

**Zur tierökologischen Bedeutung der
Elsbeere (*Sorbus torminalis* L. CRANTZ)**

Dissertation

zur

Erlangung des Grades

Doktorin der Agrarwissenschaften

(Dr. agr.)

der

Landwirtschaftlichen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität

zu Bonn

von

Jula Marie Werres

aus Siegburg

Bonn, 2018

Referent: Priv.-Doz. Dr. Jürgen Schellberg

1. Korreferent: Prof. Dr. Thomas Döring

2. Korreferent: Prof. em. Wolfgang Schumacher

Tag der mündlichen Prüfung: 8.5.2018

Angefertigt mit Genehmigung der Landwirtschaftlichen Fakultät der Universität Bonn

Inhaltsverzeichnis

INHALTSVERZEICHNIS	I
1 EINLEITUNG: DIE ELSBEERE – CHARAKTERISTIKA, FRAGESTELLUNGEN UND ZIELSETZUNGEN	1
1.1 Einführung: <i>Sorbus torminalis</i> – die Elsbeere	1
1.2 Charakteristika der Elsbeere	3
1.3 Ökologische Fragestellungen und Zielsetzungen	6
1.3.1 Fragestellungen und inhaltliche Gliederung	8
2 MATERIAL UND METHODEN	9
2.1 Die Untersuchungsstandorte	9
2.2 Klima und Witterung	11
2.3 Vegetationsaufnahmen	12
2.3.1 Messung der Dichte von Holzgewächsen und Totholz (Point-Centered-Quarter-Methode).....	13
2.4 Statistik und verwendete Programme	14
3 MORPHOLOGIE UND REPRODUKTIONS BIOLOGIE DER ELSBEERE	16
3.1 Einleitung: Die Elsbeere als Untersuchungsorganismus	16
3.1.1 Die Reproduktionsbiologie der Elsbeere	16
3.1.2 Ziele und Fragestellungen	19
3.2 Material und Methoden	19
3.2.1 Morphologie der Untersuchungsbäume	19
3.2.2 Morphologie und Quantifizierung der Ressource <i>Blüten</i>	21
3.2.3 Blühphänologie, Stigmarezepitivität, Pollenkeimfähigkeit	22
3.2.4 Keimversuche mit Samen der Elsbeere	23
3.2.5 Bestäubungsversuche: Geitonogamie, Xenogamie, Apomixis und Zoophilie	23
3.3 Ergebnisse	25
3.3.1 Vegetation der Standorte.....	25
3.3.2 Die Dichte von Holzgewächsen und Totholz (Point-Centered-Quarter-Methode)	27
3.3.3 Ressourcenquantifizierung und Reproduktionsbiologie	28
3.3.4 Reproduktionsbiologie: Bestäubungsversuche an der PLANTAGE.....	35
3.4 Diskussion	38
3.4.1 Die Fitness der Untersuchungsbäume in Abhängigkeit vom Standort.....	38
3.4.2 Blütenbiologie und –morphologie: Anlockung von Bestäubern und Hinweise auf Dichogamie.....	41
3.4.3 Schlussfolgerungen	45
4 WIRBELLOSENGEMEINSCHAFTEN IN DER BAUMKRONE UND DER LAUBSTREU	47
4.1 Einleitung: Multitrophische Interaktionen und die Nutzung der Blattmasse als vitalitätseinschränkender Faktor für die Elsbeere	47
4.2 Material und Methoden	51
4.2.1 Erfassung der Wirbellosen im Kronenbereich	51
4.2.2 Ökologische Indizes	53
4.2.3 Schmetterlingszucht: Die Elsbeere als Raupenfutterpflanze	55
4.2.4 Erfassung und Quantifizierung der Fraßmuster und Schadbilder an den Laubblättern	55
4.2.5 Blattläuse: Quantitative Erfassung und ihre Funktion als sekundäre Nahrungsressource	55
4.2.6 Laubstreuzersetzung und daran beteiligte Tiergruppen	56
4.3 Ergebnisse	59
4.3.1 Die Kronengemeinschaften auf Ordnungs- und Gildenniveau	59
4.3.2 Artenspektrum und Diversität der Heteroptera	64

4.3.3	Die Elsbeere als Raupenfutterpflanze für Lepidoptera	70
4.3.4	Fraßmuster und Schadbilder an den Blättern der Elsbeere	72
4.3.5	Die Blattläuse an der Elsbeere als sekundäre Nahrungs- und Lebensraumressource	75
4.3.6	Laubstreuzersetzung der Elsbeere und daran beteiligte Tiergruppen	78
4.4	Diskussion	81
4.4.1	Blattmassenutzende Insekten als vitalitätseinschränkender Faktor für die Elsbeere	81
4.4.2	Der Einfluss des Standorts auf die Diversität der Tiergemeinschaften und Nahrungsgilden	82
4.4.3	Herbivorie und Biodiversität	86
4.4.4	Die Elsbeerlaus, <i>Dysaphis aucupariae</i>	87
4.4.5	Umsatz der Laubstreu	88
4.4.6	Ausblick	90
5	REPRODUKTION DER ELSBEERE UND DARAN BETEILIGTE TIERE.....	91
5.1	Einleitung: Anlockung von Blütenbesuchern und frugivoren Tieren	91
5.2	Material und Methoden	96
5.2.1	Erfassung der Blütenbesuchergemeinschaften	96
5.2.2	Standortbeschreibung	98
5.2.3	Die Erfassung weiterer blühender und fruchtender Pflanzen	98
5.2.4	Aufbereitung, Determination, Ökologie, Biologie und Gefährdung der Blütenbesucher	98
5.2.5	Erfassung frugivorer Tiere	103
5.3	Ergebnisse	104
5.3.1	Dominanzstruktur und Zusammensetzung der Blütenbesucher-Gemeinschaften	104
5.3.2	Die Wildbienenzönosen (Apiformes: Hymenoptera)	106
5.3.3	Die Schwebfliegenzönosen (Syrphidae: Diptera)	112
5.3.4	Die Käferzönosen (Coleoptera)	115
5.3.5	Blütenbesucher, die nicht den genauer analysierten Gruppen zugeordnet wurden	120
5.3.6	Frequenzaufnahmen und Aktivitätsdichte	122
5.3.7	Erfassung frugivorer Tiere (Samenverbreitung)	123
5.4	Diskussion	125
5.4.1	Generalismus im Blütensyndrom für eine erfolgreiche Bestäubung	125
5.4.2	Baumart oder Standort: Einfluss auf die Zusammensetzung der Blütenbesucher	128
5.4.3	Samenverbreitung	132
6	ZUSAMMENFASSENDE DISKUSSION UND AUSBLICK	134
6.1	Darstellung neuer Befunde in dieser Studie	134
6.2	Zusammenfassende Beantwortung der zentralen Forschungsfragen	135
6.3	Schlussfolgerungen: Konsequenzen für Forstwissenschaft und Naturschutz	140
7	ZUSAMMENFASSUNG – ABSTRACT	142
8	LITERATURVERZEICHNIS	144
9	ANHANG	165
10	DANKSAGUNG	181

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1 Solitärer Elsbeerbaum (<i>S. torminalis</i>) bei Michelbach, Niederösterreich.....	1
Abb. 2 <i>Sorbus torminalis</i> : Natürliches Verbreitungsgebiet und Vorkommen	5
Abb. 3 Die beiden Untersuchungsstandorte PLANTAGE und HIRSCHBERG im Großraum Bonn	9
Abb. 4 Schema der PCQ-Methode zur Messung der Dichte von Holzgewächsen und Totholz.....	14
Abb. 5 Habitus von <i>S. torminalis</i>	20
Abb. 6 Häufigkeiten (%) der verschiedenen Baumarten und Straucharten.....	27
Abb. 7 Blüte von <i>S. torminalis</i>	29
Abb. 8 Die Früchte von <i>S. torminalis</i>	31
Abb. 9 Sezernierte Nektarmenge (μ l) je Blüte in Abhängigkeit von den Blühphasen von <i>S. torminalis</i>	32
Abb. 10 Pollenpräparat von <i>S. torminalis</i> mit auskeimenden Pollenschläuchen.....	34
Abb. 11 Effekte der unterschiedlichen Bestäubungsvarianten in 2011 und 2012 (PLANTAGE).....	36
Abb. 12 Vielgestaltigkeit der Blätter bei <i>S. torminalis</i>	47
Abb. 13 Flugfensterfalle; <i>S. torminalis</i> , HIRSCHBERG	51
Abb. 14 Die ausgebrachten Litterbags am HIRSCHBERG im Jahr 2013.....	57
Abb. 15 Foto eines Elsbeerblatts zum Vermessen der Fraß- und Verwitterungsbilder	58
Abb. 16 HIRSCHBERG: Gilden-Einteilung des Materials der Klopfschirmproben	61
Abb. 17 PLANTAGE: Gilden-Einteilung des Materials der Klopfschirmproben	61
Abb. 18 HIRSCHBERG: Gilden-Einteilung der Phytophagen aus den Klopfschirmproben	63
Abb. 19 PLANTAGE: Gilden-Einteilung der Phytophagen aus den Klopfschirmproben	63
Abb. 20 PLANTAGE: Zeitlicher Verlauf der Vorkommen von Coccinellidae und Aphidoidea.....	63
Abb. 21 Anteile der Hemiptera und Heteroptera am Gesamtumfang der Klopfschirmproben	65
Abb. 22 Dominanzstrukturkurven der Heteroptera-Hauptarten	66
Abb. 23 Anzahl der Heteroptera mit Bindung an <i>Quercus spec</i>	68
Abb. 24 Blattwickel von <i>Archips xylosteana</i> an <i>S. torminalis</i> , HIRSCHBERG.....	71
Abb. 25 HIRSCHBERG: Mittelwerte der Blattschäden.....	73

Abb. 26 PLANTAGE: Mittelwerte der Blattschäden.....	73
Abb. 27 <i>Bycticus betulae</i> an <i>S. torminalis</i>	74
Abb. 28 Schadbilder an Blättern von <i>S. torminalis</i>	75
Abb. 29 <i>Dysaphis aucupariae</i> an <i>S. torminalis</i>	76
Abb. 30 Formicidae an <i>D. aucupariae</i>	77
Abb. 31 HIRSCHBERG: Umsatz der Elsbeer-Laubstreu und abgesammelte Nahrungsgilden.....	78
Abb. 32 PLANTAGE: Umsatz der Elsbeer-Laubstreu und abgesammelte Nahrungsgilden.....	78
Abb. 33 HIRSCHBERG: Fraßmuster und Verwitterungsschäden; Veränderungen der Blattfläche.....	80
Abb. 34 PLANTAGE: Fraßmuster und Verwitterungsschäden; Veränderungen der Blattfläche.....	80
Abb. 35 Ordnungen der Blütenbesucher an <i>S. torminalis</i>	105
Abb. 36 Dominanzstrukturkurve der Hauptarten der Apiformes.....	108
Abb. 37 Apiformes-Arten als Blütenbesucher von <i>S. torminalis</i> : Ökotypen.....	109
Abb. 38 Apiformes-Arten als Blütenbesucher von <i>S. torminalis</i> : Rüssellänge.....	110
Abb. 39 Apiformes-Arten als Blütenbesucher von <i>S. torminalis</i> : Nistverhalten.....	110
Abb. 42 Syrphidenarten als Blütenbesucher von <i>S. torminalis</i> : Habitatpräferenzen.....	115
Abb. 43 Syrphidenarten als Blütenbesucher von <i>S. torminalis</i> : Kriterienklassen Rote Liste.....	115
Abb. 44 Coleoptera-Arten als Blütenbesucher von <i>S. torminalis</i> : Larvalernährungstypen.....	118
Abb. 45 Coleoptera-Arten als Blütenbesucher von <i>S. torminalis</i> : Ernährungstypen der Imagines.....	119
Abb. 46 Coleoptera-Arten als Blütenbesucher von <i>S. torminalis</i> : Habitatpräferenzen.....	120
Abb. 47 <i>Empis tessellata</i> als Blütenbesucher von <i>S. torminalis</i>	121
Abb. 48 Blütenbesucher (n=310) eingeteilt nach Ordnungen aus 12 Frequenzaufnahmen.....	122
Abb. 49 Ausgewählte trophische Beziehungen der wichtigsten Nahrungsgilden und Taxa zu <i>S. torminalis</i> ..	139

Tabellenverzeichnis

Tab. 1 Schätzung des Blüten-Deckungsgrads	13
Tab. 2 PLANTAGE: Einteilung der <i>S. torminalis</i> -Bäume in Blühklassen anhand der Blühdichte.....	21
Tab. 3 Mittelwerte (<i>M</i>) der Zeigerwerte nach ELLENBERG.....	26
Tab. 4 Übersicht über morphologische und räumliche Parameter von <i>S. torminalis</i>	28
Tab. 5 Mittelwert <i>M</i> und Standardabweichung <i>SD</i> von Antheren- und Styli-Anzahl je Blüte	30
Tab. 6 Mittlere Anzahl Blüten je Trugdolde von <i>S. torminalis</i> mit Standardabweichung (<i>M</i> ± <i>SD</i>)	30
Tab. 7 Geschätzte Trugdolden- und Blütenanzahl von <i>S. torminalis</i>	30
Tab. 8 Einfluss der Blühphasen von <i>S. torminalis</i> auf die Nektarsekretion.....	33
Tab. 9 Blühdauer in Tagen je Blüte (<i>n</i> = 182) von <i>S. torminalis</i> je nach Blühphase.	35
Tab. 10 Bestäubungsversuch an der PLANTAGE: Fruchtansatz nach unterschiedlichen Bestäubungsvarianten	36
Tab. 11 Gewicht von Fruchtfleisch u. Samen; Früchte u. Samen/Frucht; Wassergehalt der Frucht	37
Tab. 12 Dominanzklassen nach ENGELMANN	54
Tab. 13 Klopfschirmproben von <i>S. torminalis</i> , 2011: Arthropoden-Taxa und -Gilden	59
Tab. 14 Klopfschirmproben von <i>S. torminalis</i> , 2011: Hymenoptera-Familien und -Gilden.....	60
Tab. 15 Klopfschirmproben von <i>S. torminalis</i> , 2011: Hemiptera	60
Tab. 16 Klopfschirmproben von <i>S. torminalis</i> , 2011: Gilden-Verteilung.....	61
Tab. 17 Anzahl der Heteroptera aus Klopfschirmproben (KS) u. Flugfensterfallen (FF)	64
Tab. 18 Klopfschirmproben von <i>S. torminalis</i> : Diversität und Evenness der Heteroptera	66
Tab. 19 Heteroptera: Habitatgilden, Fraßgilden und Nahrungsspezialisierung.....	67
Tab. 20 Charakterisierung der Lepidoptera, die <i>S. torminalis</i> als Raupenfutterpflanze nutzen.....	70
Tab. 21 Arthropoden-Taxa an von <i>Dysaphis aucupariae</i> befallenen Blättern von <i>S. torminalis</i>	77
Tab. 22 Litterbags: Taxa und Gilden der Tiergruppen mit der jeweiligen Fundzahl.....	79
Tab. 23 Zeiträume der Nutzung der Flugfensterfallen an beiden Standorten.....	97
Tab. 24 Determination und Gefährdung blütenbesuchender Insekten von <i>S. torminalis</i>	99
Tab. 25 Blütenbesuchende Insekten von <i>S. torminalis</i>	105

Tab. 26 Blütenbesuchende Apiformes von <i>S. torminalis</i> : Abundanzen, Biologie, Ökologie u. Gefährdung ...	107
Tab. 27 Diversität und Evenness der blütenbesuchenden Apiformes von <i>S. torminalis</i>	108
Tab. 28 Blütenbesuchende Syrphidae von <i>S. torminalis</i> : Abundanzen, Biologie, Ökologie u. Gefährdung	112
Tab. 29 SHANNON-Index und Evenness der Syrphidae als Blütenbesucher von <i>S. torminalis</i>	113
Tab. 30 Blütenbesuchende Coleoptera an <i>S. torminalis</i> : Abundanzen, Biologie, Ökologie u. Gefährdung.....	116
Tab. 31 SHANNON-Index und Evenness der Coleoptera als Blütenbesucher von <i>S. torminalis</i>	117
Tab. 32 Frugivore Vogelarten an <i>S. torminalis</i> an allen Untersuchungsstandorten.....	123

Formelverzeichnis

Formel 1 PCQ-Methode: Berechnung der Absoluten Dichte	13
Formel 2 Kruskal-Wallis-Test: Berechnung der Effektstärke	15
Formel 3 Volumen-Berechnung der Nektarmenge	22
Formel 4 SHANNON-Index: Berechnung der Diversität einer Artengemeinschaft	53
Formel 5 Berechnung der Evenness.....	53
Formel 6 Berechnung des SÖRENSEN-Index	53
Formel 7 Berechnung der Dominanz der <i>Art A</i> in einer Artengemeinschaft.....	54
Formel 8 Berechnung der RENKONEN'schen Zahl.....	55
Formel 9 Berechnung des Artenturnovers nach MÜHLENBERG (1989).....	103

Abkürzungsverzeichnis

Anh.	Anhang
BArtSchV	Bundesartenschutzverordnung
GSI	gametophytisches Selbstinkompatibilitätssystem
LDD	long-distance-dispersal
m	Meter
M	Mittelwerte
Mio	Millionen
n	Probenumfang aus der Stichprobe
N	Probenumfang aus der Grundgesamtheit
NRW	Nordrhein-Westfalen
NSG	Naturschutzgebiet
NV	Normalverteilung
PCQ-Methode	Point-Centered-Quarter-Methode
PSM	Pflanzenschutzmittel
SD	Standardabweichung
spec.	species
ü. NN	über Normalnull
UV	ultraviolett
x	Mal
α	Alpha
° C	Grad Celsius
μ l	Mikroliter

1 Einleitung: Die Elsbeere – Charakteristika, Fragestellungen und Zielsetzungen

1.1 Einführung: *Sorbus torminalis* – die Elsbeere

Die Elsbeere (*S. torminalis*) ist ein Baum, der bereits in den Arzneibüchern des Römers Aulus Cornelius Celsus (ca. 35 n. Chr.) beschrieben wurde: "Die ... Art heißt torminalis; sie ist nur als Arznei brauchbar, trägt beständig, hat die kleinste Frucht und sieht den anderen (*Sorbus*) nicht ähnlich, sondern ihr Blatt gleicht dem der Platane" (in FRIEBOES & KOBERT, 1967). Als Baum Süd- und Mitteleuropas breitete sich die Elsbeere auch über Westeuropa aus, wo sie heute häufig an Standorten stockt, an denen bis vor ca. 100 Jahren noch Niederwaldwirtschaft praktiziert wurde (PYTTEL et al., 2011). In den ehemaligen Niederwäldern herrschen heute hochstämmigen Eichen- und Edelholzbestände vor, in denen die Elsbeere meist wuchs- und konkurrenzschwach erscheint. Dies entspricht auch dem Bild, das in den meisten Veröffentlichungen zu diesem Baum vermittelt wird (LANG et al., 2009). Die Elsbeere besiedelt xerotherme, basische Standorte nur deshalb, weil sie konkurrenzbedingt dorthin verdrängt wurde; dort fristet sie ein meist unscheinbares Dasein im Schatten von konkurrenzstarken Eichen oder Buchen (DÖRKEN, 2012).



Abb. 1 Solitärer Elsbeerbaum (*S. torminalis*) bei Michelbach, Niederösterreich.

Das Bild der Elsbeere insbesondere in Deutschland zeigt also meist einen Baum, der unscheinbar im Schattenbereich von wuchsstarken Konkurrenten eher kümmerlich als sich

entfaltet und sich aufgrund von Licht- und Nährstoffmangel meist durch Wurzelbrut vermehrt. Dieses in Teilen stereotyp anmutende Bild zu ergänzen und zu korrigieren ist eines der übergeordneten Ziele der vorliegenden Arbeit.

Im Waldbau wurde die Elsbeere aus den o.g. Gründen lange Zeit ignoriert. Doch seit einigen Jahren erlebt sie ein Comeback – ausgerechnet wegen ihrer Schattentoleranz. Forstwissenschaftler beginnen neuerdings die Fähigkeit der Elsbeere zu schätzen, selbst unter starkem Konkurrenzdruck zu überdauern und dann bei geringen Zuwachsraten sogar ein beachtliches Alter zu erreichen (DÖRKEN, 2012). Hinzu kommen ihre Fähigkeiten, auch in trocken-warmen Gebieten zu stocken (PAGANOVÁ, 2008) und das ökologische Wirkungsgefüge zu stabilisieren (AAS, 2011; LANG et al., 2009). Der Ruf in der Forstwirtschaft nach resilienten Wäldern wird lauter. Von den zukünftigen Wäldern wird u. a. gefordert, dass sie auch Störungen, wie sie durch den Klimawandel hervorgerufen werden, z. B. Kalamitäten durch Forstschädlinge, Extremwetter-Ereignisse wie Dürre und Windwurf, besser überstehen (SEILER et al. 2007; MINISTERIUM FÜR KLIMASCHUTZ 2012; THOMPSON et al. 2009). Dazu soll unter anderem die Baumartendiversität erhöht werden, vermehrt fruktifizierende Bäume sowie Arten mit einer höheren Trockenheitstoleranz eingeführt und auch Anteile an Nadelholz und Monokulturen sukzessive verringert werden. Zu den bevorzugten Baumarten für diese Strategie gehört auch die Elsbeere (KÖLLING & MÜLLER-KROEHLING, 2011; SEILER et al., 2007; HEMERY et al., 2010; GRUNDMANN & ROLOFF, 2009; ZWIERZYŃSKI & BEDNORZ, 2012; DRAPIER, 1993), da sie häufig auf xerothermen Hängen und Bergkuppen stockt und auch längere Trockenheit gut ertragen kann (PAGANOVÁ, 2007). In diesem Zusammenhang ist seit einigen Jahren zu bemerken, dass die Elsbeere heute in vielen Aufforstungen in NRW, Bayern und weiteren Bundesländern zu finden ist und graduell zu einer aktiv vermehrten und verbreiteten Baumart wird, die sich für das Baumartenportfolio insbesondere xerothermer Standorte gut eignet.

Forstwirtschaftlich interessant ist die Elsbeere zudem auch wegen ihres feingemaserten Holzes, das u. a. auf Wertholzsubmissionen sehr hohe Preise erzielt (ABT & HOCHBICHLER, 2013; LANDESANSTALT FÜR ÖKOLOGIE, BODENORDNUNG UND FORSTEN NORDRHEIN-WESTFALEN). Begehrte in Furnier-, Möbel- und Instrumentenbau, zählt Elsbeere in Deutschland zu den teuersten Holzarten (SUCHOMEL & PYTTEL, 2011).

Dass die Elsbeere früher und auch heute an einigen europäischen Standorten sogar zum zentralen Wirtschaftsbaum einer ganzen Region aufsteigen konnte, beweist das „Elsbeer-Reich“ im österreichischen Wiesen-Wienerwald (MAYER & KLUMPP, 2013). Die dort seit vielen Jahrzehnten freigestellten und gehegten Elsbeeren haben stattliche Dimensionen erreicht und sind mit den Produkten aus ihren Früchten wie unter anderem Edelbrände als auch dem auf Auktionen zu absoluten Höchstpreisen gehandelten Holz ein wichtiger ökonomischer Stützpfeiler der dortigen Land- und Forstwirtschaft (vgl. MAYER & KLUMPP, 2013).

Die Elsbeere rückt aufgrund ihrer Seltenheit und ihres hohen ökologischen Werts auch vermehrt ins Interesse des Naturschutzes. Eine Reihe von natur- und artenschutzorientierten Organisationen fördert die Vermehrung dieser Baumart. In Nordrhein-Westfalen (NRW), wo

sich die beiden zentralen Untersuchungsstandorte dieser Arbeit befinden, ist die Elsbeere auf der Roten Liste als „gefährdet“ eingestuft (RAABE et al., 2010).

So gibt es also eine Reihe von naturschutzfachlichen, ökonomischen, ökologischen und forstwirtschaftlichen Gründen, diese Baumart zu fördern und zu vermehren. HEMERY et al. (2010) vermuten, dass die Elsbeere insbesondere auf Grund der kleinen und isolierten Bestände eine gezielte Unterstützung benötigt, um sie dauerhaft auch in neuen, klimatisch günstigeren Gebieten zu etablieren.

Dazu spielen neben forstbaulichen Maßnahmen auch natürliche Faktoren eine wichtige Rolle – insbesondere die vielen Invertebraten und Vertebraten, die die Ressourcen der Elsbeere als Nahrungsquelle, Lebensraum, Jagdwarte und Kopulationsplatz nutzen und durch ihre vielfältigen Aktivitäten zur Bestäubung, Verbreitung und somit zum Erhalt dieser Baumart beitragen.

Obwohl viele Arten von Insekten, Vögeln und Säugetieren die Elsbeere teils intensiv nutzen, ist ihre Bedeutung für den Bestand, die Fortpflanzung und die Verbreitung der Elsbeere bislang nur peripher gewürdigt bzw. untersucht worden. In einer Reihe von Forschungsarbeiten finden sich zwar Hinweise darauf, dass Elsbeeren eine wichtige Rolle für viele Tierarten spielen können (Kap. 1.3). Jedoch befassen sich die bisherigen Untersuchungen fast ausschließlich mit den Aspekten Herkunft, Verbreitung, Systematik und Morphologie der Baumart sowie ihrem Wachstum, den Standort-Ansprüchen sowie den sich daraus ergebenden Konsequenzen für Nachzucht und Waldbau – Themen, die im nächsten Teil der Einleitung behandelt werden. Die vorliegende Forschungsarbeit ist jedoch die erste, die sich der Tierökologie der Elsbeere widmet.

Letztendlich soll diese Arbeit dazu beitragen, das Biodiversitäts-Netzwerk der Elsbeere besser zu verstehen, das Verständnis ihrer Nützlinge und Schädlinge zu fördern sowie mögliche zukünftige Förderstrategien für diese Baumart in die Diskussion einzubringen.

1.2 Charakteristika der Elsbeere

DIE GATTUNG SORBUS

Die Elsbeere wurde von Crantz 1763 erstmals in die Gattung *Sorbus* (Mehl- und Vogelbeeren) eingegliedert. Sie gehört zur Familie Rosaceae (Rosengewächse), Untertribus Pyrinae (Kernobstgewächse). In der Evolution der Kernobstgewächse dürfte die Hybridisierung eine große Rolle gespielt haben, denn für 16 der circa 30 Gattungen der Pyrinae kommt es häufig zu intergenerischen Hybridisierungen, so auch bei der Elsbeere (CAMPBELL et al. 2007). Diese Hybridisierungsfreudigkeit, die sogar über Gattungsgrenzen hinausgeht, stellt immer wieder die gesamte Taxonomie der Rosengewächse infrage (HUMMER & JANICK, 2009).

ALLGEMEINE BESCHREIBUNG, HABITUS

Die Elsbeere ist ein sommergrüner, blühender und fruktifizierender Laubbaum. Sie erreicht im Freiland Höhen von 20 bis 25 m, doch es gibt auch vereinzelt Individuen von 30 m Höhe und mehr (LANG et al., 2009) (vgl. Abb. 5). Bei geringem Konkurrenzdruck bilden sich Bäume aus,

bei starker Konkurrenz entstehen eher strauchartige Exemplare im Unterholz. STĂNESCU et al. (1997) in NICOLESCU et al. (2009) beschreiben, dass in Rumänien fast ausschließlich buschartige Elsbeeren zu finden sind.

Die Borke ist bei jungen Stämmen graugrün bis dunkelbraun, leicht glänzend und voller Lenticellen (LANG et al., 2009). Ab dem 30. Jahr entstehen Schuppen, deren Ränder nach außen gebogen sind, sodass der Stamm ein unverwechselbar schuppiges Aussehen erhält (BARTELS, 1993). Meist beginnen die Bäume erst ab diesem Alter zu blühen und zu fruktifizieren.

Die Angaben zu den Blüten und Früchten sind je nach Autor und Region unterschiedlich. Die Blüten sind in lockeren Trugdolden mit 30-50 Einzelblüten angeordnet, mit einem Durchmesser von 10-15 mm (LANG et al. 2009). Die Früchte weisen eine hohe Variationsbreite in Form (AAS, 2011; KÁRPÁTI, 1960), Anzahl pro Trugdolde (AAS, 2011; LANG et al., 2009) sowie Gewicht auf (vgl. Abb. 8).

Die Blüte ist eine offene, zweigeschlechtliche Rosaceenblüte, die sich u. a. durch den unterständigen Fruchtknoten, die verwachsenen Fruchtblätter, das harte Endokarp und die Kelchblätter auszeichnet, die während der Fruchtreife abgeworfen werden. Die Blütenblätter weisen auf 8-15% ihrer Fläche UV-Male sowohl an der Peripherie als auch im Zentrum auf (KLOTZ et al., 2002). Nach der BIOFLOR-Datenbank (KLOTZ et al., 2002) handelt es sich bestäubungsökologisch betrachtet um Scheibenblumen mit reichlichem, halbverborgenem Nektar. In einer unveröffentlichten Arbeit hat POINTNER (2011) die Duftstoffe der Elsbeere ermittelt, u. a. 4-Oxo-isophoron, 3-Hexen-1-ol Acetate und Benzaldehyde. Die biochemischen Hauptkomponenten wurden bereits als Blütenduftstoffe anderer Rosaceen identifiziert.

Die Elsbeer-Blätter sind im Umriss rundlich bis oval mit 3 bis 5 spitzen, tief eingeschnittenen, unregelmäßig gesägten Lappen, von denen die untersten am stärksten abgespreizt sind. Die Blattformen sind wie auch die Fruchtformen sehr variabel (Abb. 12 u. 8).

VORKOMMEN

Die Elsbeere zählt zu den seltenen Baumarten, die innerhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebietes aufgrund ihrer geringen Konkurrenzkraft nur vereinzelte Populationen mit geringer Populationsstärke bilden (ODDOU-MOURATORIO et al., 2004; HOEBEE et al., 2006). Ihr Hauptverbreitungsgebiet liegt in Süd- und Mitteleuropa (Abb. 2). Weitere Vorkommen gibt es in der Türkei und im Iran (ESPAHBODI et al., 2007) sowie in Nordwestafrika (DEMASURE et al., 2000). Die nordwestliche Verbreitungsgrenze bildet das südliche bis mittlere Großbritannien (ROPER, 1993).

In Deutschland kann sie sich an trockenen, warmen Hanglagen lichter Laubmischwälder am ehesten gegen ihre Hauptkonkurrenten Buche und Eiche behaupten (LANG et al., 2009). In NRW kommt die Elsbeere im Siegerland vor, in Ostwestfalen, im Bereich Teutoburger Wald, im Weserbergland und vereinzelt auch im Sauerland sowie – mit größeren Vorkommen – in Eifel und Siebengebirge. Mit Ausnahme der Region Eifel/Siebengebirge ist sie an allen anderen Standorten auf der Roten Liste NRW als gefährdet oder potenziell gefährdet eingestuft.

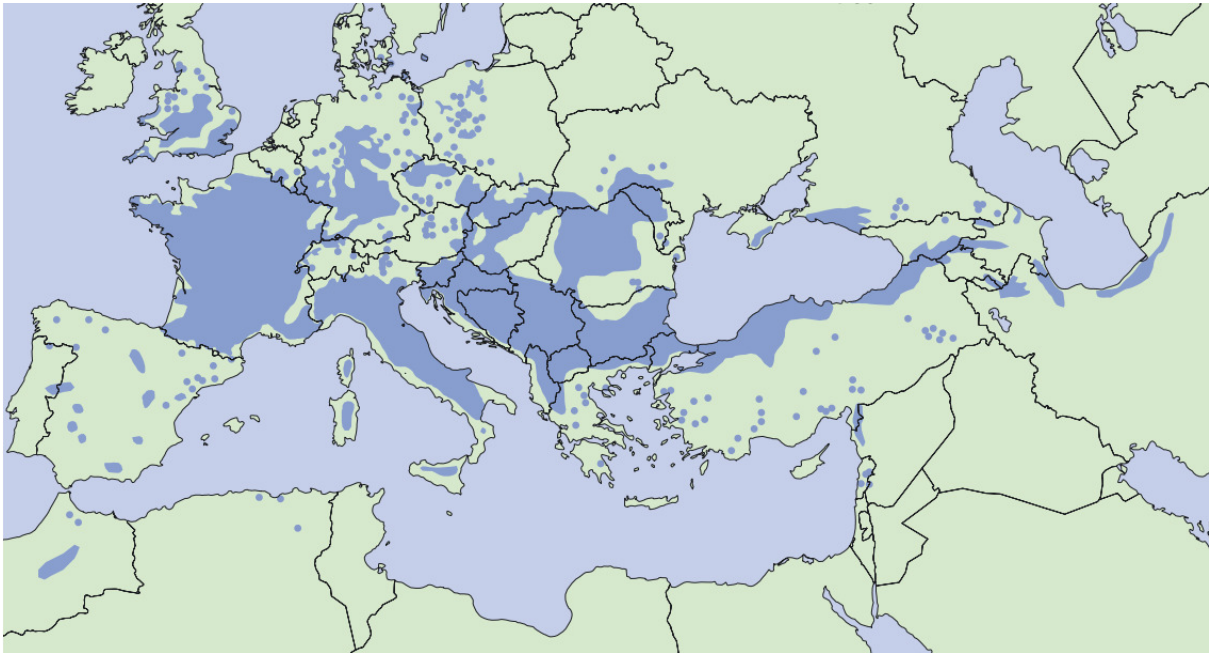


Abb. 2 *Sorbus torminalis*: Natürliches Verbreitungsgebiet und Vorkommen. Verändert nach EUFORGEN (2009).

STANDORT

Die Standortamplitude der Elsbeere ist relativ breit. In Mitteleuropa kommt sie verstreut in wärmeren Gebieten von der kollinen bis in die mittlere montane Stufe vor (BAYERISCHE LANDESANSTALT FÜR WALD UND FORSTWIRTSCHAFT (LWF), 2011). Sie wächst in See- und Übergangsklimaten, meidet hingegen kontinentales Klima (PAGANOVÁ, 2007). ELLENBERG (1992) beschreibt die Elsbeere als Zeigerbaum für Wärme und gemäßigttes Seeklima. In der BIOLFLOR-Datenbank wird die Elsbeere folgendermaßen eingeordnet: Das Florenzgebiet ist Europa als natürliches Areal, die besiedelten Florenzonen sind die meridionale, die südlich temperate und die nördlich temperate; in der Kategorie *Ozeanität* wird die Elsbeere als subozeanisch eingestuft.

PFLANZENSOZIOLOGIE

Die Elsbeere tritt in Mitteleuropa am häufigsten im Verband des *Quercion pubescenti-petraeae* (Eichen-Elsbeeren-Wald oder auch Flaumeichen-Mischwald) auf (OBERDORFER, 2001; LANG et al., 2009; BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ, 2016). Dieser Verband gehört zur Ordnung *Quercetalia pubescenti-petraeae* (wärmeliebende Eichenmischwälder). Weitere Verbände dieser Ordnung, in denen die Elsbeere ihre Hauptvorkommen bildet, ist die wärmeliebende Ausbildung der Verbände *Carpinion betuli* (Subatlantischer oder mitteleuropäischer Stieleichenwald oder Eichen-Hainbuchenwald) und *Quercion roboris* (Bodensaure Eichenmischwälder) (OBERDORFER, 2001; BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ, 2016). RASMUSSEN & KOLLMANN (2004a) untersuchten im Verbreitungsgebiet der Elsbeere ihr Vorkommen in Pflanzengesellschaften und beschreiben eine weite Spanne: Sie bestätigen das Vorkommen in Hainbuchenwäldern des Verbands *Carpinion* als auch in Eichenwäldern bodensaurer Standorte (*Quercetalia robori-petraeae*) sowie in Gesellschaften der Ordnung *Quercetalia pubescenti-petraeae*. Zudem erwähnen sie aber auch Kalk-Buchenwälder (*Cephalanthero-*

Fagenion) und auch Vorkommen in der Klasse der Rhamno-Prunetea (Schlehen- und Traubenholunder-Gebüsche) sowie Kalktrocken- und Halbtrockenrasen (Festuco-Brometea).

HISTORIE DER ELSBEERVORKOMMEN IN DEUTSCHLAND UND EUROPA

Gegen Ende des 19. Jahrhunderts ging in Deutschland die der Brennholzbeschaffung dienende Mittel- und Niederwaldnutzung sukzessive zurück, und mit ihr verschwanden vitale Elsbeerbestände (PAGANOVÁ, 2007; ANGELONE et al., 2007). Es folgte die Etablierung von Hochwäldern, die heute nach wie vor der forstwirtschaftliche Standard sind. In diesen schattigen Forsten der Gegenwart kann sich die Elsbeere jedoch nicht gegen die dominierende Buche durchsetzen (ANGELONE et al., 2007), obwohl sie deren ökologische Amplitude teilt. So beschreibt die BAYERISCHE LANDESANSTALT FÜR WALD UND FORSTWIRTSCHAFT (LWF) (2011), dass durch den Aufbau vorratsreicher Laubwälder mit einer Förderung der Buche viele Wälder dichter und schattiger werden und die Elsbeere dort aber seltener vorkommt.

PYTTEL et al. (2013) hingegen kommen zu dem Schluss, dass die Elsbeere unter Schirm von Eichen durchaus schattentolerant ist und die Aufgabe der Nieder- und Mittelwaldwirtschaft deshalb nicht zu ihrer gegenwärtigen Gefährdung beigetragen haben kann. Im Widerspruch dazu gibt es nicht nur in Deutschland sondern auch in benachbarten Staaten durchaus viele Belege dafür, dass die Bestände, in denen die Elsbeere ein nennenswertes Vorkommen aufweist, auf Nieder- und Mittelwaldwirtschaft oder andere historische Nutzungsformen zurückgehen (LANG et al., 2009; SCHMITT, 2000; LLOYD, 1977 in PYTTEL et al., 2013). Sogar fast europaweit existieren Hinweise für das Auftreten von Elsbeeren in ehemaligen Niederwäldern, so z. B. in Polen (BEDNORZ, 2004 in SZYMURA, 2012), Frankreich (COLLET et al., 2008) und England (REID, 2004). ROPER (1993) beschreibt die Elsbeere im Süden Englands als Indikator für ehemalige Heckenstrukturen.

1.3 Ökologische Fragestellungen und Zielsetzungen

Die Tierökologie der Elsbeere ist bislang nicht systematisch erfasst worden. Das belegen Literaturangaben zu Tierarten, die als Bestäuber, Samenverbreiter oder Schädlinge der Elsbeere auftreten. Diese Angaben beziehen sich immer nur auf Einzelsichtungen (RASMUSSEN & KOLLMANN, 2008; RASMUSSEN & KOLLMANN, 2004b; SEDGLEY & GRIFFIN, 1989 in BELLETTI et al., 2008; ODDOU-MOURATORIO et al., 2005) oder auf andere Baumarten der Gattung *Sorbus*. So werden als Bestäuber der Elsbeere bei BELLETTI et al. (2008) u. a. „Käfer“ genannt, und bei NICOLESCU et al. (2009) werden „kleine Fliegen“ beschrieben.

Mit der vorliegenden Arbeit sollen erstmalig wichtige mit der Elsbeere assoziierte Tiergruppen bis zur Art bestimmt werden: Einerseits Bestäuber wie Apiformes und Syrphidae, andererseits Heteroptera und Lepidoptera, deren Raupen diese Baumart als Futterpflanze nutzen.

Das übergeordnete Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, einen wichtigen Teil der bei der Ökologie der Elsbeere vorhandenen Wissenslücken zu schließen und dadurch Interesse in Forschung und Forstwirtschaft für diese Baumart zu wecken. Gleichzeitig könnte mit einer Förderung der Elsbeere vielen Tieren ein zusätzlicher, ressourcenreicher Lebensraum

angeboten werden. Damit kann die Biodiversität in Wäldern erhöht und auch der Bestand der Elsbeere gesichert werden.

Die bisherige Forschung zur Elsbeere befasst sich hauptsächlich mit den in Kap. 1.2 beschriebenen Themen. Nur in wenigen Arbeiten – und dort auch nur peripher – werden ökologische Bereiche thematisiert, die jedoch für den Fortbestand dieser Baumart und die forstliche Praxis von zentraler Bedeutung sind und auch in der vorliegenden Arbeit im Mittelpunkt stehen sollen.

Um einen Überblick über das ökologische Wirkungsgefüge rund um die Elsbeere zu erhalten, sollen weitere Tiergruppen, die den Kronenraum und die Laubstreu besiedeln, erstmalig dokumentiert werden. Da sich in diesem Wirkungsgefüge alle aufgenommenen Parameter gegenseitig bedingen, müssen sie bei den Interpretationen der gewonnenen Forschungsergebnisse in dieser Arbeit berücksichtigt werden. Allerdings konnte in dem für diese Arbeit gesteckten Rahmen nur ein Teil der Standort-Parameter aufgenommen werden. So wurde bei der Darstellung der Habitate – neben einer floristischen und einer Nutzungskartierung sowie der Aufnahme der Dichte von Totholz und anderen Holzgewächsen – auf eine beschreibende Darstellung der Standorte zurückgegriffen, da weitere Kartierungen im Rahmen dieses Forschungsprojekts nicht zu bewältigen waren.

Da die Elsbeere als seltene Baumart in zerstreuten, teils isolierten Populationen geringer Dichte auftritt, kommen ihren Bestäubern und Samenverbreitern Schlüsselrollen zu: Sie können eine Inzuchtdepression verhindern, die ansonsten innerhalb dieser zerstreuten Vorkommen drohen würde.

Jedoch bestimmt nicht nur der Standort das Auftreten und die Abundanz von Blütenbesuchern; auch das Blütensyndrom sowie die Quantität der zur Verfügung stehenden Ressourcen spielen wichtige Rollen. Deshalb soll den Fragen nachgegangen werden, welche Mengen an Blüten und Nektar zur Verfügung stehen und auch welche morphologischen und sensorischen Parameter der Blüte für das Besuchsverhalten eine Rolle spielen.

Der Standort beeinflusst aber nicht nur die Tiergemeinschaften sondern auch den Habitus, die Morphologie und Vitalität des Baums, denn je nach Standortbedingungen ist die Konkurrenzsituation unterschiedlich ausgeprägt. Je stärker die Elsbeere bedrängt ist, desto mehr leidet ihre Vitalität darunter. Vitalität ein Begriff ist, der vor allem die Lebenskraft eines Organismus beschreibt (KLUG, 2005). Beeinflusst wird die Vitalität durch Erbanlage und Umweltfaktoren (u.a. Standort, Klima, Nährstoffversorgung, Infektionsdruck). Die Vitalität wiederum bestimmt Qualität und Quantität der Ressourcen, die von den Tieren genutzt werden können.

Die Elsbeere erfüllt eine ökologische Funktion als Primärproduzent und dient zudem als Habitat. Durch Herbivorie kann es zu einem Totalverlust aller Blätter und Blüten kommen (mündliche Mitteilung Ludwig Albrecht, Remagen, 17.09.2015 und Norbert Mayer, Michelbach, 09.10.2011); eine derartige Schwächung des Individuums beeinträchtigt den Fortpflanzungserfolg. Deshalb soll auch der Frage nachgegangen werden, welche Taxa im Kronenraum auftreten und welche Eigenschaften diese besitzen (Grad der Spezialisierung,

Nahrungsgilden, Habitatgilden). Daraus können dann Informationen zu multitrophischen Interaktionen innerhalb der Kronengemeinschaften ermittelt werden (Herbivore, Prädatoren, Parasiten, Omnivore).

Klimawandel, Habitatfragmentierung und -degradierung werden sich in Zukunft auch auf die Elsbeere sowie auf die Tiere auswirken, die sie nutzen. Durch die prognostizierte Erhöhung der Durchschnittstemperatur der Erde (PACHAURI et. al., 2014) ist zu vermuten, dass sich das potenzielle Verbreitungsgebiet der Elsbeere weiter nach Norden verschieben wird (KÖLLING, 2007). Zudem ist davon auszugehen, dass es sowohl bei Herbivoren und ihren Prädatoren als auch bei Blütenbesuchern zu Verschiebungen und Änderungen innerhalb ihrer Gemeinschaften kommen wird, was sich dann auch auf die Elsbeere auswirken wird. Somit sollen die hier gewonnenen Ergebnisse auch als Hinweise dienen, die von Naturschutz und Forstwirtschaft verwendet werden können.

1.3.1 Fragestellungen und inhaltliche Gliederung

Auf Basis der oben angesprochenen Forschungslücken, der hohen ökologischen, wirtschaftlichen sowie auch zunehmenden forstwirtschaftlichen Bedeutung dieser Baumart ergibt sich folgender Fragenkomplex:

1. Von welchen Faktoren wird die Qualität und Quantität der jährlich wiederkehrenden Ressourcen (Blätter, Blüten und Früchte der Elsbeere) beeinflusst?
2. Welche Tiere (Arten, Taxa) nutzen welche Ressourcen der Elsbeere?
3. Wie funktioniert die Fortpflanzungs- und Ausbreitungsstrategie der Elsbeere und welche Rollen übernehmen Tiere dabei?
4. Welche Nutzungen durch Tiere beeinträchtigen die Vitalität des Baumes und welche dienen seinem Fortbestand?
5. Welche trophischen Interaktionen ergeben sich aus dem Zusammenspiel von jahreszeitlich dargebotenen Ressourcen und ihren Nutzern, und wie interagieren die Nutzer untereinander?

Die Beantwortung dieser und sich daraus ableitender Fragestellungen ist Gegenstand der folgenden Kapitel; zusammenfassend werden diese Fragen in der abschließenden Diskussion in Kap. 6 beantwortet.

Die Arbeit gliedert sich in die folgenden drei Themenbereiche, die – ähnlich einer kumulativen Dissertation – inhaltlich zwar weitgehend in sich geschlossen sind, deren Kernaussagen aber in der abschließenden Gesamtdiskussion zusammengeführt werden. Der erste Teil befasst sich mit der Morphologie der Elsbeere und der Darstellung der Ressourcen *Blüten*, *Blätter* und *Früchte* einschließlich der Reproduktionsbiologie. Der zweite Teil beschäftigt sich mit den Nutzern der Ressource *Blätter*. Der dritte Teil befasst sich mit den Blütenbesuchern und frugivoren Tiergruppen, also den Nutzern der Ressourcen *Blüten* und *Früchte*. Diesen drei Teilen ist das folgende Kapitel vorangestellt, welches die Untersuchungsstandorte und Methoden beschreibt, die für alle drei Teile gültig sind.

2 Material und Methoden

2.1 Die Untersuchungsstandorte

In der vorliegenden Studie wurden unter ökologischen Gesichtspunkten zwei landschaftlich unterschiedlich strukturierte Untersuchungs-Standorte gewählt (Abb. 3): Zum einen ein xerothermer, bewaldeter Südhang im Siebengebirge, dessen Baumbestände seit vielen Jahrzehnten nicht mehr forstlich genutzt werden sowie eine in eine intensiv bewirtschaftete Agrarlandschaft eingebettete Plantage, die der Produktion forstlichen Qualitätssaatguts dient, eine sog. Samenplantage. Beide Standorte befinden sich im Bundesland Nordrhein-Westfalen (NRW) in der Nähe von Bonn. Die ökologischen Unterschiede zwischen diesen beiden Standorten sind von zentraler Bedeutung für die Interpretation der Ergebnisse der vorliegenden Arbeit. Während die Elsbeeren der PLANTAGE unter streng kontrollierten Bedingungen wachsen, zeichnet sich die Population am HIRSCHBERG durch einen höheren Grad an Naturnähe aus.

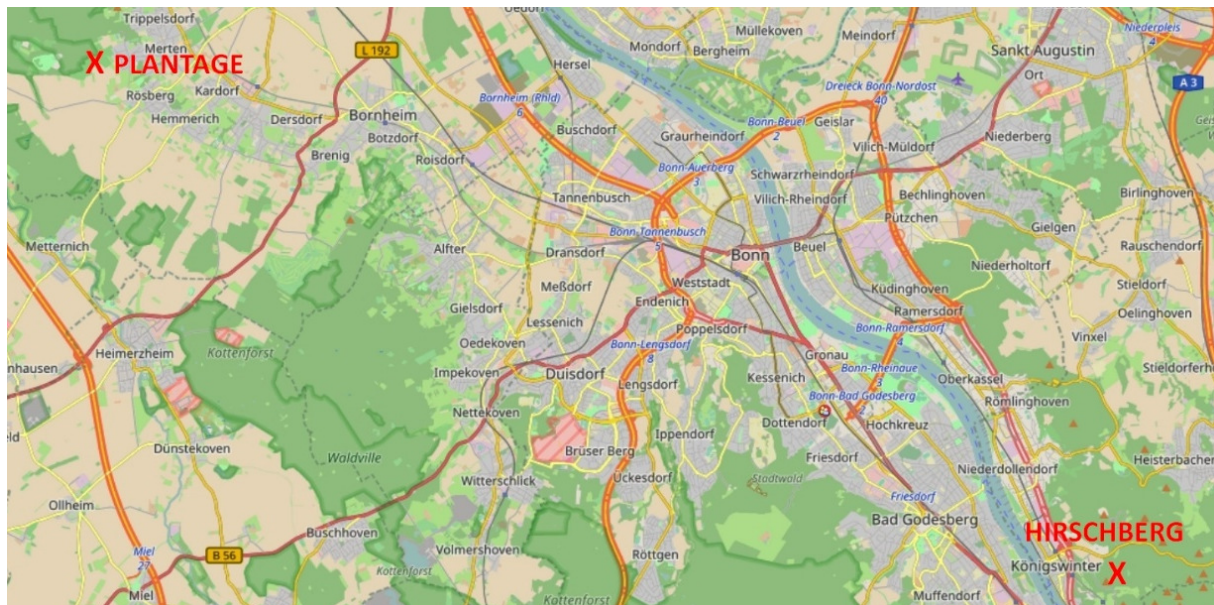


Abb. 3 Die beiden Untersuchungsstandorte PLANTAGE und HIRSCHBERG im Großraum Bonn. Die Entfernung (Luftlinie) zwischen den beiden Standorten beträgt ca. 24 km. Bildquelle: OpenStreetMap

STANDORT 1: HIRSCHBERG (SIEBENGEIRGE)

Das Siebengebirge gehört zur naturräumlichen Einheit 292 „Unteres Mittelrheingebiet“ (GLÄSSER, 1978). Nach der Beschreibung im Landschaftssteckbrief des BfN (BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ 2007a) ist das Siebengebirge mit buchen- und elsbeerenreichen Hainbuchenwäldern bestanden.

Dieses größtenteils bewaldete Mittelgebirge vulkanischen Ursprungs (GRABERT, 1998) besteht aus mehr als 50 Erhebungen, deren höchste der Große Ölberg mit 460 m ü. NN bildet. Durch die starke Strukturierung der Landschaft sowie durch die verschiedenen Ausgangsgesteine haben sich kleinräumig diverse Bodentypen ausgebildet. Auf dem

Hirschberg haben sich aus Latit basenreiche Böden entwickelt, die je nach Hangneigung verschieden mächtig ausgeprägt sind. Die Bodentypen im Hangbereich sind hauptsächlich typische Ranker, und in den tiefgründigeren Bereichen finden sich Braunerden bis Parabraunerden.

Das Untersuchungsgebiet im Siebengebirge ist ein natürlicher Waldstandort am Hirschberg (256 m ü. NN). Im Folgetext wird diese Untersuchungsfläche mit HIRSCHBERG bezeichnet – zur Unterscheidung von der geographischen Bezeichnung Hirschberg. Das Untersuchungsgebiet mit einem Elsbeer-Bestand erstreckt sich über ca. 5000 m² auf der rechten Rheinseite südöstlich von Bonn. Dort stocken ca. 32 Elsbeeren zwischen ca. 220-245 m ü. NN auf einem süd- bis südwestlich exponierten Hang bei einer Inklination von ca. 8°-25° (je nach Höhe am Hang). Dieses Areal ist wegen seiner Straßenferne (ca. 250 m Luftlinie), seinen größtenteils steilen Hängen und den natürlichen Hindernissen nur zu Fuß zugänglich. Als Untersuchungsbäume am HIRSCHBERG dienten alle Elsbeeren, die im Rahmen der durchgeführten Untersuchungen mit tragbaren Hilfsmitteln wie Leitern, Fallen etc. erreicht werden konnten.

Das gesamte Siebengebirge ist als Naturpark wie auch als Naturschutzgebiet mit vielfältigen Erhaltungs- und (Wieder-)herstellungszielen ausgewiesen. Eines dieser Ziele ist der Erhalt naturnaher Laubwaldbestände in naturraumtypischer Ausprägung. Diese Ausprägung ist gekennzeichnet durch Strukturereichtum, hohe Diversität und Naturnähe mit unterschiedlichen Alters- und Entwicklungsphasen sowie einen hohen Alt- und Totholzanteil. Große Areale des Siebengebirges sind aufgrund einer Vielzahl von schützenswerten Arten und Lebensräumen auch als FFH-Gebiet ausgewiesen (LANDESAMT FÜR NATUR, 2009b).

Im Biotopkataster „Mittlerer Teil des NSG Siebengebirge“ mit der Kennung BK-5209-017 wird das Vorkommen von *S. torminalis* als herausragendes Element von wärmeliebendem Eichenwald beschrieben, so am Drachenfels, dem Großen Breiberg und fragmentarisch an der Dollendorfer Hardt (LANDESAMT FÜR NATUR, 2009a).

STANDORT 2: PLANTAGE

Der zweite Untersuchungsstandort der Elsbeere ist eine Plantage des „Landesbetriebes Wald und Holz NRW“ zur Gewinnung von zertifizierten Baumsamen, sog. Forstvermehrungsgut. Dort stehen neben einer Reihe weiterer Vermehrungsbaumarten auch 117 gepfropfte Elsbeeren auf einer relativ ebenen Fläche von ca. 2,4 ha.

Diese im Folgetext als PLANTAGE bezeichnete Anlage befindet sich auf einem Höhenzug auf 160 m ü. NN. Nach der Einteilung des Bundesamtes für Naturschutz gehört die PLANTAGE in der naturräumlichen Gliederung zum Landschaftssteckbrief der „Ville“ (BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ, 2007b). Laut dem *Handbuch der naturräumlichen Gliederung Deutschlands* gehört der Untersuchungsstandort allerdings zum Zülpicher Eifelvorland (Naturraum 553.1) (GLÄSSER, 1978), welches im Westen an die Ville grenzt und sich durch agrarische Nutzung auf Lössböden auszeichnet.

Der Höhenzug der Ville verläuft von Südosten nach Nordwesten und ist das Resultat einer geologischen Bruchstörung. Die Oberfläche der Ville wird hauptsächlich von Hauptterrassenschottern des Rheins mit vereinzelt Lössauflagen geprägt.

Die Ausgangssubstrate der dort vorkommenden Böden sind Terrassensande und -kiese des Rheins aus dem Pleistozän mit einer geringmächtigen Lössauflage aus dem Weichsel-Glazial (ca. 115.000 – 9.700 v. Chr.). Durch Umlagerung, Erosion und Vermischung mit Sanden und Kiesen sind diese Auflagen nur an wenigen Stellen verblieben und dort meist zu Lösslehm verwittert. So sind die hauptsächlich Bodentypen der Ville, je nach Mächtigkeit der Lösslehmschicht (0,3 - 3 m), mittelgründige Pseudogleye oder Parabraunerden aus Löss über stark verlehnten Sanden und Kiesen und somit teilweise stark durch Staunässe geprägt. Zwischen der westlichen Terrassenkante und der PLANTAGE liegt ein flächiges Lössvorkommen, auf dem sich tiefgründige Parabraunerden entwickelt haben, die landwirtschaftlich genutzt werden.

Die PLANTAGE grenzt im Norden unmittelbar an den Kottenforst, ein ca. 4000 ha großes Waldgebiet, das einen großen Teil der Ville bedeckt.

Der direkt die PLANTAGE tangierende Teil des Kottenforsts ist in die folgenden Schutzkategorien eingeordnet: FFH-Gebiet „Villevälder bei Bornheim“ mit der Objektkennung DE-5207-304 (LANDESAMT FÜR NATUR, 2017); der dazugehörige FFH-Lebensraumtyp ist ein Stieleichen-Hainbuchenwald. Denselben Namen trägt auch das Naturschutzgebiet mit der Kennung SU-034 (LANDESAMT FÜR NATUR, 2017); es soll u. a. zur Erhaltung eines großflächigen Waldgebiets sowie der angrenzenden strukturreichen Offenlandflächen als Lebens- und Rückzugsraum für zahlreiche Tier- und Pflanzenarten und als Bestandteil eines überregionalen Biotopverbundes dienen. Der im Biotopkataster ausgewiesene angrenzende Biotoptyp ist ein *subatlantischer oder mitteleuropäischer Stieleichenwald* oder Hainbuchenwald mit dem Erhaltungszustand B (= gut) (LANDESAMT FÜR NATUR, 2017). Als Untersuchungsbäume dienten sechs freistehende, gut erreichbare Elsbeeren, die nach dem Zufallsprinzip gewählt wurden. In den Sommern 2011 und 2012 wurde von dem Plantagenbetreiber ein Totalherbizid zwischen den Elsbeerreihen ausgebracht.

2.2 Klima und Witterung

Die klimatischen Verhältnisse des Raums, in dem die beiden zentralen Untersuchungs-Standorte liegen, werden durch die Grenze zwischen atlantisch-maritim und kontinental geprägtem Klima bestimmt. Die relative Nähe zu Nordsee, Atlantik und Golfstrom sorgt häufig für ein maritim beeinflusstes Klima mit milden Wintern und gemäßigten Sommern. Zum anderen sind Wetterlagen anzutreffen, bei denen sich bodenständige Windsysteme einstellen können (STADT KÖLN, 2017).

Die Wetterdaten wurden über einen Wetterdienst bezogen (WetterOnline Meteorologische Dienstleistungen GmbH, Karl-Legien-Straße 194a, D-53117 Bonn) (vgl. gesamte Datentabellen in Anhang 10 und 11). Ausgewählt wurde die Messstation *Bonn-Roleber* am Rand des Siebengebirges (für den Standort HIRSCHBERG) sowie die Station *Nörvenich* westlich der Ville, die in einer orographisch und klimatisch ähnlichen Situation wie die PLANTAGE liegt.

Die Durchschnittstemperaturen der beiden Stations-Standorte unterscheiden sich nur um wenige Zehntelgrade Celsius. Auch bei den in den Untersuchungsjahren 2011-2013 gemessenen Tageshöchsttemperaturen und den nächtlichen Tiefstwerten differieren die Werte nur geringfügig. Für den Standort PLANTAGE beträgt das Mittel der Tageshöchsttemperaturen im April 15,1°C und im Mai 19,0°C (Messjahre: 1991-2016). Die mittlere Tageshöchsttemperatur für den Siebengebirgsstandort beträgt im April 15,3°C und im Mai 19,0°C.

Bei den Niederschlagsmengen sind nur geringe Mittelwert-Unterschiede zu erkennen. Mit einer durchschnittlichen Menge von 42,0 mm im April und 56,4 mm im Mai empfing die PLANTAGE im Frühjahr weniger Niederschläge als das Siebengebirge mit 45,1 bzw. 69,0 mm. Anders stellte sich jedoch die Situation bei den in 2011-2013 gemessenen Niederschlägen dar. Hier ging auf das Siebengebirge im April 2013 mehr als die doppelte Menge nieder, im Mai 2013 ca. 70% mehr. Auch der Mai 2012 war dort deutlich nasser, während sich die übrigen Werte kaum unterscheiden.

Auf der PLANTAGE zeichnete sich der April 2011 mit nur 18,6 mm als relativ trocken aus, während im Folgejahr 2012 dann 31,9 mm gemessen wurden. Der Mai 2011 und 2012 zeigten sich mit 29,2 mm und 31,4 mm ebenfalls deutlich trockener als im Mittel.

Im Siebengebirge wurden im Mai 2013 insgesamt 122,4 mm gemessen. In den Gipfellagen, von denen es nur wenige meteorologische Daten gibt, werden Jahresniederschläge von bis zu 1.000 mm erreicht (MELZER, 2010).

Bei der Auswertung der Daten der Station Roleber zum (nur 7 km entfernten) Untersuchungsstandort Hirschberg müssen kleinklimatische Änderungen, die sich insbesondere aus der Orographie und der Südexposition des Elsbeerstandorts ergeben, berücksichtigt werden. So werden an den Südhängen des Hirschbergs vermutlich höhere Temperaturen erreicht als am Nordrand des Siebengebirges, wo die Wetterstation steht.

2.3 Vegetationsaufnahmen

Am HIRSCHBERG betrug die Untersuchungsfläche ca. 500 m² und auf der PLANTAGE ca. 400 m²; die Flächengröße wurde nach Gleichartigkeit der Vegetation und nach Relief festgelegt.

Es wurden pflanzensoziologische Aufnahmen der gesamten Vegetation an beiden Standorten durchgeführt. Dabei erfolgte die Bestimmung und Nomenklatur der Farn- und Blütenpflanzen nach SCHMEIL et al. (2003) und die Einordnung in Pflanzengesellschaften nach OBERDORFER (2001). Die Deckungsgrade wurden nach WILLMANNS (1998) geschätzt, und zur ökologischen Einordnung der Pflanzen und Pflanzengesellschaften wurden die Zeigerwerte von Ellenberg verwendet (ELLENBERG, 1992).

Zur Quantifizierung des Blütenangebots (für Insekten) während der Elsbeerblüte wurden an jedem Erfassungstermin Blütenpflanzen mit geöffneten Blüten aufgenommen (Anhang 4, 5, 6 und 7) und ihr Deckungsgrad nach BRAUN-BLANQUET, verändert nach WILMANNS (1998), geschätzt (Tab. 1).

Tab. 1 Schätzung des Blüten-Deckungsgrads nach BRAUN-BLANQUET verändert nach WILMANN (1998)

Symbol	Individuenzahl	Deckung
r	Selten, ein Exemplar	Deutlich unter 1%
+	Wenige (2-5) Exemplare	bis 1%
1	Viele (6-50) Exemplare	bis 5%
2m	Sehr viele (über 50) Exemplare	bis 5%
2a	(beliebig)	5 bis 15%
2b	(beliebig)	16 bis 25%
3	(beliebig)	26 bis 50%
4	(beliebig)	51 bis 75%
5	(beliebig)	76 bis 100%

2.3.1 Messung der Dichte von Holzgewächsen und Totholz (Point-Centered-Quarter-Methode)

Mit der Point-Centered-Quarter-Methode (PCQ-Methode) nach MUELLER-DOMBOIS & ELLENBERG (1974) in MÜHLENBERG (1993) wurde von einem zufällig gewählten Punkt jeweils in 4 Quadranten die Entfernung zum nächsten Holzgewächs gemessen und dieses in die Kategorien *Baum*, *Strauch*, *Totholz* eingeordnet (Abb. 4). Es wurden außerdem je nach Kategorie weitere Parameter wie beispielsweise Art, Brusthöhendurchmesser (BHD = Stammdurchmesser in 1,3 m Höhe) oder geschätzter Durchmesser des Strauchvolumens aufgenommen. Bäume wurden ab einem BHD von 7 cm als Baum gewertet. Bei der Aufnahme von Totholz wurde zusätzlich zwischen „Ästen liegend“ und „Stämmen stehend“ oder „Stämmen liegend“ unterschieden. So erhält man pro Messpunkt jeweils vier Werte. Über die von 15 Messpunkten gemittelte Distanz wurde die absolute Dichte von Bäumen, Sträuchern und Totholz wie folgt berechnet.

Formel 1 PCQ-Methode: Berechnung der Absoluten Dichte

$$\text{Absolute Dichte} = \frac{\text{Fläche (m}^2\text{)}}{(\text{md})^2}$$

md=gemittelte Werte der Distanz der vier Messpunkte (m)

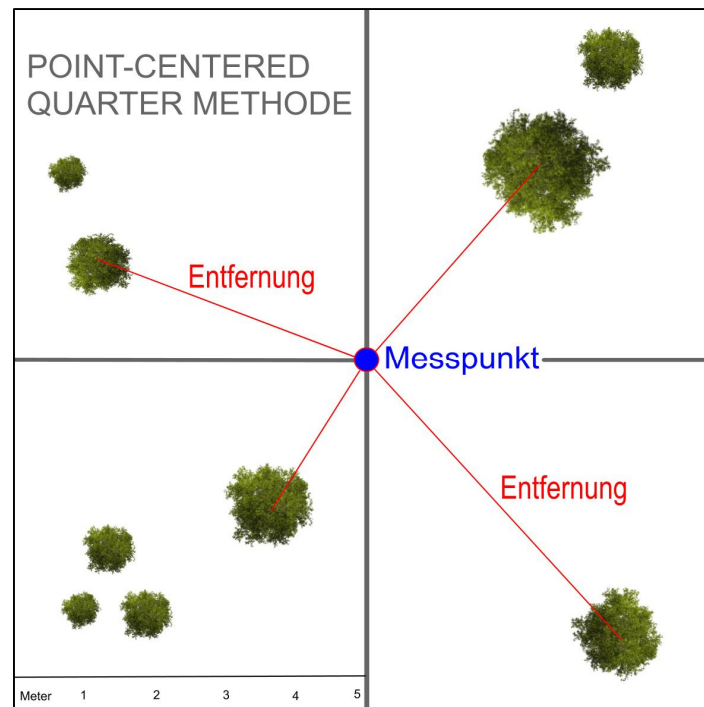


Abb. 4 Schema der PCQ-Methode zur Messung der Dichte von Holzgewächsen und Totholz.

Als Bezugsfläche wurden 100 m² gewählt. Die PCQ-Aufnahme fand aufgrund des geringen Hemerobiegrades nur am HIRSCHBERG statt, da an der PLANTAGE keine natürlichen Strukturen vorhanden waren.

2.4 Statistik und verwendete Programme

Einfache Berechnungen erfolgten mit dem Programm Excel (Microsoft Office 2013). Die statistische Auswertung wurde mit SPSS® Statistics, Version 25 von IBM® durchgeführt.

Die Normalverteilung (NV) wurde mit dem Kolmogorow-Smirnow-Test mit anschließender Signifikanzkorrektur nach Lilliefors geprüft (BORTZ & SCHUSTER, 2010).

Als Maß für den Grad des linearen Zusammenhangs zweier Merkmale wurde der Korrelationskoeffizient nach Pearson unter der Voraussetzung einer NV gewählt.

Aufgrund der Verletzung von Vorgaben für eine Varianzanalyse (ANOVA), wie z. B. keine NV, wurde zum Vergleich zweier Gruppen (Merkmale) der Kruskal-Wallis-Test als parameterfreier statistischer Test mit χ^2 -verteilter Testgröße durchgeführt. Als Post-hoc-Test wurde Dunn-Bonferroni eingesetzt. Teils wurden zur besseren Vergleichbarkeit die Zufallsvariablen z-transformiert, sodass die resultierende Zufallsvariable (Z) den Erwartungswert 0 und die Varianz 1 besitzt.

Für die Berechnung der Effektstärke beim Kruskal-Wallis-Test wurde der Korrelationskoeffizient r nach COHEN (1988) verwendet. Dazu wurde der z-Wert und die Stichprobengröße (n) wie folgt eingesetzt:

Formel 2 Kruskal-Wallis-Test: Berechnung der Effektstärke

$$r = \left| \frac{z}{\sqrt{n}} \right|$$

COHEN (1988) gibt für r die folgenden Intervalle an: 0,1 bis 0,3 ist ein kleiner Effekt, 0,3 bis 0,5 ein mittlerer und 0,5 und höher ein starker Effekt. Für den einfachen Vergleich zweier Stichproben wurde ein zweiseitiger t-Test angewendet. Lagen zwei unabhängige Stichproben mit ungleichen Standardabweichungen in beiden Grundgesamtheiten vor, so wurde der Welch-Test gewählt.

Der Plan, die Auswertungen über Ordinationsverfahren mit einer sog. Principal Component Analysis (PCA) durchzuführen, musste verworfen werden, da die vorliegenden Daten nominalskaliert und nicht normalverteilt sind. Die Auswertung der Zusammenhänge zwischen Standort und autökologischen Einordnungen der Arten erfolgte somit nach einem χ^2 -Test nach Pearson. Wenn die erwartete Häufigkeit innerhalb der Gruppen unter 5 lag, wurde auf den Exakten Test nach Fisher zurückgegriffen. Zur Überprüfung der Effektstärke wurde Cramérs V verwendet (BORTZ & DÖRING, 2007); es gelten die gleichen Intervalle bei der Interpretation wie bei der Effektstärke r .

Bei der Analyse der Absterberaten von Früchten der Bestäubungsversuche wurde die Überlebensfunktion nach Kaplan-Meier verwendet. Daran anschließend wurde der Log Rank Test (Mantel-Cox) durchgeführt, um zu ermitteln, ob zwischen den Bestäubungsvarianten ein signifikanter Unterschied vorliegt (Kap. 3.2.5, Bestäubungsversuche).

3 Morphologie und Reproduktionsbiologie der Elsbeere

3.1 Einleitung: Die Elsbeere als Untersuchungsorganismus

Die Elsbeere leistet als blühende und fruktifizierende Baumart einen wichtigen Beitrag zur Erhöhung der Biodiversität in Wäldern (BLASCHKE & BUßLER, 2011; MÜLLER-KROEHLING & KÖLLING, 2011). Mit vereinzelt Vorkommen geringer Populationsdichte gehört die Elsbeere in Deutschland zu den seltenen Wildobstarten. Dort, wo sie vorkommt, kann sie allerdings nicht nur zur Erhöhung der Baumarten- sondern vor allem zur Erhöhung der Tierartendiversität beitragen, da sie für viele Tiere eine potenzielle Nahrungs- und Lebensraumressource darstellt. Sie kann für Blütenbesucher (Insekten), Herbivore (Insekten und Säugetiere) und Frugivore (Insekten, Vögel und Säugetiere) als Nahrungsressource dienen.

Die zur Verfügung stehenden, jährlich wiederkehrenden Ressourcen der Elsbeere *Blätter*, *Blüten* und *Früchte* sollen in diesem Teil der Arbeit morphologisch beschrieben und quantifiziert werden. Die Qualität und Quantität dieser Ressourcen kann einerseits Hinweise auf die Vitalität des Baumes liefern und somit auch auf seine Reproduktionsfähigkeit. Andererseits spielt die Menge der Ressourcen auch wiederum eine wichtige Rolle, um den Nutzen dieser Ressourcen z. B. für Bestäuber und Samenverbreiter zu erfassen. Zudem werden in diesem Teil der Arbeit die Blütenbiologie und die Bestäubungsstrategien untersucht, um eine Grundlage für die folgenden Teile der Arbeit zu schaffen, die sich mit den Tieren befassen, die diese Ressourcen nutzen.

3.1.1 Die Reproduktionsbiologie der Elsbeere

Im Hinblick auf eine ökologische Wertsteigerung der Wälder durch blühende und fruchtende Bäume sowie auch für Züchtungs- und Erhaltungsmaßnahmen ist das Verständnis der Reproduktionsbiologie und der Faktoren, die diese beeinflussen, essentiell für Forschung und Forstwirtschaft. Dies gilt auch und in besonderem Maße für die Elsbeere, deren Bestäuber und Samenausbreiter bislang in keiner Studie gezielt untersucht wurden.

Die Elsbeere ist eine entomophile Baumart (LANG et al., 2009). Voraussetzungen für die Blütenbildung und generative Vermehrung sind Licht und Wärme. Sind diese beiden Faktoren ausreichend vorhanden, vermehrt sich die Elsbeere über Samenbildung (BAYERISCHE LANDESANSTALT FÜR WALD UND FORSTWIRTSCHAFT (LWF), 2011).

Der Fruchtansatz wird über Phytohormone gesteuert (GILLASPY et al., 1993). Daneben gilt vor allem das Source-Sink-Verhältnis als wichtigste Determinante für die Bildung des Fruchtansatzes. Um keimfähige Samen zu bilden, müssen Photoassimilate in den Blättern (den Quellorganen, die mehr Kohlenhydrate bilden, als sie verbrauchen = Source) produziert und in die reproduktiven Organe wie Blüten und Früchte (die Bedarfsorgane = Sink) transportiert werden. So haben u. a. auch KANG et al. (2010) eine Korrelation zwischen dem Fruchtansatz (nach dem Erscheinen der Blütenknospen) und dem Source-Sink-Verhältnis nachgewiesen. Dieses Verhältnis ändert sich durch Lichtintensität, Pflanzendichte, Blätterrückschnitt und die Genregulation der Pflanze (STEPHENSON, 1981). Auf diese Weise

sind Pflanzenentwicklung und -wachstum normalerweise durch die photosynthetischen Ressourcen (oder andere) begrenzt und somit „source-limited“ (BLANKE, 2009).

Die sexuelle Reproduktion einer entomophilen Baumart kann sowohl durch biotische als auch abiotische Faktoren beeinträchtigt werden. Der generative Reproduktionserfolg vieler Pflanzen hängt nicht nur von Bestäubern und der Samenverbreitung durch Tiere ab sondern auch von der verfügbaren Pollenmenge. Ein Mangel an Bestäubern oder Pollen gilt als limitierender Faktor für die Samenbildung (WILCOCK & NEILAND, 2002). Damit aber überhaupt eine Befruchtung möglich ist, muss der Pollen quantitativ und qualitativ den Ansprüchen der Mutterpflanze genügen. So kann z. B. selbstinkompatibler oder fremder Pollen nicht auf der Narbe auskeimen. Zudem kann die Menge an qualitativ passendem Pollen zu gering sein oder es tritt ein Bestäubermangel auf, bei welchem der Pollen zwar vorhanden ist, aber nicht zur Narbe transportiert wird. Diese Phänomene, die letztendlich den Fortpflanzungserfolg der Pflanze beeinflussen, werden unter dem Begriff Pollenlimitierung (*pollen limitation*) zusammengefasst (BURD, 1994). Darüber hinaus kann interspezifische Konkurrenz sowie insbesondere Herbivorie den Reproduktionserfolg beträchtlich mindern (BRUELHEIDE & LIEBERUM, 2001; SCHEIDEL & BRUELHEIDE, 2001). Doch die Elsbeere vermehrt sich nicht nur sexuell; sie hat zudem ein ausgeprägtes Vermögen, ihre Reproduktion über Wurzelsprosse zu sichern, zeigt jedoch nur eine geringe Fähigkeit zum Stockausschlag (PAGANOVÁ, 2007).

Mit ihren heute zerstreuten, teils isolierten Populationen geringer Dichte ist die Elsbeere zu einem seltenen Baum geworden. Aufgrund der Kombination dieser Seltenheit mit Entomophilie könnte angenommen werden, dass es dadurch vermehrt zu Inzuchtdepression kommt – entweder durch das Fehlen von Paarungspartnern, durch eine geringere Vitalität der Bäume oder durch eine unzureichende Anzahl von Bestäubern. Der dadurch zunehmende Homozygotiegrad würde zu einer vermehrten Ausprägung meist negativer, rezessiver Merkmale führen. Damit nähme dann die Fähigkeit des Baumes ab, sich auf wechselnde Umweltbedingungen einzustellen. HOEBEE et al. (2006) stellten fest, dass Elsbeeren mit abnehmender Populationsgröße und zunehmender Isoliertheit weniger Blüten trugen, weniger blühende Individuen vorkamen, sich weniger Samen pro Frucht entwickelten und dass weniger Pollen anderer Populationen vorhanden waren (paternaler Genfluss).

Allerdings gibt es auch das Phänomen der Inzuchterholung (*Purging*). Es tritt meist im Zusammenhang mit einem genetischen Flaschenhals auf, d. h. der deutlichen Reduktion der Individuen einer Art durch Inzuchtdepression und der damit einhergehenden genetischen Verarmung. Beim Purging erholt sich jedoch die Population durch starken Selektionsdruck und bildet wieder mehr Individuen.

HOEBEE et al. (2006) untersuchten 10 Elsbeer-Populationen in der Schweiz darauf, ob sich die Bäume generativ oder vegetativ über Wurzelsprosse vermehrt hatten und welche räumlichen genetischen Verwandtschaftsmuster auftraten. Die Ergebnisse zeigten einen hohen Anteil von Klonen in einem Radius von 15 bis 30 m rund um den Klonelternbaum. Bei der genetischen Analyse einer großen Elsbeerpopulation in Frankreich ermittelten ODDOU-MOURATORIO et al. (2004) einen Klonanteil von >4%. An der nördlichen Verbreitungsgrenze auf dänischen Inseln in der Ostsee hingegen konnten RASMUSSEN & KOLLMANN (2008) eine klonale Vermehrung

von 94-100% nachweisen. Zugleich dokumentierten sie eine hohe genetische Differenzierung zwischen den Populationen, stellten aber eine geringere genetische Vielfalt innerhalb der Ostsee-Populationen fest als im Verbreitungsschwerpunkt.

Diesen Ergebnissen stehen die Erkenntnisse von JANKOWSKA-WROBLEWSKA et al. (2016a) entgegen, nach denen peripher gelegene Populationen in Polen eine relativ hohe genetische Differenzierung und einen geringen Inzuchtkoeffizienten aufweisen. Der Prozentsatz der klonalen Vermehrung liegt in dieser Studie bei 58%. Auch HOEBEE et al. (2006) konnten in der Schweiz keinen Zusammenhang zwischen Populationsgröße und klonaler Vermehrung bzw. geringerer genetischer Diversität nachweisen.

Die oben genannten Arbeitsgruppen kommen zu dem übereinstimmenden Ergebnis, dass bei der Elsbeere die genetische Vielfalt des Genpools (Heterozygotie) nicht durch klonale Vermehrung und räumliche Isolation verringert wird. Vielmehr bewirkt ein gametophytisches Selbstinkompatibilitätssystem (GSI) in Verbindung mit Wurzelbrut, dass die genetische Vielfalt über lange Zeiträume aufrechterhalten wird. JANKOWSKA-WROBLEWSKA et al. (2016b) kamen zu dem Ergebnis, dass das GSI in fragmentierten Populationen offenbar wirksamer ist als in größeren, zentralen Beständen.

RASMUSSEN & KOLLMANN (2004b) haben ebenfalls an der nördlichen Verbreitungsgrenze anhand von unterschiedlichen Bestäubungsversuchen die Reproduktionsbiologie von Elsbeeren untersucht. Demnach ist *Apomixis* (ungeschlechtliche Samenbildung) bei Elsbeeren nicht möglich, während Selbstbestäubung größtenteils wahrscheinlich durch das GSI verhindert wird. Die gesamte Abszissionsrate der Früchte war mit 80% erheblich höher als bei anderen Baumarten. Im Gegensatz dazu wiesen HOEBEE et al. (2007) in der Schweiz jedoch Selbstbestäubungsraten von >50% nach. Als Ursache dafür sehen sie das Auseinanderreißen von früher verbreitet etablierten Populationsnetzwerken (Aufgabe der Niederwaldwirtschaft, etc.), was zu Änderungen von Genfluss und Paarungsmustern führte.

Diese Paarungsmuster werden sowohl durch zeitliche Faktoren (Phänologie, Blühdauer) als auch durch räumliche Faktoren (Verteilung und Entfernung von Pollenquellen) beeinflusst. Auch der Habitus des Mutterbaums mit seinen Blüten und Früchten (Blühintensität, Größe usw.) hat Auswirkungen auf die Ausbreitungs- und Paarungsmuster (ODDOU-MOURATORIO et al., 2006). Die Attraktivität, die Quantität und auch die Sichtbarkeit der Nahrungsressourcen *Pollen*, *Nektar* und *Früchte* für bestäubende und samenverbreitende Tiere sind entscheidende Faktoren, die zur Ausbreitung des genetischen Materials beitragen.

Auch ODDOU-MOURATORIO et al. (2006) kommen zu dem Schluss, dass isolierte Bäume Senken genetischer Diversität sind, da sie Pollen geringen verwandtschaftlichen Grades von größerer Entfernung sowie Pollen mit großer genetischer Vielfalt von vielen Väterbäumen erhalten. Dies bekräftigt die These, dass Tiere, die das Genmaterial über weite Strecken transportieren, für die genetische Vielfalt dieser seltenen und zerstreut vorkommenden Baumart von geradezu herausragender Bedeutung sind.

Allerdings wurden Untersuchungen zu diesen Tieren bei der gesamten Betrachtung bislang nicht durchgeführt. So ist bislang immer noch nicht dokumentiert, welche Bestäuber und

Samenverbreiter überhaupt bei der Elsbeere auftreten, welche Distanzen diese zurücklegen und welchen Einfluss sie auf den Erhalt bzw. die Diversifizierung einer Population haben.

3.1.2 Ziele und Fragestellungen

Die Bestäubungs- und Blütenökologie der Elsbeere nimmt im Hinblick auf Erhaltungsmaßnahmen und ihren noch vorhandenen Genpool eine Schlüsselrolle ein; die Populations- und Fortpflanzungsdynamik ist für das Verständnis dieser Vorgänge unerlässlich. Mit der vorliegenden Studie sollen Ökologie und Morphologie der Elsbeere beschrieben und ihre jährlich wiederkehrenden Ressourcen morphologisch und quantitativ untersucht werden. Dies geschieht erstmalig auch im Hinblick auf die Tierökologie und den Nutzen für Tiere. Dazu wurde u. a. das Fortpflanzungssystem der Elsbeere mit verschiedenen Bestäubungsvarianten untersucht, um zu ermitteln, welche Varianten zu höherer Vitalität und somit auch zu mehr Nahrungsressourcen für Tiere führen können.

Folgende Fragestellungen sollen im Laufe dieses Kapitels überprüft werden:

1. Ist die Vitalität der Bäume – gemessen in morphologischen Merkmalen und der Quantität von Blüten, Pollen und Samen – vom Standort und dem Konkurrenzdruck abhängig?
2. Unterdrückt das Fortpflanzungssystem der Elsbeere Selbstbestäubung und erreicht die höchsten Samen- und Fruchtbildungsraten durch Fremdbestäubung?

3.2 Material und Methoden

In den Jahren 2011-2013 wurden an Elsbeeren der oben beschriebenen beiden Standorte Versuche zum Bestäubungssystem durchgeführt sowie Untersuchungen zu ihrer Morphologie und zur Quantität und Qualität ihrer Ressourcen *Blüten* (Pollen, Nektar, Paarungsplätze), *Blätter* und *Früchte*. Die Ergebnisse sollen dazu beitragen, detailliertere Erkenntnisse über die Fauna zu gewinnen, die die Ressourcen der Elsbeere nutzt. Auch die Auswirkungen dieser Nutzungen auf die Elsbeere wurden thematisiert. Ergänzend zu den Aufnahmen an den Bäumen selber sowie der sie besuchenden Tiere wurden die Standorte floristisch und nach Art der Nutzung kartiert. Die Beschreibungen der Untersuchungsstandorte, der Methoden zur Vegetationskartierung sowie zu Wetter und Klima sind Kap. 2 zu entnehmen.

3.2.1 Morphologie der Untersuchungsbäume

Zur Erfassung der Baummorphologie wurde der Brusthöhendurchmesser (BHD) sowie die Baumhöhe mit einem Augenrohr nach CYR & OELKE (1976) in MÜHLENBERG (1993) gemessen, und es wurde notiert, ob es sich um Zwiesel handelt.



Abb. 5 Habitus von *S. torminalis*: a) Mächtige solitäre Elsbeere bei Michelbach, Niederösterreich, b) Fruchternte der Elsbeerbäume, Niederösterreich, c) gepropfte Elsbeere am Untersuchungsstandort PLANTAGE, d + f) größte Elsbeere im Siebengebirge am Untersuchungsstandort HIRSCHBERG, e) gepropfte Elsbeere im Herbstlaub, PLANTAGE, g) Elsbeere, die trotz hohen Alters einen sehr dünnem Stamm hat, HIRSCHBERG.

Zudem wurden die Bäume in die Stammklassen nach Kraft (1884) eingeteilt. Bei dieser Klassifizierung werden Gruppen mit ähnlicher Wuchsennergie gebildet, indem die soziale Stellung des Baumes mit dem Grad der Kronenbildung kombiniert wird:

1. Vorherrschende: mit ausnahmsweise kräftig entwickelten Kronen
2. Herrschende: mit verhältnismäßig gut entwickelten Kronen (Hauptbestand)
3. gering Mitherrschende: normal geformte Krone, eingeeengt
4. Beherrschte: verkümmert, fahnenförmig, zusammengedrückt
5. Unterständige: a = lebensfähig, b = absterbend oder tot

Bäume, die einen geringeren BHD als 7 cm hatten, werden forstwirtschaftlich nicht als Bäume sondern getrennt als Sträucher klassifiziert. Beim Standort PLANTAGE wurden 10 Untersuchungsbäume aufgenommen; ihr genauer Standort wurde mit einem Garmin GPS-Empfänger bestimmt. Die Ergebnisse, die aus der Einteilung in Stammklassen nach KRAFT (1884) gewonnen werden konnten, sind vorrangig am natürlichen Standort HIRSCHBERG relevant, da die Bäume dort unter interspezifischer Konkurrenz stocken und somit natürliche Wuchsbedingungen abgebildet wurden. Dort zeigte sich die Elsbeere bezüglich Wuchs und Vitalität in den unterschiedlichsten Ausprägungen. Hingegen waren die Untersuchungsbäume an der PLANTAGE niedrig gepfropft und in Reihen gepflanzt, um die Ernte zu erleichtern. Durch ihre Anpflanzung in Reihen mit Abstand von mindestens 2-3 m zur nächsten Baumkrone unterliegen sie nur wenigen Konkurrenzfaktoren durch Nachbarbäume.

3.2.2 Morphologie und Quantifizierung der Ressource *Blüten*

An beiden Standorten wurden folgende Blütenparameter aufgenommen: Anzahl der Blüten pro Trugdolde, Antheren pro Blüte, Stigmen pro Blüte sowie die Nektarmenge pro Blüte.

Zusätzlich erfolgte über die Zählung der Trugdolden eine Schätzung aller Blüten pro Baum, indem die errechneten Mittelwerte der Blüten je Trugdolde mit der Gesamtanzahl der Trugdolden je Baum multipliziert wurden; dies erfolgte getrennt nach Standorten. Am HIRSCHBERG konnten alle Bäume relativ gut eingesehen werden, sodass eine Abschätzung der Trugdolden/Baum möglich war. An der PLANTAGE wurden aufgrund der geringen Einsehbarkeit nur einige Trugdolden ausgezählt. Die anderen Bäume wurden nach Blühdichten (Tab. 2) eingeteilt mit den Klassen von 0 = keine Trugdolden bis 3 = extrem hohe Trugdoldendichte. Da die Bäume an der PLANTAGE alle zur selben Zeit gepflanzt wurden, ähneln sie sich in Größe und Ausdehnung, sodass eine Einteilung in Blühdichten auf alle Bäume angewendet werden konnte.

Tab. 2 PLANTAGE: Einteilung der *S. torminalis*-Bäume in Blühklassen anhand der Blühdichte; dort wurden alle Bäume zur selben Zeit in Reihen gepflanzt und wiesen somit ähnliche Kronenvolumina auf, weshalb diese Einteilung für alle Bäume dieses Standorts gewählt wurde

Blühklassen	Beschreibung Blühdichte	Geschätzte Anzahl Trugdolden pro Baum
0	keine Trugdolden, 0	0
1	vereinzelte bis mittelviele Trugdolden, 0-100	50
2	mittelhohe bis sehr hohe Trugdoldendichte, 101-1000	500
3	Extrem hohe Trugdoldendichte, 1001-2000	1.500

Die Zählung der Früchte je Trugdolde (HIRSCHBERG n=109, PLANTAGE n=100) erfolgte nach demselben Schema; zudem wurde die Anzahl der Samen pro Frucht (HIRSCHBERG n=122, PLANTAGE n=342) ausgezählt, nachdem die Früchte mit einem Messer geöffnet wurden.

Die Messung der Ressource *Nektar* erfolgte mit Einmal-Mikropipetten (1 µl) der Firma Hirschmann GmbH & Co. KG, Eberstadt. Dazu wurde mit der Pipette aus verschiedenen Winkeln der Nektar vollständig vom Blütenboden abgezogen. Im Nachgang wurde die Steighöhe des Nektars in der Kapillare in mm notiert und die Nektarmenge wie folgt berechnet.

Formel 3 Volumen-Berechnung der Nektarmenge

$$V = h * u = h \frac{V_K}{L_K}$$

V=Volumen (µl), h=Steighöhe (mm), u=Umrechnungsfaktor (=0,03125), V_K=Kapillarenvolumen (µl) und L_K=Kapillarenlänge (mm)

Diese Messungen erfolgten am Hirschberg an 92 Blüten und an der PLANTAGE an 274 Blüten jeweils unterschiedlicher Blühphasen aller Bäume mit erreichbaren Blüten. Die Blüten, an denen die Nektarmengen gemessen wurden, waren in durchsichtige Gaze (0,55 mm Maschenweite, Firma Heinrich Holtermann KG) eingetütet, um Blütenbesucher fernzuhalten.

3.2.3 Blühphänologie, Stigmarezektivität, Pollenkeimfähigkeit

Um die *Dauer der Blühphasen* zu ermitteln, wurde an markierten Blüten täglich deren Blühphase erfasst. Die Blühphasen wurden wie folgt eingeteilt: Knospe (KN), Blühbeginn (BB), Vollblüte Stamina geschlossen (VB-SG), Vollblüte Pollenpräsentation (VB-PP), Vollblüte bis Blühende (VB-BE), Blühende (BE). Bei der Messung der Stigmarezektivität und der Messung der Nektarmenge werden üblicherweise auch jeweils diese Blühphasen angegeben, um eine mögliche Anlockung bestimmter Bestäubergruppen im Hinblick auf die Blütenbiologie zu dokumentieren.

Die *Stigmarezektivitätsmessung* wurde durchgeführt um zu dokumentieren, in welcher Blühphase die weibliche Phase der Blüten stattfindet. Angewendet wurde die Methode von DAFNI (1992). Dazu wurde das Stigma abgetrennt und mit einer Pinzette in Wasserstoffperoxid gehalten (H₂O₂, 3 Gewichts%). Anhand der Blasenentwicklung direkt an der Narbe können Rückschlüsse auf die enzymatische Aktivität bzw. die Rezeptivität des Stigmas gezogen werden: Je stärker die Blasenentwicklung, desto empfänglicher ist das Stigma für Pollen. Ein rezeptives Stigma ist nämlich durch eine hohe enzymatische Aktivität charakterisiert; das Vorhandensein von mehreren Enzymen wird durch die jeweilige Blühphase bedingt. Die Blasenentwicklung wurde je nach Stärke der Reaktion in Klassen eingeteilt:

- 1 = keine Reaktion
- 2 = keine eindeutige Reaktion
- 3 = sehr schwache Bläschen
- 4 = gut sichtbare Bläschen
- 5 = starke Reaktion

Jede Messung der Blasenentwicklung wurde fotografisch mit einer Makroaufnahme dokumentiert und der jeweiligen Blühphase zugeordnet. Anschließend wurden die Bilder der Reaktionen miteinander verglichen.

Die *Pollenkeimfähigkeit* wurde verändert nach DAFNI (1992) bestimmt. Dazu wurden die frischen Pollenproben in eine Nährlösung gegeben, die aus destilliertem Wasser mit einem Massenanteil der Mischungskomponente von 17% Saccharose und 0,01% Bor in Form von Borsäure bestand. Der Pollen stammte von 15 frisch entnommenen, geöffneten Antheren in gleichen Anteilen aller blühenden Untersuchungsbäume, die sich in der Pollenpräsentationsphase befanden. Die Lösung wurde dann 4 Stunden bei 25° C inkubiert und im Anschluss auf Agarböden gestrichen. Zunächst wurden die Proben 20 Stunden lang zuerst bei 25° C und dann bei 3° C im Kühlschrank gelagert, um Pilzbefall zu vermeiden. Die Pollen wurden mit Fuchsin-Lösung angefärbt, und die anschließende Auswertung erfolgte unter dem Lichtmikroskop bei 1000-facher Vergrößerung. Zum Auszählen der Pollenschläuche wurde ein Rasterokular verwendet.

3.2.4 Keimversuche mit Samen der Elsbeere

Im Herbst 2013 wurden 650 Samen in gleichen Anteilen aller fruchttragenden Untersuchungsbäume einzeln in ein Sand-Torf-Gemisch (1:1) in Anzuchtpaletten ausgesät. Die Vorgaben für die erfolgreiche Stratifikation und Keimung wurden GORDON & ROWE (1982) entnommen. Die Vorbehandlung des Saatguts erfolgte nach WALKENHORST (1984).

Dazu wurden die geernteten Früchte 3 Wochen bei Raumtemperatur gelagert, anschließend die Samen ausgewaschen, gereinigt und 3 Tage getrocknet. In der zweiten Novemberhälfte 2013 wurden 650 Samen in die vorbereiteten Anzuchtpaletten mit einem Sand-Torf-Gemisch (1:1) gesät. Zur Stratifikation der Samen standen die Paletten bis Anfang Februar überdacht, aber mit feucht gehaltenem Substrat im Freiland. Aufgrund der ungewöhnlich warmen Temperaturen von > 10° C tagsüber wurden sie dann bis Anfang März nochmals bei ca. 5° C im Kühlschrank aufbewahrt. Am 04.03.2014 wurden die Anzuchtpaletten dann zum Auskeimen der Pflanzen ins Gewächshaus gebracht und anschließend die Zahl der ausgekeimten Setzlinge gezählt.

3.2.5 Bestäubungsversuche: Geitonogamie, Xenogamie, Apomixis und Zoophilie

Zur weiteren Erforschung der Fortpflanzungsbiologie der Elsbeere wurden an beiden Standorten Bestäubungsversuche durchgeführt. Die Methodik orientierte sich an RASMUSSEN & KOLLMANN (2004b), die vergleichbare Versuche an der nördlichen Verbreitungsgrenze der Elsbeere durchgeführt haben.

Insgesamt wurden 6 Bestäubungsvarianten getestet. Bei 4 Varianten wurden bei beginnender Blühphase die Blüten markiert und gezählt:

- Kontrolle (*Control*): Für die natürliche Bestäubung wurden Blütenstände markiert und den Blütenbesuchern freier Zugang gewährt.

- Präparierte Blüten (*Prep*): Dazu wurden alle Blüten bis auf eine von der Trugdolde entfernt. Damit sollte ermittelt werden, ob der Baum mehr in diese Blüte investiert und/oder ob damit eine höhere Anziehungskraft auf Bestäuber ausgeübt wird.
- Autogamie (*Auto*): Eine Variante ähnlich wie *Prep*, bei der die Blüte allerdings in einen Gazebeutel eingehüllt wurde (Bagging), um potenzielle Bestäuber auszuschließen. Damit wurde auf spontane Selbstbestäubung und/oder Apomixis getestet.
- Apomixis (*Apo*): Entfernung der Stamina im Knospenstadium, inklusive Bagging.
- Geitonogamie (*Self*): Um den Bestäubungserfolg bei Nachbarbestäubung zu ermitteln, wurden die bereits vor der Blüte eingetüteten Blütenstände während des gesamten Blühzeitraumes alle 1-2 Tage mit Pollen desselben Baumes von Hand bestäubt und im Anschluss wieder eingetütet.
- Xenogamie (*Distant*): Dieselbe Prozedur wie bei *Self* – jedoch mit Blüten eines anderen Baumes, um den Bestäubungserfolg bei Fremdbestäubung zu testen. Bei der Samenplantage wurde explizit darauf geachtet, einen Baum einer anderen geografischen Herkunft zu verwenden, um eine möglichst hohe genetische Diversität zwischen Vater- und Mutterbaum zu erzielen.

Auf der PLANTAGE wurden in den Jahren 2011 und 2012 alle 6 Untersuchungsbäume mit allen Varianten getestet, am HIRSCHBERG hingegen konnten nur jeweils 2 Bäume getestet werden, da ansonsten keine Blüten zu erreichen waren.

Die Gazebeutel sollten Bestäuber ausschließen sowie den Einflug von Pollen verhindern. Dazu wurde die pollendichte Gaze PollTex® der Firma van Heek textiles verwendet.

Im Anschluss daran wurde während der Vegetationsperiode, in definierten zeitlichen Abständen bis zur Fruchtreife, die Anzahl der Fruchtansätze ermittelt (Anhang 8 und 9). Zudem wurde das Frisch- und Trockengewicht der Früchte gemessen, die Samen pro Frucht gezählt und das Samengewicht bestimmt. Zur Ermittlung des Frischgewichts war das Entfernen und Trennen des frischen Fruchtfleischs von den Samen nurbeutelweise möglich, da die Mengen sonst zu gering gewesen wären, um sie zu trocknen und zurück zu wiegen. Die Samen wurden entnommen und mit einer Feinwaage separat gewogen. Das Fruchtfleisch der Früchte jedes Beutels wurde in ein Aluminiumschälchen gegeben, dieses mit der Nummer des Gazebeutels beschriftet und die Samen mit *Aqua dest.* in das Schälchen ab gespült, um anhaftende Fruchtfleischreste zu entfernen. Anschließend wurden die Schälchen 48 h bei 50° C im Trockenschrank getrocknet und zurück gewogen.

Diese Versuche wurden an beiden Standorten durchgeführt, waren jedoch abhängig vom Wetter und von der Blütendichte. So konnte in den Jahren 2011 und 2012 der Bestäubungsversuch nur an der PLANTAGE durchgeführt werden. In 2013 gab es dann ausreichend Blüten am HIRSCHBERG, sodass der Versuch auch dort begonnen werden konnte. Da die Witterung jedoch feucht und kühl war, waren die Früchte bereits im Juni angefault, wodurch der Versuch abgebrochen werden musste.

Die Auswertung des Fruchtansatzes erfolgte mit der Überlebensfunktion nach Kaplan-Meier – dem sog. Kaplan-Meier-Schätzer (KAPLAN & MEIER, 1958). Hierbei handelt es sich um ein nichtparametrisches Statistik-Verfahren, mit dem man die Wahrscheinlichkeit abschätzen kann, mit der ein Ereignis innerhalb eines Analysezeitraumes ausbleibt – also nicht eintritt. Man unterscheidet bei diesem Verfahren, angewandt auf die Elsbeere, zwischen natürlicher Abortion, die sich durch Abszission der Frucht äußert und Abortion durch exogene Faktoren, wie z. B. Herbivorie oder Verfaulen durch zu hohe Feuchtigkeit. Früchte, die nicht durch natürliche Abszission abfallen, bezeichnet man „rechtszensiert“. Das bedeutet also entweder, dass die Frucht bis zum Ende des Untersuchungszeitpunktes überlebt hat oder durch andere Faktoren abgestorben ist. Die Daten ergeben nach dieser Methode je nach Bestäubungsvariante unterschiedliche Überlebenskurven. Ob zwischen diesen Varianten ein Unterschied vorliegt, wird mit dem Log Rank Test (Mantel-Cox) geprüft.

Um einzuordnen ob es bei den unterschiedlichen Bestäubungsvarianten zu Inzuchtdepression (einer Reduzierung der Fitness durch vermehrte Homozygotie) kommt, wurde folgende Kalkulation verwendet, die den Grad der Inzuchtdepression nach VAN TREUREN et al. (1993) berechnet. Dieser Wert wird prozentual ausgedrückt, indem man die relativen Überlebensraten (ohne rechtszensierte Früchte) von 1 abzieht. Dieser Grad der Inzuchtdepression wird bei den Varianten *Self* und *Control* mit dem der Variante *Distant* verglichen, da diese Variante theoretisch den geringsten Grad an Inzuchtdepression aufweist.

3.3 Ergebnisse

3.3.1 Vegetation der Standorte

VEGETATIONSAUFNAHMEN AM HIRSCHBERG

Die Untersuchungsfläche am Hirschberg war pflanzensoziologisch der Assoziation *Galio sylvatici-Carpinetum betuli* (OBERDORFER, 2001) (Elsbeeren-Eichen-Hainbuchen-Wald) im Verband *Carpinion betuli* (Eichen-Hainbuchen-Wälder) innerhalb der Ordnung *Fagetalia sylvaticae* (Frische Sommerwälder) und der Klasse *Querco-Fagetea* (Sommergrüne Wälder und Gebüsche) zuzuordnen. Die vollständigen Ergebnisse der Kartierung sind dem Anhang 1 zu entnehmen.

Der südlich exponierte Hang wies eine artenreiche Vegetation auf, die durch einige Arten mit hohen Temperaturzahlen nach ELLENBERG (1992) wie z. B. Mispel (*Mespilus germanica*), dem Frühblühenden Habichtskraut (*Hieracium glaucinum*) und auch der Elsbeere (*Sorbus torminalis*) gekennzeichnet war. Da jedoch benachbarte beschattete Arten mit niedrigeren T-Zahlen den Durchschnitt senkten, lag die durchschnittliche Temperaturzahl aller Arten der Krautschicht nur bei 5,4, was *Mäßigwärme- bis Wärmezeiger* bedeutet. So zeigte auch der Durchschnitt der Krautschicht mit der Lichtzahl 4,6 Schatten- bis Halbschattenpflanzen an (alle Zeigerwerte nach ELLENBERG, 1992), (Tab. 3).

Seltene Arten an diesem Standort waren die Elsbeere und die Mispel. Letztere kam hier im Unterholz mit 2 Gebüschen vor und fruktifizierte sogar. Als weitere Besonderheit trat an xerothermen Stellen am Hang die Wald-Bergminze (*Calamintha menthifolia*) auf, die im

Siebengebirge auch ihre nördliche Verbreitungsgrenze aufweist (BUNDESAMT FÜR NATUR, 2017) und in der Roten Liste in NRW als extrem selten ausgewiesen ist.

Eine vorliegende floristische Beschreibung des Hirschbergs aus den Jahren 1938, 1945 und 1946 (KÜMMEL & HAHNE, 1954) diente als Grundlage für den folgenden Überblick, wie sich die Vegetation in den letzten Jahrzehnten verändert hat. Die Aufnahmen fanden damals im April, Ende August und im Oktober statt. Da die Beschreibung der Örtlichkeiten nicht immer eindeutig ist, wurden bei der Auswertung der Kartierung nur Pflanzenarten verwendet, die geografisch dem Hirschberg zugeordnet werden konnten.

So wurden damals insgesamt 52 Arten inkl. der Elsbeere kartiert, 5 Arten mehr als 2011-2013. Nur knapp 60% (28 Arten) des Arteninventars sind identisch geblieben. Auffällig war zudem die Bemerkung „Der Berg selbst ist (...) stark durch Touristenverkehr überlaufen“ (KÜMMEL & HAHNE, 1954). Diesen Umstand konnte man bei den Aufnahmen 2011-2013 nicht mehr beobachten. Bei den durchschnittlichen Zeigerzahlen der Krautschicht fiel auf, dass vor allem bei den Reaktions- und Stickstoffzahlen nach ELLENBERG (1992) Unterschiede auftraten: So ist die Reaktionszahl um 0,4 auf 5,6 abgesunken (Mäßigsäure- bis Schwachsäure-/Schwachbasenzeiger). Die Stickstoffzahl zeigte einen Zuwachs um 0,5 auf 5,7, was auf gestiegene Stickstoff-Einträge hindeutete.

Tab. 3 Mittelwerte (*M*) der Zeigerwerte nach ELLENBERG (1992) der floristischen Standortkartierung in den Jahren 2011-2013 an den Standorten HIRSCHBERG = HB und PLANTAGE = P, getrennt nach Baum-, Strauch- und Krautschicht.

Zeigerwerte nach Ellenberg		LZ	TZ	KZ	FZ	RZ	SZ
HB	<i>M</i> Baumschicht	4,4	5,6	3,4	4,8	7,0	5,4
	<i>M</i> Strauchsicht	5,4	5,9	3,8	4,5	6,8	5,0
	<i>M</i> Krautschicht	4,6	5,4	3,4	5,0	5,6	5,7
P	<i>M</i> Krautschicht	6,9	5,4	3,4	5,1	6,9	6,0

LZ = Lichtzahl, TZ = Temperaturzahl, KZ = Kontinentalitätszahl, FZ = Feuchtezahl, RZ = Reaktionszahl und SZ = Stickstoffzahl

VEGETATIONSAUFNAHMEN AN DER PLANTAGE

Die Grünlandflächen zwischen den Baumreihen sind pflanzensoziologisch der Ordnung *Arrhenatheretalia elatioris* W. Koch 1926 (Fettwiesen, Fettweiden) zuzuordnen. Die Zuordnung zu einer Assoziation war für die gesamte Fläche nicht eindeutig möglich, da es viele kleinräumige Unterschiede durch Beschattung oder Wildschäden u. Ä. gibt. Der größte Flächenanteil ist allerdings dem *Arrhenatheretum elatioris* Braun 1915 zuzuordnen. Die typischen Obergräser waren hier vor allem durch Gewöhnliches Knäuelgras (*Dactylus glomerata*) und Glatthafer (*Arrhenatherum elatius*) vertreten sowie – als Zeiger für weniger intensive Bewirtschaftung – Wolliges Honiggras (*Holcus lanatus*) (DIERSCHKE, 1997).

Arten, die auch während der Elsbeerblüte blühten und zusätzlich Zeiger für eine weniger intensive Bewirtschaftung sind, fanden sich in der Mittelschicht des Bestandes mit Gemeiner Schafgarbe (*Achillea millefolium*), Wiesen-Margerite (*Leucanthemum vulgare* agg.), Scharfem

Hahnenfuß (*Ranunculus acris*), Wiesen-Klee (*Trifolium pratense*) und auch Gamander-Ehrenpreis (*Veronica chamaedrys*). Eine weitere Charakterart der Klasse Molinio-Arrhenatheretea, die mit relativ hohem Deckungsgrad (2b) auftrat, war Spitzwegerich (*Plantago lanceolata*). Als Wechselfeuchtezeiger auf den pseudovergleyten Böden trat die Kuckucks-Lichtnelke (*Lychnis flos-cuculi*) als weitere Blütenpflanze auf. Die höchste Stickstoffzahl nach ELLENBERG (1992) wies der Wiesen-Kerbel (*Anthriscus sylvestris*) auf. Die durchschnittlichen Stickstoffzahlen des kartierten Pflanzenvorkommens ergaben einen für eine Glatthaferwiese eher niedrigen Wert von 6. Eine Besonderheit in den Jahren 2011 und 2012 war ein benachbartes, ebenfalls zur Zeit der Elsbeerblüte blühendes Feld mit Raps (*Brassica napus*).

Im Nordwesten der PLANTAGE grenzt der Kottenforst an, der im Biotopkataster (LANDESAMT FÜR NATUR, 2017) in diesem Bereich als großflächiger, strukturreicher Laubmischwaldkomplex mit Eichen-, Buchen und Kiefernmischwäldern beschrieben wird. Des Weiteren wird der direkt an die Samenplantage angrenzende Südrand des Waldes als alter Eichenbestand beschrieben, der zudem noch zahlreiche wärmeliebende Arten enthält. Am Waldrand blühte zudem kurz vor der Elsbeerblüte z. B. auch der Zweigrifflige Weißdorn (*Crataegus laevigata*), das Gewöhnliche Pfaffenhütchen (*Euonymus europaeus*) und die Vogelkirsche (*Prunus avium*).

3.3.2 Die Dichte von Holzgewächsen und Totholz (Point-Centered-Quarter-Methode)

Bei den Aufnahmen am HIRSCHBERG wurden 60 Bäume aus 8 Arten erfasst (Abb. 6), mit einer durchschnittlichen Höhe von 12,2 m (\pm SD 7,85) und einem BHD von 21,8 cm (\pm SD 11,39). Der Mittelwert der Entfernungen eines Baums betrug 4,5 m (\pm SD 2,58). Alle drei Variablen folgen nicht der Normalverteilung (Kolmogorov-Smirnov-Test, $\alpha = 0,05$, Signifikanzkorrektur nach Lilliefors). Die absolute Dichte betrug 4,87 Bäume auf 100 m².

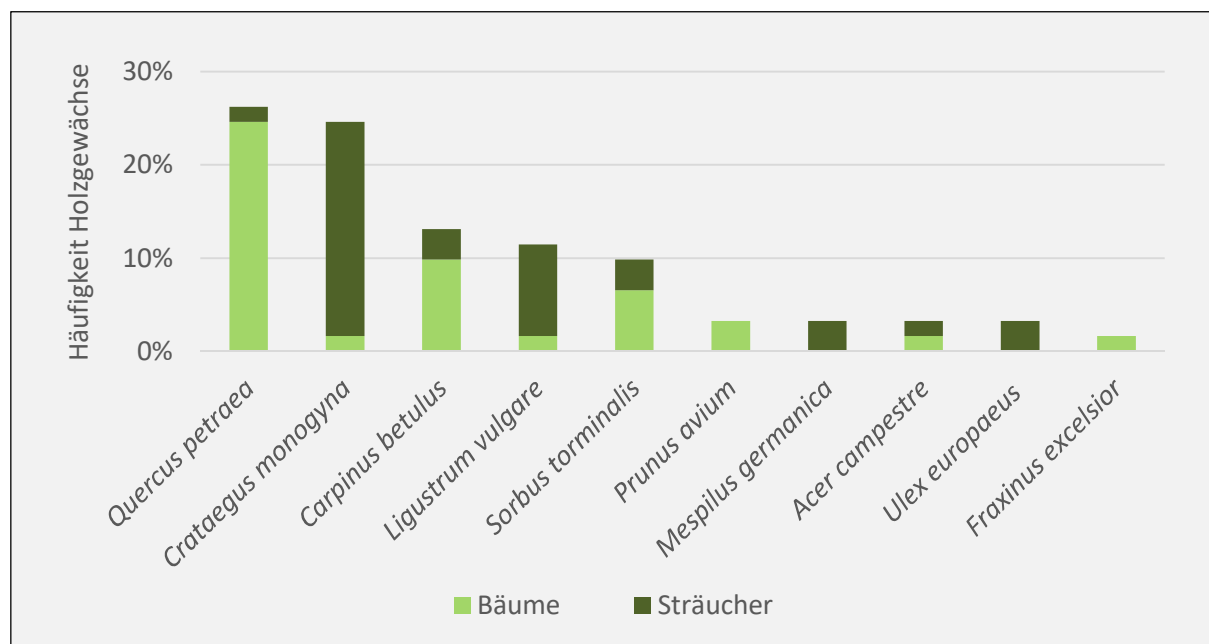


Abb. 6 Häufigkeiten (%) der verschiedenen Baumarten und Straucharten (n = 60 Holzgewächse: 31 Bäume, 29 Büsche), n = 15 Messungen auf 500 m² am Untersuchungsstandort HIRSCHBERG.

Bei einer weiteren Aufnahme wurden Sträucher mit einbezogen. Die absolute Dichte stieg dadurch auf 12,9 Holzgewächse auf 100 m² mit einer mittleren Entfernung vom Messpunkt von 2,8 m (\pm SD 1,5); auch diese Resultate folgten keiner Normalverteilung (Kolmogorov-Smirnov-Test, $\alpha = 0,05$, Signifikanzkorrektur nach Lilliefors). Die Artenzahl belief sich mit *Ligustrum vulgare*, *Mespilus germanica* und *Ulex europaeus* (Kulturrelikt) auf insgesamt 10. *Fagus sylvatica* fehlte bei dieser Aufnahme. Von insgesamt 60 Holzgewächsen wurden 31 als Bäume, die übrigen als Büsche klassifiziert.

Bei der Aufnahme von Totholz wurde eine sehr hohe Dichte mit einer durchschnittlichen Entfernung von 2,5 m (\pm SD 2,33) vom Messpunkt festgestellt. Allerdings waren 58 von 60 Totholzstrukturen liegende Stämme oder Äste, es wurden lediglich zwei aufrecht stehende Stämme erfasst. Insgesamt machte das Totholz bei den 15 Messungen ein Gesamtvolumen von 8,1 m³ aus. Bei der Hochrechnung auf 100 m² entspräche dies der Menge von 2,6 m³ (absolute Dichte multipliziert mit dem Mittelwert des Volumens einer Totholzstruktur). Keine der Variablen (Entfernung zur nächsten Totholzstruktur, Durchmesser, Länge, Volumen der Totholzstruktur) folgte einer Normalverteilung (Kolmogorov-Smirnov-Test $\alpha = 0,05$, Signifikanzkorrektur nach Lilliefors).

3.3.3 Ressourcenquantifizierung und Reproduktionsbiologie

MORPHOLOGISCHE CHARAKTERISTIKA DER UNTERSUCHUNGSBÄUME

Am HIRSCHBERG wurden einige große vitale Bäume vorgefunden, die zumindest in 2 von 3 Untersuchungsjahren Blüten trugen und fruktifizierten. Ausserdem stockten dort auch sehr kleine, aber – nach der Borkenstruktur zu urteilen – sehr alte Bäume. Sie standen beschattet im Unterholz und waren eher Bäume dritter Ordnung. Insgesamt wurden am HIRSCHBERG 17 Elsbeeren aufgenommen, die als Bäume gelten, weil ihr BHD >7 cm lag. Weitere 17 Elsbeeren mit einem BHD <7 cm wurden als *Sträucher* kartiert, obwohl viele augenscheinlich schon sehr alt waren. Die höchste Elsbeere maß 20 m; mit dem BHD von 42 cm war sie die einzige an diesem Standort, die im Bestand als Baum 1. Ordnung nach KRAFT (1884) rangierte (Tab. 4).

Tab. 4 Übersicht über morphologische und räumliche Parameter von *S. torminalis* an beiden Standorten

Parameter	PLANTAGE	HIRSCHBERG
Größe Untersuchungsgebiet (ha)	0,4	0,5
Baumdicke Bäume ha ⁻¹ , inkl. < 7 cm BHD	48,8	66,7
Bäume > 7 cm BHD	117	17
Bäume < 7 cm BHD	-	17
Messungen an Bäumen > 7 cm BHD mit Mittelwert und Standardabweichung		
Höhe (m)	7,6 \pm 1,1	10,1 \pm 4,6
Brusthöhendurchmesser (cm)	21,2 \pm 3,1	13,1 \pm 8,1
Stammklassen nach (KRAFT, 1884)	1,4 \pm 0,5	3,1 \pm 0,9

Auf der Samenplantage standen die Bäume gepflanz in Reihen. So begann die Krone dieser Bäume schon auf ca. 1 - 1,5 m Höhe. Da alle Bäume Anfang der 1990er Jahre gesetzt wurden, haben sie eine ähnliche Kronenausdehnung und Höhe, die zwischen ca. 6 und 12 m maß.

MORPHOLOGIE DER BLÜTE

Die Blüte ist eine typische offene Rosaceenblüte mit ungefähr 1,5 cm Durchmesser der Corolla. Der Blütenkelch ist mit ca. 1 - 2 mm sehr kurz und zeigt innen goldgelbe Saftmale. Für den Standort HIRSCHBERG wurden im Mittel $17,9 \pm 1,84$ Staubblätter und $1,9 \pm 0,41$ ($M \pm SD$, $n = 47$) Stigmen pro Blüte gezählt. Auf der PLANTAGE hingegen wurden $19,7 \pm 1,21$ Antheren und $2,1 \pm 0,26$ ($M \pm SD$, $n = 100$) Stigmen pro Blüte nachgewiesen (Abb. 7).

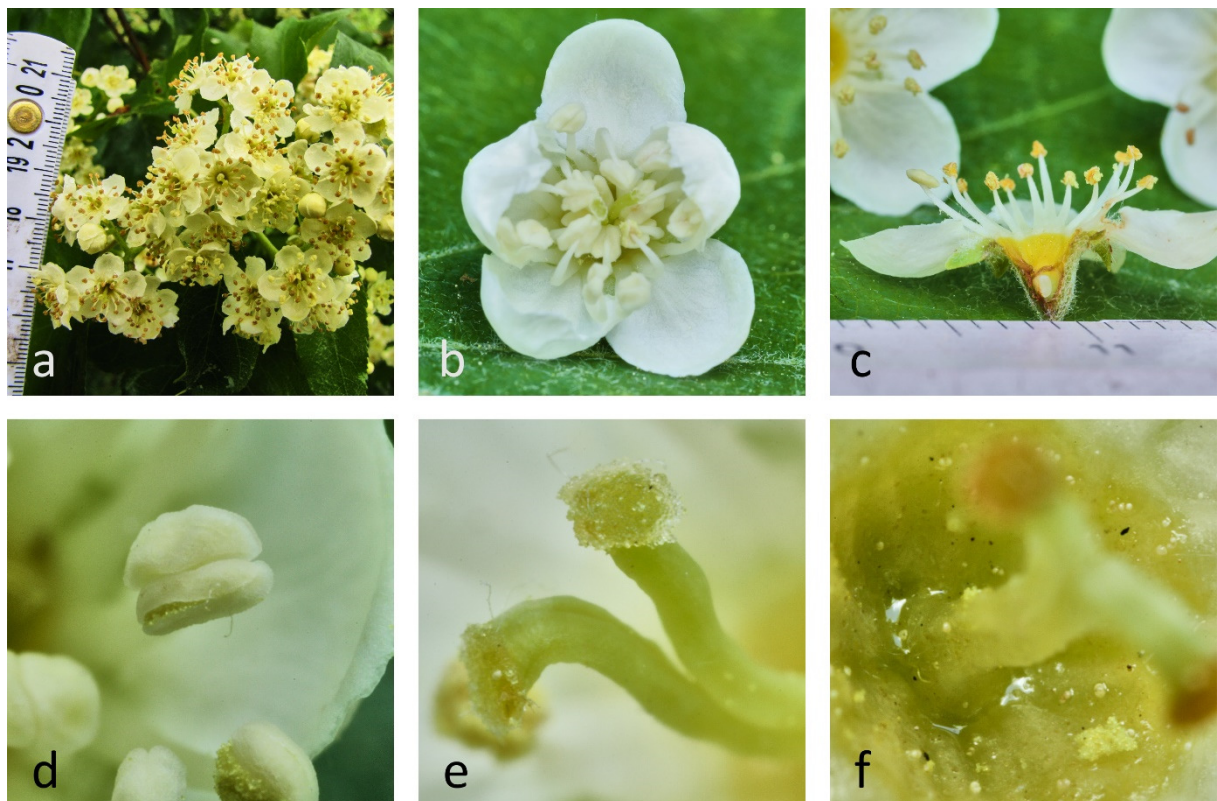


Abb. 7 Blüte von *S. torminalis*: a) Blütenstand, b) Vollblüte, Antheren geschlossen, c) Querschnitt Blüte mit geöffneten Antheren, d) Antheren öffnen sich, e) Styli, f) Nektar am Blütengrund.

Beim Vergleich der Standorte bezüglich ihrer Blütenmorphologie ließen sich hoch signifikante Unterschiede bei der Anzahl der Styli pro Blüte (T-Test; $t = 2,809$, $p = 0,006$, $\alpha = 0,05$) und höchst signifikante Unterschiede bei den Antheren pro Blüte feststellen (T-Test mit Welch-Korrektur; $t = 5,964$, $p \leq 0,001$, $\alpha = 0,05$, 2-seitig).

Auch zwischen den Jahren gab es an der PLANTAGE hoch signifikante Unterschiede bei der Anzahl der Antheren pro Blüte (T-Test; $t = 2,742$, $p = 0,007$; $\alpha = 0,05$, 2-seitig). Bei der Anzahl der Styli pro Blüte waren die Unterschiede sehr gering und auch nicht signifikant (T = Test; $t = 0,388$, $p = 0,699$, $\alpha = 0,05$, 2-seitig) (Tab. 5).

Am HIRSCHBERG stellten sich die Unterschiede in der Blütenmorphologie zwischen den Jahren 2011 und 2013 wie folgt dar: Weder zwischen der Anzahl der Antheren pro Blüte (T-Test; $t =$

0,907, $p = 0,369$; $\alpha = 0,05$, 2-seitig) noch der Menge an Styli (T-Test; $t = 0,453$, $p = 0,653$; $\alpha = 0,05$, 2-seitig) lagen signifikante Unterschiede zwischen 2011 und 2013 vor.

Tab. 5 Mittelwert M und Standardabweichung SD von Antheren- und Styli-Anzahl je Blüte von *S. torminalis*, getrennt nach Jahren und Standorten

M\pmSD / n	HIRSCHBERG 2011	PLANTAGE 2011	PLANTAGE 2012	HIRSCHBERG 2013
<i>M\pmSD</i> Antheren/Blüte	18,3 \pm 1,7	19,4 \pm 1,1	20,0 \pm 1,3	17,7 \pm 1,9
<i>M\pmSD</i> Styli/Blüte	1,9 \pm 0,5	2,1 \pm 0,3	2,1 \pm 0,2	1,9 \pm 0,4
n	17	50	50	30

RESSOURCENQUANTIFIZIERUNG: BLÜTEN (POLLEN UND NEKTAR) UND FRÜCHTE

Zur *Quantifizierung der Blüten/Trugdolde* (Tab. 6) und des Blütenangebots (Tab. 7) wurden Trugdolden an den Bäumen gezählt und je nach Standort und Jahr ausgewertet, wobei die Anzahl der Blüten pro Trugdolde sich zwischen den beiden Standorten höchst signifikant unterschied (T-Test: $t = 6,559$, $p \leq 0,001$, $\alpha = 0,05$).

Tab. 6 Mittlere Anzahl Blüten je Trugdolde von *S. torminalis* mit Standardabweichung ($M \pm SD$)

Standort	Jahr	n	<i>M</i> \pm <i>SD</i>
HIRSCHBERG	2011	42	24,26 \pm 9,8
PLANTAGE	2011	50	34,30 \pm 10,4
PLANTAGE	2012	50	41,74 \pm 11,8
HIRSCHBERG	2013	43	30,42 \pm 9,6
HIRSCHBERG, GESAMT	2011+2013	85	27,40 \pm 10,1
PLANTAGE, GESAMT	2011+2012	100	38,00 \pm 11,7

Zwischen den Jahren ließen sich ebenfalls Unterschiede feststellen. So war bei der PLANTAGE ein hoch signifikanter Unterschied zwischen den Jahren 2011 und 2012 erkennbar (T-Test: $t = 3,021$ $p = 0,001$, $\alpha = 0,05$). Auch am HIRSCHBERG gab es zwischen den Jahren 2011 und 2013 hoch signifikante Unterschiede bei der Blütenanzahl pro Trugdolde (T-Test: $t = 2,926$, $p = 0,004$, $\alpha = 0,05$).

Tab. 7 Geschätzte Trugdolden- und Blütenanzahl von *S. torminalis* je Untersuchungsstandort und -jahr

Standort	Jahr	Anzahl Trugdolden	Geschätzte Blütenzahl
HIRSCHBERG	2011	2.713	74.336
PLANTAGE	2011	100.855	3.832.490
HIRSCHBERG	2012	8	219
PLANTAGE	2012	6.573	249.774
HIRSCHBERG	2013	3.121	85.515

Ein Großteil der Bäume am HIRSCHBERG blieb blütenlos, was entweder am Alter oder am Beschattungsgrad lag. Zur Abschätzung der Gesamtzahl der Blüten wurde – getrennt nach Standorten – der Mittelwert über beide Jahre mit der gezählten und/oder geschätzten Anzahl Trugdolden multipliziert. So gab es im Jahr 2011 an der PLANTAGE die höchste Ressourcendichte mit knapp 4 Mio. geschätzten Blüten. Am HIRSCHBERG hingegen wurden dort in diesem Jahr nur knapp 75.000 Blüten ermittelt. An der PLANTAGE war im Folgejahr jedoch nur gut 1/16 der Vorjahres-Blütenmenge vorhanden (Tab. 7).

Zur Fruchtreife wurden an beiden Standorten erneut die Früchte je Trugdolde ausgezählt. Am HIRSCHBERG betrug ihre durchschnittliche Anzahl $3,78 \pm 4,5$ ($n = 109$) und an der PLANTAGE $12,78 \pm 8,47$ ($n = 100$). So beliefen sich die natürlichen Überlebensraten von der Blüte bis zur Fruchtreife am HIRSCHBERG auf knapp 14% und an der PLANTAGE auf knapp 34% (vgl. Kap. 3.2.5 Bestäubungsversuche).

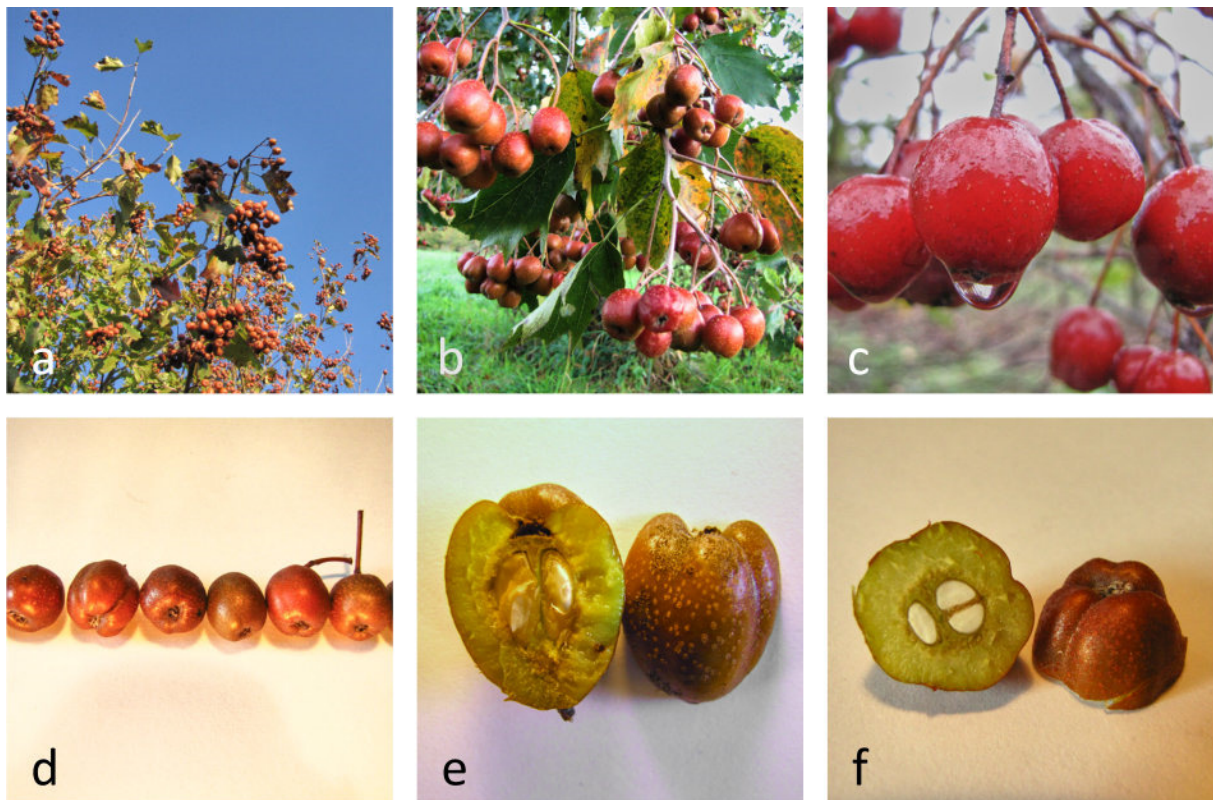


Abb. 8 Die Früchte von *S. torminalis*: a) Fruchtsstände, b) Fruchtsstände nah, c) einzelne Früchte, d) verschiedene Fruchtformen, e) Längsschnitt, f) Querschnitt.

Die durchschnittliche Anzahl an Samen je Frucht ($M \pm SD$) zum Erntezeitpunkt betrug am HIRSCHBERG (Jahre 2011 und 2013, $n = 122$) $2,1 \pm 1,0$ und an der PLANTAGE (Jahre 2011 und 2012, $n = 342$) $2,6 \pm 1,1$. Die durchschnittliche Anzahl augenscheinlich unvitaler, verkümmerter Samen betrug lediglich 0,12 am HIRSCHBERG und 0,03 an der PLANTAGE. Daraus kann der Schluss gezogen werden, dass der Unterschied in der Anzahl an vitalen Samen je Frucht also höchst signifikant vom Standort beeinflusst wird, z. B. durch die Beschattung (T-Test, 2-seitig mit Welch-Korrektur: $t(462) = 4,728$, $p \leq 0,001$, $\alpha = 0,05$).

Die mit Abstand höchsten *Nektarmengen* wurden während der Pollenpräsentation sezerniert, gefolgt von einer Blühphase, in der die Stamina noch geschlossen sind. Die Nektarmenge variierte sowohl in Abhängigkeit von der Blühphase als auch vom Standort (Abb. 9).

Die Nektarsekretion war höchst signifikant von der Blühphase abhängig (Kruskal-Wallis-Test: $\chi^2(4) = 84,58$, $p = <0,001$, $\alpha = 0,05$, $N = 366$). Zur näheren Datenexploration wurden anschließend Post-hoc-Tests (Dunn-Bonferroni-Tests) durchgeführt. Die Nektarmengen, die in den einzelnen Blühphasen sezerniert werden, unterschieden sich fast alle hoch oder höchst signifikant voneinander; mit Ausnahme der Kombination *Vollblüte, Stamina geschlossen* und *Vollblüte, Pollenpräsentation* (Abb. 9).

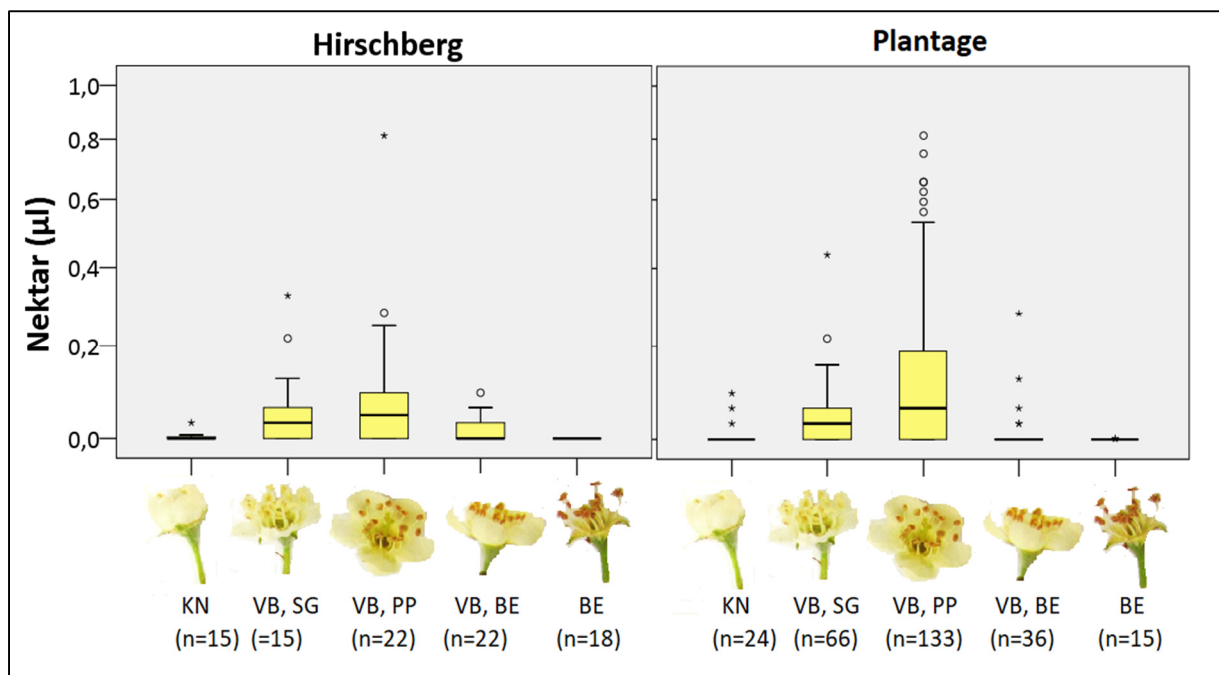


Abb. 9 Sezernierte Nektarmenge (μl) je Blüte in Abhängigkeit von den Blühphasen von *S. torminalis*.

Abkürzungen: KN = Knospe, VB, SG = Vollblüte, Stamina geöffnet, VB, PP = Vollblüte, Pollenpräsentation, VB, BE = Vollblüte bis Blühende, BE = Blühende

Beim Vergleich der Nektarsekretion der beiden Standorte fällt auf, dass die Verteilungen proportional gesehen sehr ähnlich sind, allerdings sind die Nektarmengen auf der PLANTAGE vor allem während der Pollenpräsentation etwas größer.

Die Unterschiede zwischen den Blühphasen an jedem Standort wurden mit einem Kruskal-Wallis-Test geprüft und waren beide höchst signifikant – an der PLANTAGE mit $\chi^2(4) = 57,741$ mit $p \leq 0,001$ und $n = 274$ Blüten und am HIRSCHBERG mit $\chi^2(4) = 27,347$ ebenfalls mit $p \leq 0,001$ und $n = 92$ Blüten. Die Ergebnisse des Post-hoc-Tests (2-seitiger Dunn-Bonferroni-Test, $\alpha = 0,5$) sind in Tab. 8 aufgeführt.

Tab. 8 Einfluss der Blühphasen von *S. torminalis* auf die Nektarsekretion an den Standorten PLANTAGE und HIRSCHBERG; signifikante Werte sind **fett** gedruckt und es wird zusätzlich die Effektstärke (*r*) nach COHEN (1988) angegeben – Ergebnisse des Dunn-Bonferroni-Tests (Posthoc, z-Werte) nach dem Kruskal-Wallis-Test

Blühstadium	PLANTAGE		HIRSCHBERG	
	<i>z</i>	<i>r</i>	<i>z</i>	<i>r</i>
KN – VB,SG	-3,01*	0,32	-2,513	
KN – VB, PP	-4,98***	0,40	-3,026*	0,50
KN – VB, BE	-0,16		-0,786	
KN – BE	0,19		1,222	
VB, SG – VB, PP	-2,56		-0,285	
VB, SG – VB, BE	3,26*	0,32	1,954	
VB, SG – BE	2,73		3,847**	0,67
VB, PP – VB, BE	5,65***	0,43	2,487	
VB, PP – BE	4,29***	0,35	4,532***	0,72
VB, BE – BE	0,35		2,173	

Basis: $n = 15-133$ je Blühphase, Kruskal-Wallis-Test (Post-hoc-Test: Dunn-Bonferroni-Test); * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,001$, $\alpha = 0,05$. Effektstärke: Korrelationskoeffizient (*r*) von Pearson: $r \leq 0,30$ entspricht einem mittleren, $r \leq 0,50$ entspricht einem starken Effekt, z-Wert = Differenz eines Rohwertes vom Mittelwert nach der Standardisierung

Abkürzungen: KN = Knospe, VB-SG = Vollblüte, Stamina geschlossen, VB-PP = Vollblüte, Pollenpräsentation, VB-BE = Vollblüte bis Blühende, BE = Blühende

STIGