeln der Bundesrepublik Deutschland. - 6. Aufl., DJN, Hamburg, 50 S.
- Moilanen, A. & Nieminen, M. (2002): Simple connectivity measures in spatial ecology. - *Ecology* 83: 1131-1145.
- Murren, C.J. (2002): Effects of habitat fragmentation on pollination: pollinators, pollinia viability and reproductive success. - *Journal of Ecology* 90: 100-107.
- Nakano, C. & Washitani, I. (2003): Variability and specialization of plant-pollinator systems in a northern maritime grassland. - *Ecological Research* 18: 221-246.
- Neff, J.L. & Simpson, B.B. (1997): Nesting and foraging behavior of *Andrena (Callandrena) rudbeckiae* Robertson (Hymenoptera: Apoidea: Andrenidae) in Texas. - *Journal of the Kansas Entomological Society* 70 (2): 100-113.
- Oertli, S., Müller, A. & Dorn, S. (2005): Ecological and seasonal patterns in the diversity of a species-rich assemblage (Hymenoptera: Apoidea: Apiformes). - *European Journal of Entomology* 102: 53-63.

- Osborne, J.L., Clark, S.J., Morris, R.J., Williams, I.H., Riley, J.R., Smith, A.D., Reynolds, D.R. & Edwards, A.S. (1999): A landscape-scale study of bumble bee foraging range and constancy, using harmonic radar. - *Journal of Applied Ecology* 36: 519-533.
- Petanidou, T. & Ellis, W.N. (1993): Pollinating fauna of a phryganic ecosystem: composition and diversity. - *Biodiversity Letters* 1: 9-22.
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Roberts, S., O'Toole, C., Dafni, A., Ne'eman, G. & Willmer, P. (2005): Role of nesting resources in organising diverse bee communities in a Mediterranean landscape. - *Ecological Entomology* 30: 78-85.
- Rathke, B.J. & Jules, E.S. (1993): Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions. - *Current Science* 65: 273-277.
- Ricketts, T.H. (2001): The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. - *The American Naturalist* 158 (1): 87-99.
- Ricketts, T.H. (2004): Tropical forest fragments enhance pollinator activity in nearby coffee crops. - *Conservation Biology* 18 (5): 1262-1271.
- Rosenzweig, M.L. (1995): *Species diversity in Space and Time*. - Cambridge, University Cambridge Press, 436 S.
- Saunders, D.A. (1991): Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. - *Conservation Biology* 5 (1): 19-32.
- Saure, C. (1992): Die Stechimmenfauna der Binnendüne Baumberge in Berlin-Heiligensee im Vergleich mit anderen Trockengebieten in Berlin und Umgebung (Insecta: Hymenoptera Aculeata). - *Berliner Naturschutzblätter* 36 (1): 38-57.
- Scheuchl, E. (1995): *Illustrierte Bestimmungstabellen der Wildbienen Deutschlands und Österreichs*. - Bd. 1, Schlüssel der Gattungen und der Arten der Familie Anthophoridae, Eigenverlag, Velden, 158 S.
- Scheuchl, E. (1996): *Illustrierte Bestimmungstabellen der Wildbienen Deutschlands und Österreichs*. - Bd. 2, Schlüssel der Arten der Familien Megachilidae und Melittidae, Eigenverlag, Velden, 116 S.
- Scheuchl, E. & Schmid-Egger, C. (1997): *Illustrierte Bestimmungstabellen der Wildbienen Deutschlands und Österreichs unter der Berücksichtigung der Arten der Schweiz*. - Bd. 3, Schlüssel der Arten der Familie Andrenidae, Eigenverlag, Velden, 180 S.
- Schmid-Egger, C., Risch, S. & Niehuis, O. (1995): *Die Wildbienen und Wespen in Rheinland-Pfalz (Hymenoptera, Aculeata). Verbreitung, Ökologie und Gefährdungssituation*. - *Fauna Flora Rheinland-Pfalz, Beiheft* 16. 296 S.
- Söderström, B., Svensson, B., Vessby, K. & Glimskär, A. (2001): Plants, insects and birds in semi-natural pastures in relation to local habitat and landscape factors. - *Biodiversity and Conservation* 10: 1839-1863
- Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. (1999): Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. - *Oecologia* 121: 432-440.
- Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. (2000): Butterfly community structure in fragmented habitats. - *Ecology Letters* 3: 449-456.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C. & Tschardtke, T. (2002): Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. - *Ecology* 83 (5): 1421-1432.

- Stroh, M. (2006): Vegetationsökologische Untersuchungen zur Restitution von Sandökosystemen. - Dissertation, FB Biologie, Technische Universität Darmstadt, 125 S.
- Thomas, C.D. (2000): Dispersal and extinction in fragmented landscapes. - Proc. R. Soc. Lond. B. 267: 139-145.
- Townsend, P.A. & Levey, D.J. (2005): An experimental test of whether habitat corridors affect pollen transfer. - Ecology 86 (2): 466-475.
- Tscharntke, T., Gathmann, A. & Steffan-Dewenter, I. (1998): Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interaction. - Journal of Applied Ecology 35: 708-719.
- Walter, H. & Lieth, H. (1967): Klimadiagramm-Weltatlas. – VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Walther-Hellwig, K. & Frankl, R. (2000): Foraging habitats and foraging distances of bumblebees, *Bombus* spp. (Hym., Apidae), in an agricultural landscape. - Journal of Applied Entomology 124: 299-306.
- Waser, N.M., Chittka, L., Price, M.V., Williams, N.M. & Ollerton, J. (1996): Generalization in pollination systems, and why it matters. - Ecology 77: 1043-1060.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I. & Tscharntke, T. (2006): Bumblebees experience landscapes at different spatial scales: possible implications for coexistence. - Oecologia 149: 289-300.
- Westrich, P. (1989): Die Wildbienen Baden-Württembergs. - Ulmer, Stuttgart, Band 2, 972 S.
- Westrich, P., Schwenninger, H.R., Herrmann, M., Klatt, M., Klemm, M., Prosi, R. & Schanowski, A. (2000): Rote Liste der Bienen Baden-Württembergs. - Im Internet unter: www.xfaweb.baden-wuerttemberg.de/nafaweb/print/pas04.pdf
- Williams, N.M. & Tepedino, V.J. (2003): Consistent mixing of near and distant resources in foraging bouts by the solitary mason bee *Osmia lignaria*. - Behavioral Ecology 14 (1): 141-149.
- Zehm, A. & Zimmermann, K. (2004): Sandgebiete in der hessischen Oberrheinebene: Untersuchungsflächen und Untersuchungsansatz des BMBF-Projektes "Sand-Ökosysteme im Binnenland". - In: Beweidung und Restitution als Chancen für den Naturschutz? NNA-Ber. 17, H.1, 15-26.

Kapitel 6

Gesamtdiskussion

Die Community-Struktur der Wildbienen ist verschiedenen Einflussfaktoren, wie u.a. der Ressourcenverfügbarkeit (sowohl über mehrere Jahre in der Zeitachse als auch innerhalb von Sukzessionsstadien) und Fragmentierung ausgesetzt.

Im Rahmen dieser Arbeit wurden deshalb in einem Modell-Ökosystem Gesetzmäßigkeiten bezüglich der Sukzession von Vegetation und Wildbienen, der Ressourcennutzung von Wildbienen, der Biodiversität verschiedener Sukzessionsstadien, den Auswirkungen von Fragmentierung und der Stabilität von Wildbienengemeinschaften in der Zeitachse untersucht, aus denen Schutzkonzepte für intakte Wildbienengemeinschaften abgeleitet werden können. In diesem Kapitel werden die Ergebnisse der verschiedenen Untersuchungen zusammenfassend diskutiert.

Sukzession

Generell wird die Hypothese vertreten, dass ein Anstieg der Phytodiversität eine Zunahme des Artenreichtums der Tiere bedingt, da mit einer höheren Anzahl der Ressourcen auch eine größere Anzahl an „Konsumenten“ angesprochen wird (u.a. Rosenzweig 1995, Siemann et al. 1998). In **Kapitel 2** konnte gezeigt werden, dass sich die Phytodiversität in den untersuchten Sukzessionsstadien sehr ähnlich ist, während die anderen überprüften Vegetationsparameter (wie Diversität der blühenden entomophilen Pflanzenarten, Deckung der Blüten, Deckung der Kräuter und Gräser, Anteil und Deckung der Ruderalarten) im Verlauf der Sukzession zunehmen und lediglich der Anteil der botanischen Zielarten abnimmt. Dabei besitzen die wichtigsten Blütenressourcen der Wildbienen (siehe **Kapitel 3**) deutliche Verbreitungsschwerpunkte in den verschiedenen Vegetationstypen, da *Centaurea stoebe*, *Berteroa incana* und *Potentilla argentea* ihre höchste Blütendichte in den ruderalisierten Vegetationstypen aufweisen, während z.B. *Helichrysum arenarium* und *Senecio vernalis* ihren Schwerpunkt in den offeneren Pionierstadien haben. Für die höchste Wildbienenendiversität in den mittleren Sukzessionsstadien (ruderalisiertes Armerion, ehemaliger Acker, Allio-Stipetum-Komplex) konnte nicht wie erwartet die Phytodiversität als wichtigstes Charakteristikum (Tscharrntke et al. 1998, Potts et al. 2003) ermittelt werden, sondern als die bedeutendsten Faktoren stellen sich die Diversität der blühenden Pflanzenarten in Verbindung mit der höchsten Blütendichte heraus (**Kap. 2**), welche auch die hohen Individuenzahlen der Wildbienen bedingen. Bei Steffan-Dewenter & Tscharrntke (2001) ist ebenfalls der Artenreichtum der blühenden Pflanzenarten am stärksten mit der Wildbienenendiversität korreliert, während sich die Deckung der blühenden Pflanzenarten als wichtigster Faktor für die Abundanz der Wildbienen herausstellte. Auch Balmer & Erhardt (2000) konnten in verschiedenen Sukzessionsstadien von extensiv bewirtschaftetem Grünland Unterschiede hinsichtlich der Schmetterlingsdiversität und -abundanz feststellen und verweisen auf die Bedeutung von Brachflächen für die Er-

haltung von Biodiversität, deren Wert für die Wildbienenfauna auch von Saure & Berger (2006) betont wird. Die Zusammensetzung der Wildbienengemeinschaft wird außerdem durch die charakteristischen Blütenressourcen der verschiedenen Sukzessionsstadien bestimmt (**Kap. 3**), d.h. das Auftreten der Wildbienenarten wird in erster Linie durch die Nutzung ihrer Blütenressourcen bestimmt, deren Schwerpunkte in den Sukzessionsstadien wiederum die Vorkommensschwerpunkte der Wildbienen nach sich ziehen.

Die Bedeutung der frühen Pionierstadien der Sandtrockenrasen für die Wildbienen zeigt sich vor allem durch den hohen nachgewiesenen Anteil von Sandleitarten im Koelerion-Bereich (**Kap. 2**), der durch den hohen Offenbodenanteil für viele auf Sand spezialisierte Arten optimale Nistplatzbedingungen bietet, welche nach Potts et al. (2005) wichtige Faktoren für die Struktur von Wildbienengemeinschaften darstellen. Zwar besitzen die Rote Liste-Arten deutliche Schwerpunkte in den mittleren Sukzessionsstadien (**Kap. 2**), aber die Analyse der prozentualen Anteile an den jeweiligen Arten- und Individuenzahlen (**Kap. 3**) beweist, dass deren Gesamtanteil in allen Vegetationstypen sehr hohe Werte erreicht.

Gemeinschaftsstruktur

Die Untersuchung der Gemeinschaftsstruktur der Wildbienen in **Kapitel 2** wurde zum einen auf der Raumebene und zum anderen auf der Ressourcenebene durchgeführt, während in **Kapitel 3** die Überprüfung der Stabilität innerhalb der Wildbienengemeinschaft im Vordergrund steht.

Für die Verteilung der Wildbienen im Raum (auf die einzelnen Untersuchungsflächen innerhalb der Vegetationstypen) konnten deutlich geschachtelte Strukturen nachgewiesen werden, die darauf hinweisen, dass die häufig und weitverbreitet auftretenden Arten (wie z.B. *Bombus lapidarius*, *Bombus terrestris*, *Dasypoda hirtipes*, *Halictus leucaheneus*) auch in artenärmeren Bereichen auftreten, während die selten nachgewiesenen Arten mit geringem Verbreitungsgrad meist in artenreicheren Flächen vorkommen.

Auch die Struktur der Blütenressourcen-Wildbienen-Interaktionen stellt sich als geschachtelt heraus und bestätigt die Ergebnisse von Petanidou & Ellis (1996), Bascombe et al. (2003) und Memmott et al. (2004), dass Spezialisten oft mit Generalisten assoziiert sind. Das bedeutet für die Sand-Ökosysteme, dass die durch wenige Interaktionen gekennzeichneten Pflanzenarten von weit verbreiteten, eine Vielzahl an Ressourcen nutzenden Wildbienen besucht werden, während die durch wenige Interaktionen gekennzeichneten Wildbienenarten tendenziell die weiter verbreiteten, von vielen anderen Arten genutzten, Blütenressourcen besuchen. Viele Wildbienenarten der Sand-Ökosysteme sind hinsichtlich ihrer Ressourcennutzung oligolektisch und damit auf eine bestimmte Pflanzenart bzw. -familie spezialisiert, welche jedoch oft von einer Vielzahl weiterer Arten besucht werden (z.B. *Osmia adunca* und *Echium vulgare*). Die Verbindungen von Spezialisten und Generalisten führen zu stark asymmetrischen Interaktionen, welche nach Vázquez & Aizen (2004) in Pflanze-Bestäuber-Netzwerken häufiger auftreten. Diese Ergebnisse sind vor allem vor dem Hintergrund besonders wichtig, dass im Naturschutzmanagement der Fokus oftmals auf seltene Arten

(Pflanzen und Tiere) der Roten Listen oder des FFH-Anhanges ausgerichtet ist. Die Bedeutung der Generalisten bestätigt sich auch in den Simulationen von Memmott et al. (2004), in denen vom Verlust der generalistischen Bestäuber die größte Gefahr für die Stabilität des Bestäubernetzwerkes ausgeht. Die Überlebensfähigkeit von seltenen Pflanzpopulationen kann von den Bestäubern der weiterer verbreiteten Pflanzenarten einer Gemeinschaft abhängig sein (Gibson et al. 2006). Zudem hat sich in **Kapitel 3** gezeigt, dass bestimmte Arten einer Gemeinschaft durch ein stabiles (stetes) Auftreten im Zeitraum mehrerer Jahre charakterisiert sind, auch wenn die Höhe ihrer Individuendichte starken Schwankungen unterworfen sein kann; dazu zählen im Falle der Sand-Ökosysteme z.B. *Andrena carbonaria* agg., *Dasygaster hirtipes* und *Halictus leucogaster*, während andere Arten nur sehr selten (z.B. nur einmalige Nachweise vieler *Andrena*-Arten wie u.a. *A. barbipennis*, *A. bimaculata* oder auch *Halictus pollinipes*) auftreten. Es könnte sich hierbei um ein Muster der natürlichen Variabilität handeln, welches auch für andere Wildbienenengemeinschaften nachgewiesen wurde (u.a. Nakano & Washitani 2003, Oertli et al 2005, Larson et al. 2006). Außerdem zeigt sich im Zeitverlauf, dass sich die Artenzusammensetzung im Vergleich zum Ausgangsjahr immer weniger ähnlich wird. Auch der starke Jahreseinfluss auf die mittlere Artendiversität und Abundanz der Wildbienen deutet auf eine starke Variabilität bzw. Fluktuation in der Zeitachse hin, während Stabilität nur für einige Arten der Wildbienenengemeinschaft auftritt. Diese Ergebnisse stimmen mit den Untersuchungen der Struktur von Wildbienenengemeinschaften von Herrera (1988), Williams et al. (2001) und Cane et al. (2005) überein, welche ebenfalls ähnliche Stabilitäts- und Variabilitätsmuster gefunden haben.

Blütenressourcen

Die Blütendichten der untersuchten entomophilen, charakteristischen Pflanzenarten sind ebenfalls einer starken Variabilität im Zeitverlauf unterworfen (**Kap. 3**), wobei sich der Jahreseinfluss auf die Blütenabundanz jedoch je nach Verbreitungsschwerpunkt der Art unterscheidet. So profitierten z.B. die Arten der offeneren Pionierstadien offenbar vom Trockenjahr 2003, da *Helichrysum arenarium*, *Echium vulgare* und *Ononis repens* in diesem Jahr ihre höchsten Blütenzahlen erreichten, während die Arten der mittleren Sukzessionsstadien durch starke Einbrüche ihrer Blütendichte gekennzeichnet waren. Allerdings zeigten sich zumindest in einem Untersuchungszeitraum von 2 Jahren nur geringe Unterschiede hinsichtlich des Blühbeginns der Pflanzenarten, obwohl sowohl hinsichtlich der Blühdauer als auch des Zeitpunktes der höchsten Blütendichte deutliche Unterschiede nachgewiesen werden konnten (**Kap. 4**). Aufgrund der hohen Blütenbesuchszahlen (sowohl von Arten als auch von Individuen) stellen sich insgesamt neben *Centaurea stoebe*, *Crepis capillaris*, *Berteroa incana*, *Ononis repens*, *Medicago falcata* eine Reihe weiterer Arten wie *Potentilla argentea*, *Cerastium arvense*, *Sisymbrium altissimum*, *Echium vulgare* und *Helichrysum arenarium* als wichtigste Nahrungsressourcen der Wildbienen in den Sand-Ökosystemen heraus (**Kap. 2**, **Kap. 3**). Diejenigen Pflanzenarten, welche mit höheren Blütendichten in den Sandgebieten

auftreten, weisen (mit Ausnahme von *Centaurea stoebe*) in der Pollenanalyse durch ihren hohen Anteil an den Pollenladungen auf ein blütenstetes Pollensammeln der festgestellten Wildbienenarten und -individuen hin (**Kap. 4**). Die Untersuchungen der an Malvaceae oligolektisch sammelnden *Tetralonia macroglossa* (**Kap. 5**) deuten außerdem darauf hin, dass bei ausreichender Ressourcenverfügbarkeit eine hohe „Gebietstreue“ im Bereich eines „patches“ (einer Größe im Bereich zwischen 50-100 m²) gegeben sein kann. Trotzdem kann mit dem beobachteten Blütenbesuch nicht zwangsläufig auf eine Nutzung der Blütenressource geschlossen werden (**Kap. 4**), da z.B. die an *Centaurea stoebe* festgestellten Arten auch hohe Anteile anderer Pollen aufwiesen (z.B. *Andrena carbonaria* agg., *Andrena flavipes*).

Fragmentierung

In den meisten Landschaften lässt sich die Fragmentierung zum einen durch die Abnahme der Größe eines Lebensraumes und zum anderen durch die zunehmende Isolation der entstandenen Fragmente charakterisieren (Steffan-Dewenter & Tschardt 2002). In beiden Untersuchungsgebieten lässt sich hinsichtlich der Vegetation der Faktor Isolation noch nicht nachweisen (**Kap. 5**), da sich die ermittelten Vegetationsparameter wie z.B. die Gräserdeckung entweder sehr heterogen darstellen (Rotböhl) oder sich hinsichtlich der Phyto-diversität keine Unterschiede erkennen lassen (Rotböhl), lediglich die Deckung der Blütenressourcen spielt auf den Fragmentflächen eine größere Rolle (Griesheimer Sand). Die einzigen Unterschiede zwischen Leitbild- und Fragmentflächen zeigen sich in der Qualität ihrer Pflanzenartenzusammensetzung, da die Leitbilder durch die botanisch wertvollste Artenkombination gekennzeichnet sind.

Auf der Basis der Insel-Biogeographie von MacArthur & Wilson (1967) sollten Inseln, welche weniger isoliert liegen, generell höhere Artenzahlen aufweisen als Inseln, welche stärker separiert liegen (u.a. Lack 1969). Im Gegensatz zu ozeanischen Inseln sind terrestrische Habitatfragmente jedoch in eine sie umgebende Landschaftsmatrix eingebettet, so dass für die Isolation neben der Distanz zu einer „Kolonisationsquelle“ auch die Qualität der sich anschließenden Landschaften mit einfließt (Ricketts 2001, Haifa 2002, Steffan-Dewenter 2003). Nach Steffan-Dewenter & Tschardt (1999) führt zunehmende Isolation zur Abnahme der Abundanz und Artenvielfalt blütenbesuchender Wildbienen. Für die Arten-diversität und Abundanz der Wildbienen (ohne Hummeln) lässt sich nur in einem Untersuchungsgebiet (Rotböhl) eine signifikante Abnahme mit zunehmender Isolation nachweisen, während gleichzeitig der Anteil großer Wildbienenarten zunimmt und der Anteil kleiner Arten abnimmt. Da die Ausbreitungsfähigkeit und der Aktionsradius von Wildbienen (siehe auch **Kap. 4**) positiv mit der Körpergröße korreliert ist (Gathmann & Tschardt 2002, Artz & Waddington 2006), könnte eine „Kolonisierung“ ausgehend von den Leitbildflächen zumindest für die größeren Wildbienenarten möglich sein. Außerdem können diese Fragmentflächen als Lebensrauminseln inmitten einer umgebenden Agrarlandschaft angesehen werden. Die Gleichverteilung sowohl der Artendiversität als auch der Arten auf die Größenklassen im Griesheimer Sand deutet darauf hin, dass es sich auf den Fragmentflächen entweder um

eigenständige Wildbienengemeinschaften handelt oder die Vernetzung der Flächen schon sehr gut gelungen ist. Zudem hat sich gezeigt, dass der Aktionsradius von z.B. *Andrena flavipes* oder *Andrena carbonaria* agg. durchaus bei über 1000 m liegen kann und scheinbar auch Barrieren wie z.B. Waldränder überwunden werden können (**Kap. 4**). Die Vorkommensschwerpunkte der Hummeln befinden sich in den isolierten/fragmentierten Flächentypen, in denen für diese Wildbienengruppe vor allem die hohe Blütendichte eine wichtige Rolle spielt. Für die Zusammensetzung der Wildbienengemeinschaften, die sich auf den Leitbildflächen und den isolierten/fragmentierten Flächen deutlich unterscheiden, stellen gleichermaßen der Isolationsgrad und damit auch die umgebende Landschaftsmatrix sowie die lokale Flächenqualität (Diversität bzw. Deckung der blühenden Pflanzenarten) die wichtigsten Faktoren dar (**Kap. 5**).

Schutzmaßnahmen

Der Wert der mittleren Sukzessionsstadien mag zwar aus botanischer Sicht unbedeutend erscheinen, aber diese stellen sich essentiell für artenreiche Wildbienengemeinschaften dar und sind vor allem aufgrund der Diversität an blühenden entomophilen Pflanzenarten in Verbindung mit der Blütendeckung von besonderer Bedeutung. Daher sollte der Erhaltung des Vegetationsmosaiks verschiedener Sukzessionsstadien bzw. der Erhaltung der Vielfalt an Blütenressourcen, welche ihre Schwerpunkte in bestimmten Sukzessionsstadien besitzen (**Kap 2, 3**), absolute Priorität eingeräumt werden (siehe auch Saure & Berger 2006). Zudem hat sich in **Kapitel 2** die Bedeutung der „generalistischen“ Pflanzenarten und Wildbienenarten für die Stabilität des Bestäubungsnetzwerkes sowohl hinsichtlich der Raum- als auch der Ressourcennutzung herausgestellt. Daraus ergibt sich ebenfalls der „Wert“ brachliegender oder in der Sukzession weiter fortgeschrittener Flächen und ihrer Blütenressourcen für die Wildbienenfauna.

Zwar hat sich die Bedeutung von fragmentierten und isolierten Flächen vermutlich aufgrund der guten Vernetzung für eigenständige Wildbienengemeinschaften (wie im Untersuchungsgebiet Griesheimer Sand) gezeigt (**Kap. 5**); allerdings konnte ebenfalls nachgewiesen werden, dass die Isolation vor allem große und ausbreitungsstarke Wildbienenarten „fördert“, während kleinere, ausbreitungsschwächere Arten diese Ressourcen ausgehend von Leitbildflächen nicht erreichen können (wie im Untersuchungsgebiet Rotböhl). Da „stepping stones“ und Korridore den Austausch von Bestäubern (und Pollen) zwischen isolierten Flächen erleichtern können (Townsend & Levey 2005), sollten weitere Schutzmaßnahmen die Vernetzung aber auch die Pflege der fragmentierten Flächen, z.B. über blütenreiche Säume entlang der Wege, berücksichtigen.

Als Indikatorarten für die Qualität von Sand-Ökosystemen bzw. die Beurteilung von Restitutionsmaßnahmen eignen sich vor allem diejenigen Arten, welche als Sandleitarten eingestuft werden können und/oder durch ihre Stabilität in der Zeitachse gekennzeichnet sind;

dazu zählen in unseren Sandgebieten *Andrena carbonaria* agg., *Dasygaster hirtipes*, *Halictus leucaheneus*, *Halictus sexcinctus*, *Halictus smaragdulus* (**Kap. 3**).

Literatur

- Artz, D.R. & Waddington, K.D. (2006): The effects of neighbouring tree islands on pollinator density and diversity, and on pollination of a wet prairie species, *Asclepias lanceolata* (Apocynaceae). - *Journal of Ecology* 94: 597-608.
- Balmer, O. & Erhardt, A. (2000): Consequences of succession on extensively grazed grasslands for central european butterfly communities: rethinking conservation practices. - *Conservation Biology* 14 (3): 746-757.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C.J. & Olesen, J.M. (2003): The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. - *Proceedings of the National Academy of Science* 100 (16): 9382-9387.
- Cane, J.H., Minckley, R., Kervin, L. & Roulston, T. (2005): Temporally persistent patterns of incidence and abundance in a pollinator guild at annual and decadal scales: the bees of *Larrea tridentata*. - *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 319-329.
- Gathmann, A. & Tschardt, T. (2002): Foraging ranges of solitary bees. - *Journal of Animal Ecology* 71: 757-764.
- Gibson, R.H., Nelson, I.L., Hopkins, G.W., Hamlett, B.J. & Memmott, J. (2006): Pollinator webs, plant communities and the conservation of rare plants: arable weeds as a case study. - *Journal of Applied Ecology* 43: 246-257.
- Haifa, Y. (2002): A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. - *Ecological Applications* 12 (2): 321-334.
- Herrera, C.M. (1988): Variation in mutualisms: the spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage. - *Biological Journal of the Linnean Society* 35: 95-125.
- Lack, D.L. (1969): The number of bird species on islands. - *Bird Study* 16: 193-209.
- Larson D.L., Royer, R. A. & Royer, M.R. (2006): Insect variation and pollen deposition in an invaded prairie plant community. - *Biological Conservation* 130: 148-159.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967): *The theory of island biogeography*. - Princeton, NJ, 203 pp.
- Memmott, J., Waser, N.M. & Price, M.V. (2004): Tolerance of pollination networks to species extinctions. - *Proc. R. Soc. Lond. B* 271: 2605-2611.
- Nakano, C. & Washitani, I. (2003): Variability and specialization of plant-pollinator systems in a northern maritim grassland. - *Ecological Research* 18: 221-246.
- Oertli, S., Müller, A. & Dorn, S. (2005): Ecological and seasonal patterns in the diversity of a species-rich assemblage (Hymenoptera: Apoidea: Apiformes). - *European Journal of Entomology* 102: 53-63.
- Petanidou, T. & Ellis, W.N. (1996): Interdependence of native bee faunas and floras in changing Mediterranean communities. - In: Matheson, A. et al. (eds): *The conservation of bees*. - Academic Press, 201-226.
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G. & Willmer P. (2003): Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities?. - *Ecology* 84 (10): 2628-2642.

- Potts, S.G., Vulliamy, B., Roberts, S., O'Toole, C., Dafni, A., Ne'eman, G. & Willmer P. (2005): Role of nesting resources in organising diverse bee communities in a Mediterranean landscape. - *Ecological Entomology* 30: 78-85.
- Ricketts, T.H. (2001): The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. - *The American Naturalist* 158 (1): 87-99.
- Rosenzweig, M.L. (1995): *Species diversity in space and time*. - Cambridge University Press, Cambridge, 436 pp.
- Saure, C. & Berger, G. (2006): Flächenstilllegungen in der Agrarlandschaft und ihre Bedeutung für Wildbienen. - *Naturschutz und Landschaftspflege in Brandenburg* 15 (2): 55-65.
- Siemann, E., Tilman, D., Haarstad, J. & Ritchie, M. (1998): Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. - *The American Naturalist* 152 (5): 738-750.
- Steffan-Dewenter, I. & Tscharntke T. (1999): Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. - *Oecologia* 121: 432-440.
- Steffan-Dewenter, I. & Tscharntke T. (2001): Succession of bee communities on fallows. - *Ecography* 24: 83-93.
- Steffan-Dewenter, I. & Tscharntke T. (2002): Insect communities and biotic interactions on fragmented calcareous grasslands - a mini review. - *Biological Conservation* 104: 275-284.
- Steffan-Dewenter, I. (2003): Importance of habitat area and landscape context for species richness of bees and wasps in fragmented orchard meadows. - *Conservation Biology* 17 (4): 1036-1044.
- Townsend, P.A. & Levey, D.J. (2005): An experimental test of whether habitat corridors affect pollen transfer. - *Ecology* 86 (2): 466-475.
- Tscharntke, T., Gathmann, A. & Steffan-Dewenter, I. (1998): Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interaction. - *Journal of Applied Ecology* 35: 708-719.
- Vázquez, D.P. & Aizen, M.A. (2004): Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interaction. - *Ecology* 85 (5): 1251-1257.
- Williams, N.M., Minckley, R.L. & Silveira, A. (2001): Variation in native bee faunas and its implications for detecting community changes. - *Conservation Ecology* 5 (1).

Zusammenfassung

Die Bedeutung der Wildbienen (Hymenoptera, Apoidea) zeigt sich in ihrer Funktion als Bestäuber vieler Wild- und Kulturpflanzen. Die Wildbienen haben jedoch in den letzten Jahren deutliche Rückgänge in ihrer Artenvielfalt zu verzeichnen, welche vor allem auf die Fragmentierung und Isolation ihrer Lebensräume, Intensivierung der Landwirtschaft und Änderung der Landnutzung zurückzuführen sein dürften. Die Sand-Ökosysteme des Binnenlandes in der nördlichen Oberrheinebene wurden als Modell für trockene, offene und durch Nährstoffarmut charakterisierte Lebensräume ausgewählt, welche durch das Auftreten vieler seltener und an die speziellen Lebensraumbedingungen angepasster Pflanzen- und Tierarten gekennzeichnet sind.

Im Vordergrund dieser Arbeit stand die Untersuchung von Wildbienengemeinschaften in einem Modell-Ökosystem, um grundlegende Kenntnisse über die Interaktionen von Wildbienen und Vegetation unter den Aspekten der Biodiversität, der Fragmentierung von Lebensräumen, der Stabilität und Sukzession von Gemeinschaften (auch im Zeitverlauf) und der Nutzung von Ressourcen zu gewinnen.

Als Hauptuntersuchungsgebiete dienten die beiden Naturschutz- und FFH-Gebiete „Ehemaliger August-Euler-Flugplatz“ von Darmstadt und „Griesheimer Düne“, in welchen sich die verschiedenen Sukzessionsstadien von Sandtrockenrasen ausgehend von Bereichen des *Koelerion glaucae* und *Armerio-Festucetum* über mittlere, durch Ruderalisierung gekennzeichnete Stadien bis hin zum *Allio-Stipetum*-Komplex finden. Zusätzliche Untersuchungen wurden im FFH-Gebiet und Naturdenkmal „Rotböhl“ sowie auf verschiedenen fragmentierten Sandflächen im Griesheimer Sand durchgeführt.

Die Bedeutung von fünf verschiedenen Vegetationstypen in Sandtrockenrasen für Wildbienengemeinschaften, mit ihren charakteristischen Vegetationsparametern (wie Kräuter- und Gräserdeckung, Anteil Offenboden, Diversität Pflanzenarten, Diversität und Deckung blühender Pflanzenarten) wurde auf der Basis von 45 Rasterflächen einer Größe von je 200 m² ermittelt. Sowohl die arten- als auch die individuenreichsten Wildbienengemeinschaft wurde in den ruderalisierten mittleren Sukzessionsstadien der Sandtrockenrasen festgestellt, für die sich die Diversität und die Deckung der blühenden Pflanzenarten gleichermaßen als wichtigste Habitatfaktoren herausstellten. Die Nested Subset-Analyse zeigt eine deutliche Schachtelung für die räumliche Verteilung der Wildbienenarten über die untersuchten Vegetationstypen, so dass die Bereiche, welche niedrigere Artenzahlen aufweisen (*Koelerion glaucae*, *Armerio-Festucetum*) Ausschnitte der Bereiche mit höheren Artenzahlen (ruderalisiertes *Armerion*, ehemalige Ackerfläche, *Allio-Stipetum*-Komplex) darstellen. Hinsichtlich der Netzwerkstrukturen zwischen Wildbienen und ihren Blütenressourcen lässt sich ebenfalls eine Schachtelung nachweisen; d.h. die selten auftretenden Pflanzenarten werden von Wildbienen besucht, die weit verbreitet und häufig sind sowie ein breites Spektrum an

Nahrungsressourcen nutzen, während die selten auftretenden Wildbienenarten in erster Linie die weit verbreiteten Pflanzenarten besuchen. Daher ergibt sich für das Pflegemanagement der Sandgebiete, dass die weit verbreiteten Pflanzen- und Wildbienenarten unbedingt berücksichtigt werden sollten. Die ruderalisierten mittleren Sukzessionsstadien mit ihrer Diversität an blühenden Pflanzenarten verbunden mit hohen Blütendichten stellen wichtige Lebensräume für arten- und individuenreiche Wildbienengemeinschaften dar, welche jedoch aus botanischer Sicht nur einen geringen Anteil an gefährdeten Pflanzenarten enthalten.

Die Untersuchungen zur Stabilität von blütenbesuchenden Wildbienengemeinschaften in der Zeitachse fand in den Jahren 2002 bis 2005 auf der Basis von insgesamt fünfzehn entomophilen Pflanzenarten (*Armeria maritima* ssp. *elongata*, *Berteroa incana*, *Carduus nutans*, *Centaurea stoebe*, *Echium vulgare*, *Euphorbia cyparissias*, *Helichrysum arenarium*, *Hieracium pilosella*, *Hypochaeris radicata*, *Ononis repens* s.l., *Potentilla argentea* agg., *Sedum acre*, *Senecio vernalis*, *Silene otites*, *Thymus pulegioides*) auf 27 Rasterflächen einer Größe von je 200 m² in drei verschiedenen Sukzessionsstadien (Koelerion glaucae, Armerio-Festucetum, ruderalisiertes Armerion) statt. Diese Pflanzenarten repräsentieren wesentliche Teile der verfügbaren Blütenressourcen. Das gemischt-lineare Modell weist einen deutlich signifikanten Jahreseinfluss sowohl auf die Höhe der Arten- und Individuenzahlen als auch die genutzten Blütenressourcen je nach Schwerpunkt in den Sukzessionsstadien nach, obwohl sich sowohl die Anteile der Rote Liste-Arten als auch der Sandleitarten an den Gesamtartenzahlen als stabil herausstellt. Allerdings nimmt die Ähnlichkeit der Wildbienengemeinschaft vor allem hinsichtlich der Artenzusammensetzung im Vergleich zum Ausgangsjahr mit zunehmendem Zeitverlauf immer weiter ab. Auf der Basis einer Korrespondenzanalyse lässt sich darstellen, dass die Artenzusammensetzung der Wildbienengemeinschaft vor allem durch einige Arten bestimmt wird (darunter auch Sandleitarten wie *Andrena carbonaria* agg., *Dasypoda hirtipes*, *Halictus leucaheneus*), welche nahezu konstant in allen Jahren auftreten, auch wenn die Individuendichten starken Schwankungen unterworfen sein können, während ein hoher Anteil aller Arten nur einmalig nachgewiesen wurde. Aus diesen Ergebnissen ergibt sich die Bedeutung von Langzeitstudien für die vollständige Erfassung von Wildbienengemeinschaften und ihrer Blütenressourcen, da diese durch ihre Variabilität hinsichtlich der Arten- und Individuendichten sowie durch die Konstanz bzw. Stabilität einzelner Wildbienenarten in der Zeitachse gekennzeichnet sind.

Im Rahmen der pollenanalytischen Untersuchungen wurden insgesamt 558 Proben von 57 Wildbienenarten auf ihre Pollenzusammensetzung überprüft, welche aus verschiedenen Untersuchungsgebieten („Ehemaliger August-Euler-Flugplatz“, Griesheimer Düne“, „Rotböhl“, Fragmentflächen „Wald“ und „Streitgewann“) stammen, um Rückschlüsse auf die tatsächliche Ressourcennutzung der Wildbienen in den Sand-Ökosystemen ziehen zu können und zu überprüfen, ob sich über die Pollenanalyse Aktionsradien von Wildbienen beim Pollensammeln ermitteln lassen. Die Ergebnisse zeigen, dass sich über die Analyse der Pollen

eine deutlich höhere Anzahl genutzter Blütenressourcen nachgewiesen wurde, als sich durch die Beobachtung der Blütenbesuche der jeweiligen Wildbienenarten in einem begrenzten Habitattyp ergibt. Zudem lässt sich für wichtige entomophile Pflanzenarten, die mit hohen Blütendichten in den Untersuchungsgebieten auftreten (wie z.B. *Berteroa incana*, *Ononis repens*, *Potentilla argentea* u.a.), feststellen, dass deren Pollen auch tatsächlich von den Wildbienen gesammelt wurde, obwohl *Centaurea stoebe* eine Ausnahme darstellt, für deren Blütenbesucher nur zu 65-68 % auch Pollen nachgewiesen werden konnte. Auf der Ebene der Wildbienenarten spiegelt die Anzahl der nachgewiesenen Pollentypen deren Spezialisierungsgrad wider; für mehrere nach der Literatur polylektische Arten (wie z.B. *Lasioglossum pauxillum*, *Lasioglossum villosum*) zeigt sich jedoch im Gebiet ein blütenstetes Sammelverhalten. Über die Zusammensetzung der Pollenladungen lassen sich zudem bei Kenntnis der umgebenden Vegetation Rückschlüsse auf die Reichweite der Flüge von Wildbienenarten beim Pollensammeln ziehen. Für größere Arten wie *Andrena flavipes* und *Andrena carbonaria* agg. wurden maximale Aktionsradien zwischen 1150-1250 m festgestellt; auch Arten mittlerer bzw. kleiner Größe (wie *Lasioglossum calceatum* und *Lasioglossum fulvicorne*) legten beim Pollensammeln Entfernungen zwischen 1000-1250 m zurück. Entsprechende Reichweiten wurden bisher noch nicht nachgewiesen. Aus diesen Ergebnissen lässt sich schließen, dass die Anwendung der Pollenanalyse für den Nachweis der Ressourcennutzung von Wildbienen im Detail geeignet ist, vor allem in Verbindung mit genauen Informationen über den Blütenbesuch sowie der zur Verfügung stehenden Blütenressourcen. Zudem kann der Aktionsradius von Wildbienen (vor allem der kleineren Arten) beim Pollensammeln über den Nachweis seltener Pollentypen ermittelt werden ohne Störungen auf die Wildbienen auszuüben (im Gegensatz zur Translokation von Wildbienen in einem experimentellen Ansatz).

Die Auswirkungen der Flächenisolation auf die Artenvielfalt und Abundanz von Wildbienen-gemeinschaften in Kombination mit der Bedeutung des zur Verfügung stehenden Blütenange-botes wurden in zwei verschiedenen Untersuchungsgebieten überprüft. Dazu wurden im Ge-biet „Rotböhl“ insgesamt vier verschiedenen stark isolierte Sandflächen und im Griesheimer Sand drei Sandflächen im Naturschutzgebiet „Griesheimer Düne“ sowie zwei fragmentierte Flächen ausgewählt, welche in jeweils drei Replikaten bearbeitet wurden. Hinsichtlich der Vegetationsparameter lässt sich in beiden Untersuchungsgebieten der Faktor Isolation noch nicht nachweisen, obwohl sich die Qualität der Vegetationszusammensetzung zwischen den Leitbild- und den isolierten Flächen deutlich unterscheidet, da die wenig isolierten Leitbild-flächen vor allem durch einen hohen Anteil an seltenen, gefährdeten Pflanzenarten gekenn-zeichnet sind, während die Vegetation der isolierten Fragmentflächen teilweise durch eine hohe Deckung einzelner blühender Pflanzenarten (wie *Centaurea stoebe*) dominiert wird. In beiden Untersuchungsgebieten zeigen sich zudem unterschiedliche Ergebnisse zu den Arten- und Individuenzahlen der Wildbienen, welche nur am „Rotböhl“ mit zunehmender Isolation abnehmen, während sich im Griesheimer Sand keine signifikanten Unterschiede herausstellen.

Am „Rotbühl“ zeigt sich außerdem durch die Zunahme von großen Arten bzw. die Abnahme kleiner Arten ein Zusammenhang zwischen Isolation und Ausbreitungsfähigkeit der Wildbienen. Die Zusammensetzung der Wildbienengemeinschaften korreliert hingegen in erster Linie mit dem Grad der Isolation sowie der lokalen Flächenqualität.

Die Ergebnisse bedeuten für den Naturschutz, dass neben den seltenen Arten unbedingt die weiter verbreiteten und häufiger vorkommenden Arten (Pflanzen und Wildbienen) zu schützen bzw. im Pflegemanagement zu berücksichtigen sind. Auch wenn die ruderalisierten mittleren Sukzessionsstadien der Sandrasen aus botanischer Sicht unbedeutend erscheinen, stellen sie, solange keine Dominanzbildung von z.B. *Calamagrostis epigejos* erfolgt, aufgrund ihrer Diversität an blühenden entomophilen Pflanzenarten und hohen Blütendeckung wichtige Lebensräume für artenreiche Wildbienengemeinschaften dar.

Danksagung

Ich möchte meiner Betreuerin Frau Prof. Dr. Angelika Schwabe-Kratochwil für die Bereitstellung des Themas, die engagierte Förderung meiner Arbeit und wertvolle inhaltliche und organisatorische Hinweise und Anregungen während meiner gesamten Promotionszeit herzlich danken.

Bei Herrn Dr. Christian Storm möchte ich mich für seine intensive Hilfe bei allen statistischen Fragen bedanken.

Prof. Dr. Stefan Scheu danke ich mich für die Übernahme des Koreferats.

Die Förderung meiner Arbeit verdanke ich der Deutschen Bundesstiftung Umwelt (Osnabrück); einzelne Sachausgaben wurden außerdem durch das E&E-Projekt „Ried und Sand - Biotopverbund und Restitution durch extensive Landbewirtschaftung“ unterstützt. Für die finanzielle Unterstützung sowie die vielfältigen Angebote und Möglichkeiten zum wissenschaftlichen (aber auch persönlichen) Austausch möchte ich mich von ganzem Herzen bei der DBU bedanken. Zudem danke ich Herrn Dr. Volker Wachendorfer für die Betreuung meiner Arbeit.

Bei der Arbeitsgruppe Geobotanik der TU Darmstadt (Saskia, Karin, Carsten, Tanja, Michael, Andreas, Ursula, Cora, Sabrina) bedanke ich mich sehr herzlich für die gute Zeit, die positive Atmosphäre sowie die umfassende Unterstützung und Zusammenarbeit. Besonders bei meinen unmittelbaren Zimmernachbarn Karin, Saskia und Carsten möchte ich mich für ihre immerwährende Diskussionsbereitschaft und ihre tatkräftige Unterstützung bedanken. Sabrina unterstützte mich bei meiner Arbeit im Gelände und teilte viele sonnige Tage mit mir, danke dafür.

Prof. Dr. Anselm Kratochwil (Osnabrück) danke ich für die Unterstützung bei taxonomischen Schwierigkeiten der Wildbienenbestimmung, die Einführung in die Nested Subset-Analyse und die stete Diskussionsbereitschaft. Für die Hilfe bei der Determination schwieriger Wildbienenarten danke ich außerdem Arno Schanowski (Bühl) und Hans Schwenninger (Stuttgart). Ein herzliches Dankeschön geht auch an Nina Exeler (Osnabrück), die mir durch wertvolle Ratschläge, Literaturhinweise und fachliche Diskussionen sehr weitergeholfen hat.

Bei Dr. Dr. Helmut Horn (Landesanstalt für Bienenkunde, Universität Hohenheim) bedanke ich mich sehr herzlich für die Einweisung in die Pollenanalyse und die fortwährende Hilfsbereitschaft bei der Bestimmung von schwierigen Pollenproben.

Ebenfalls ein herzliches Dankeschön geht an Karl Schuller (Werkstatt, FB Biologie) für sein offenes Ohr und die stete Hilfsbereitschaft bei technischen Computerproblemen.

Für wertvolle Hinweise zum Vorkommen von *Gleditsia triacanthos* im Griesheimer Sand möchte ich mich bei Ivana Zahlauer (Griesheim) bedanken.

Reiner Stürz danke ich für die Abstimmung des Beweidungsregimes auf meine Untersuchungen, sowie für seine Bereitschaft die „Bedürfnisse“ der Wildbienen zu berücksichtigen.

Dem Regierungspräsidium Darmstadt und dem Landkreis Darmstadt-Dieburg danke ich für die Betretungserlaubnis und die Fanggenehmigung in den Untersuchungsgebieten sowie die gute Kooperation.

Und ein ganz besonders herzliches Dankeschön gilt meinen Eltern und Ollo für ihre Liebe, ihr Vertrauen in mich und ihre Unterstützung in allen Lebenslagen.

Lebenslauf

| | |
|------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Name | Marion Beil |
| Geburtsdatum | 15. Juli 1974 |
| Geburtsort | Passau |
| Seit Januar 2004 | Promotion am FB Biologie der TU Darmstadt (gefördert durch die Deutsche Bundesstiftung Umwelt, Osnabrück) |
| 2003 | Diplom; Titel der Diplomarbeit: „Zur Korrelation zwischen Blütenressourcen und blütenbesuchenden Apoidea in standörtlich differenzierten Sand-Ökosystemen“ |
| 1996 - 2003 | Studium der Biologie an der TU Darmstadt mit den Schwerpunkten Ökologie, Botanik und Umwelt- und Raumplanung |
| 1994 - 1996 | Ausbildung zur Tischlerin, Frankfurt |
| 1993 | Allgemeine Hochschulreife (Abitur) |
| 1984 - 1993 | Franziskaner-Gymnasium Kreuzburg, Großkrotzenburg |

Eidesstattliche Erklärung

Ich erkläre hiermit an Eides statt, dass ich die vorliegende Dissertation selbstständig und nur mit den angegebenen Hilfsmitteln angefertigt habe. Ich habe noch keinen Promotionsversuch unternommen.

Darmstadt, den 15.03.2007

Tab. A1: Artenliste der Wildbienen in den Jahren 2002-2005 in allen Untersuchungsgebieten. Abkürzungen: AEF = Ehemaliger August-Euler-Flugplatz; GD = Griesheimer Düne; K = Koelerion glaucae; A = Armerio-Festucetum; rud. A. = Armerio-Festucetum ruderalisiert; ehem. A. = ehemaliger Acker; A-S-K = Allio-Stipetum-Komplex; L = Leitbild; Fl 1 = Fläche 1; Fl 2 = Fläche 2; Fl 3 = Fläche 3 (Flächen am Rotbühl siehe auch Kap. 5, Abb. 5.1b); F.S. = Fragmentfläche Streitgewann; F.W. = Fragmentfläche Wald; m = männlich, w = weiblich.

| Jahr | Art | AEF | | AEF | | AEF | | AEF | | GD | | Rotbühl | | | | | | Griesheimer Sand | | | |
|------|----------------------------------------------------|-----|---|-----|----|--------|---|---------|---|-------|---|---------|------|---|------|---|------|------------------|-------|---|-------|
| | | K | | A | | rud. A | | ehem. A | | A-S-K | | L | Fl 1 | | Fl 2 | | Fl 3 | | F. S. | | F. W. |
| | | w | m | w | m | w | m | w | m | w | m | w | m | w | m | w | m | w | m | w | m |
| 2002 | <i>Andrena argentata</i> Smith 1844 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Andrena carbonaria</i> agg. | 4 | 0 | 1 | 0 | 56 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Andrena chrysoseles</i> (Kirby 1802) | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Andrena dorsata</i> (Kirby 1802) | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Andrena falsifica</i> Perkins 1915 | 1 | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Andrena flavipes</i> Panzer 1799 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Andrena floricola</i> Eversmann 1852 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Andrena haemorrhoa</i> (Fabricius 1781) | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Andrena ovatula</i> (Kirby 1802) | 0 | 0 | 2 | 0 | 7 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Andrena propinqua</i> Schenck 1853 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Anthidium manicatum</i> (Linnaeus 1758) | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Anthidium oblongatum</i> (Illiger 1806) | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Anthidium punctatum</i> Latreille 1809 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Anthophora bimaculata</i> (Panzer 1798) | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Bombus humilis</i> Illiger 1806 | 1 | 1 | 9 | 0 | 24 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Bombus lapidarius</i> (Linnaeus 1758) | 15 | 0 | 9 | 0 | 132 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Bombus pascuorum</i> (Scopoli 1763) | 9 | 0 | 3 | 0 | 30 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Bombus sylvorum</i> (Linnaeus 1761) | 3 | 0 | 8 | 0 | 41 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Bombus terrestris</i> (Linnaeus 1758) | 43 | 1 | 11 | 0 | 57 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Ceratina cyanea</i> (Kirby 1802) | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Colletes fodiens</i> (Geoffroy 1785) | 3 | 0 | 2 | 6 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Colletes similis</i> Schenck 1853 | 4 | 1 | 0 | 3 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Dasygaster hirtipes</i> (Fabricius 1793) | 1 | 1 | 1 | 25 | 10 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Epeolus variegatus</i> (Linnaeus 1758) | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Halictus leucaneus</i> Ebmer 1972 | 3 | 3 | 14 | 3 | 45 | 4 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Halictus maculatus</i> Smith 1848 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Halictus quadricinctus</i> (Fabricius 1776) | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Halictus rubicundus</i> (Christ 1791) | 3 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Halictus sexcinctus</i> (Fabricius 1775) | 7 | 3 | 4 | 0 | 25 | 7 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Halictus smaragdulus</i> Vachal 1895 | 3 | 0 | 18 | 0 | 23 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Halictus subauratus</i> (Rossi 1792) | 5 | 1 | 2 | 0 | 15 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Halictus tumulorum</i> (Linnaeus 1758) | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Heriades crenulatus</i> Nylander 1856 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Hylaeus annularis</i> (Kirby 1802) | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Hylaeus hyalinatus</i> Smith 1842 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Lasioglossum brevicorne</i> (Schenck 1868) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Lasioglossum calceatum</i> (Scopoli 1763) | 4 | 0 | 1 | 0 | 10 | 5 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Lasioglossum costulatum</i> (Kriechbaumer 1873) | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Lasioglossum fulvicorne</i> (Kirby 1802) | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Lasioglossum leucozonium</i> Schrank 1781 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Lasioglossum morio</i> (Fabricius 1793) | 0 | 0 | 3 | 1 | 1 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Lasioglossum pauxillum</i> (Schenck 1853) | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Lasioglossum sexnotatum</i> (Kirby 1802) | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Lasioglossum xanthopus</i> (Kirby 1802) | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Megachile maritima</i> (Kirby 1802) | 3 | 0 | 4 | 0 | 6 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Megachile pilidens</i> Alfén 1924 | 2 | 0 | 1 | 0 | 3 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Megachile willughbiella</i> (Kirby 1802) | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Melitta leporina</i> (Panzer 1799) | 0 | 1 | 2 | 0 | 15 | 8 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Osmia adunca</i> (Panzer 1798) | 0 | 0 | 8 | 6 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2002 | <i>Sphecodes monilicornis</i> (Kirby 1802) | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Andrena chrysoseles</i> (Kirby 1802) | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Andrena ovatula</i> (Kirby 1802) | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Andrena subopaca</i> Nylander 1848 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Bombus humilis</i> Illiger 1806 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Bombus hypnorum</i> (Linnaeus 1758) | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Bombus lapidarius</i> (Linnaeus 1758) | 30 | 0 | 2 | 0 | 5 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Bombus pascuorum</i> (Scopoli 1763) | 3 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Bombus sylvorum</i> (Linnaeus 1761) | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Bombus terrestris</i> (Linnaeus 1758) | 29 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Ceratina cyanea</i> (Kirby 1802) | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Coelioxys conoidea</i> (Illiger 1806) | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Colletes fodiens</i> (Geoffroy 1785) | 12 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Colletes similis</i> Schenck 1853 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Dasygaster hirtipes</i> (Fabricius 1793) | 1 | 4 | 0 | 0 | 0 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Epeolus variegatus</i> (Linnaeus 1758) | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Halictus confusus</i> Smith 1853 | 3 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Halictus leucaneus</i> Ebmer 1972 | 4 | 0 | 3 | 0 | 6 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Halictus rubicundus</i> (Christ 1791) | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Halictus scabiosae</i> (Rossi 1790) | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Halictus sexcinctus</i> (Fabricius 1775) | 6 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Halictus smaragdulus</i> Vachal 1895 | 8 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Halictus subauratus</i> (Rossi 1792) | 4 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Halictus tumulorum</i> (Linnaeus 1758) | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Heriades crenulatus</i> Nylander 1856 | 1 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |

| Jahr | Art | AEF | | AEF | | AEF | | AEF | | GD | | Rotböhl | | | | | | Griesheimer Sand | | | | | | |
|------|----------------------------------------------------|-----|---|-----|---|--------|---|---------|---|-------|---|---------|---|------|---|------|---|------------------|---|-------|----|-------|---|---|
| | | K | | A | | rud. A | | ehem. A | | A-S-K | | L | | Fl 1 | | Fl 2 | | Fl 2 | | F. S. | | F. W. | | |
| | | w | m | w | m | w | m | w | m | w | m | w | m | w | m | w | m | w | m | w | m | w | m | w |
| 2003 | <i>Heriades truncorum</i> (Linnaeus 1758) | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Hylaeus annularis</i> (Kirby 1802) | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Hylaeus hyalinatus</i> Smith 1842 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Lasioglossum albipes</i> (Fabricius 1781) | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Lasioglossum brevicorne</i> (Schenck 1868) | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Lasioglossum calceatum</i> (Scopoli 1763) | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Lasioglossum fulvicorne</i> (Kirby 1802) | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Lasioglossum morio</i> (Fabricius 1793) | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Lasioglossum pauxillum</i> (Schenck 1853) | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Megachile ericetorum</i> Lepeletier 1841 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Megachile maritima</i> (Kirby 1802) | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Megachile pilidens</i> Alfén 1924 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Megachile rotundata</i> (Fabricius 1784) | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Megachile willughbiella</i> (Kirby 1802) | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Nomioides minutissimus</i> (Rossi 1790) | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2003 | <i>Sphecodes ephippius</i> (Linnaeus 1767) | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 2004 | <i>Andrena alkfenella</i> Perkins 1914 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 7 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Andrena argentata</i> Smith 1814 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Andrena barbilabris</i> (Kirby 1802) | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Andrena bimaculata</i> (Kirby 1802) | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 4 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 5 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 2004 | <i>Andrena carbonaria</i> agg. | 0 | 0 | 0 | 0 | 17 | 3 | 41 | 1 | 8 | 0 | 5 | 0 | 17 | 2 | 18 | 0 | 16 | 0 | 9 | 0 | 2 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Andrena chrysoseles</i> (Kirby 1802) | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Andrena dorsata</i> (Kirby 1802) | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 | 0 | 11 | 0 | 6 | 0 | 4 | 0 | 8 | 3 | 10 | 1 | 2 | 1 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Andrena falsifica</i> Perkins 1915 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Andrena flavipes</i> Panzer 1799 | 1 | 0 | 0 | 0 | 11 | 0 | 13 | 0 | 12 | 0 | 10 | 1 | 6 | 0 | 8 | 0 | 8 | 0 | 8 | 0 | 6 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Andrena gelgiae</i> Vecht 1927 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Andrena minutula</i> (Kirby 1802) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Andrena minutuloides</i> Perkins 1914 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Andrena ovatula</i> (Kirby 1802) | 4 | 0 | 4 | 0 | 6 | 0 | 5 | 0 | 5 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 3 | 0 | 4 | 0 | 2 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Andrena propinqua</i> Schenck 1853 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Andrena subopaca</i> Nylander 1848 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Anthidium manicatum</i> (Linnaeus 1758) | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 2004 | <i>Anthidium punctatum</i> Latreille 1809 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Anthophora bimaculata</i> (Panzer 1798) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Bombus humilis</i> Illiger 1806 | 2 | 0 | 0 | 0 | 8 | 0 | 11 | 2 | 14 | 0 | 3 | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 8 | 0 | 7 | 0 | 5 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Bombus lapidarius</i> (Linnaeus 1758) | 27 | 0 | 25 | 0 | 67 | 0 | 207 | 0 | 74 | 0 | 114 | 1 | 73 | 1 | 168 | 4 | 190 | 0 | 161 | 11 | 124 | 5 | 0 |
| 2004 | <i>Bombus pascuorum</i> (Scopoli 1763) | 2 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 4 | 0 | 5 | 0 | 12 | 0 | 1 | 0 | 5 | 0 | 13 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Bombus pratorum</i> (Linnaeus 1761) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Bombus sylvorum</i> (Linnaeus 1761) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Bombus terrestris</i> (Linnaeus 1758) | 7 | 0 | 7 | 0 | 25 | 0 | 125 | 0 | 44 | 0 | 49 | 0 | 24 | 0 | 84 | 0 | 134 | 1 | 20 | 1 | 14 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Chelostoma rapunculii</i> (Lepeletier 1841) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Colletes fodiens</i> (Geoffroy 1785) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 5 | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Colletes similis</i> (Schenck 1853) | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Dasygaster hirtipes</i> (Fabricius 1793) | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | 9 | 1 | 8 | 5 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 3 | 4 | 6 | 5 | 9 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Epeolus variegatus</i> (Linnaeus 1758) | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Halictus confusus</i> Smith 1853 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Halictus leucaneus</i> Ebmer 1972 | 0 | 1 | 4 | 0 | 7 | 1 | 11 | 0 | 14 | 0 | 1 | 0 | 3 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Halictus quadricinctus</i> (Fabricius 1776) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Halictus rubicundus</i> (Christ 1791) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 3 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Halictus scabiosae</i> (Rossi 1790) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Halictus sexcinctus</i> (Fabricius 1775) | 3 | 1 | 1 | 0 | 5 | 0 | 7 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Halictus smaragdulus</i> Vachal 1895 | 1 | 0 | 6 | 0 | 8 | 0 | 2 | 0 | 6 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Halictus subauratus</i> (Rossi 1792) | 6 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 10 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Halictus tumulorum</i> (Linnaeus 1758) | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Heriades crenulatus</i> Nylander 1856 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Heriades truncorum</i> (Linnaeus 1758) | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Hylaeus annularis</i> (Kirby 1802) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Hylaeus difformis</i> (Eversmann 1852) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Hylaeus lineolatus</i> (Schenck 1859) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Lasioglossum aeratum</i> (Kirby 1802) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Lasioglossum albipes</i> (Fabricius 1781) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Lasioglossum brevicorne</i> (Schenck 1868) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Lasioglossum calceatum</i> (Scopoli 1763) | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 11 | 1 | 3 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 3 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Lasioglossum costulatum</i> (Kriechbaumer 1873) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | 0 |
| 2004 | <i>Lasioglossum fulvicorne</i> (Kirby 1802) | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| 2004 | <i>Lasioglossum griseolum</i> (Morawitz 1872) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Lasioglossum laticeps</i> (Schenck 1870) | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Lasioglossum lativentre</i> (Schenck 1853) | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Lasioglossum leucozonium</i> (Schrank 1781) | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 13 | 0 | 13 | 0 | 19 | 0 | 3 | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 3 | 0 | 0 |
| 2004 | <i>Lasioglossum lucidulum</i> (Schenck 1861) | 0 | 0 | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

| Jahr | Art | AEF | | AEF | | AEF | | AEF | | GD | | Rotböhl | | | | | | | | | Griesheimer Sand | | | | | |
|------|----------------------------------------------------|-----|---|-----|---|--------|---|---------|---|-------|---|---------|------|---|---|------|---|---|-------|---|------------------|---|---|---|---|---|
| | | K | | A | | rud. A | | ehem. A | | A-S-K | | L | FI 1 | | | FI 2 | | | F. S. | | F. W. | | | | | |
| | | w | m | w | m | w | m | w | m | w | m | w | m | w | m | w | m | w | m | w | m | w | m | | | |
| 2005 | <i>Lasioglossum costulatum</i> (Kriechbaumer 1873) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | | |
| 2005 | <i>Lasioglossum fulvicorne</i> (Kirby 1802) | 3 | 0 | 0 | 0 | 7 | 0 | 1 | 0 | 2 | 7 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | |
| 2005 | <i>Lasioglossum glabriusculum</i> (Morawitz 1872) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 2005 | <i>Lasioglossum laticeps</i> (Schenck 1870) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2005 | <i>Lasioglossum lativentre</i> (Schenck 1853) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2005 | <i>Lasioglossum leucozonium</i> (Schränk 1781) | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 5 | 0 | 2 | 1 | 11 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 4 | 0 |
| 2005 | <i>Lasioglossum limbellum</i> (Morawitz 1876) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2005 | <i>Lasioglossum lucidulum</i> (Schenck 1861) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2005 | <i>Lasioglossum malachurum</i> (Kirby 1802) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 2005 | <i>Lasioglossum morio</i> (Fabricius 1793) | 0 | 0 | 3 | 0 | 6 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2005 | <i>Lasioglossum pauxillum</i> (Schenck 1853) | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 4 | 0 | 3 | 0 | 19 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 2005 | <i>Lasioglossum punctatissimum</i> (Schenck 1853) | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 2005 | <i>Lasioglossum quadrinotatum</i> (Schenck 1861) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2005 | <i>Lasioglossum quadrinotatum</i> (Kirby 1802) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2005 | <i>Lasioglossum sexnotatum</i> (Kirby 1802) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 2005 | <i>Lasioglossum villosum</i> (Kirby 1802) | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2005 | <i>Megachile pilidens</i> Alfén 1924 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2005 | <i>Megachile rotundata</i> (Fabricius 1784) | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 2005 | <i>Megachile willughbiella</i> (Kirby 1802) | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2005 | <i>Melitta leporina</i> (Panzer 1799) | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 |
| 2005 | <i>Nomioides minutissimus</i> (Rossi 1790) | 4 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2005 | <i>Osmia adunca</i> (Panzer 1798) | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 2005 | <i>Osmia aurulenta</i> (Panzer 1799) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2005 | <i>Osmia leucomelana</i> (Kirby 1802) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 2005 | <i>Osmia spinulosa</i> (Kirby 1802) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2005 | <i>Sphecodes albilabris</i> (Fabricius 1793) | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2005 | <i>Sphecodes cristatus</i> Hagens 1882 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2005 | <i>Sphecodes monticornis</i> (Kirby 1802) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2005 | <i>Sphecodes pellucidus</i> Smith 1845 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2005 | <i>Stelis punctulatissima</i> (Kirby 1802) | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2005 | <i>Tetralonia macroglossa</i> (Illiger 1806) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |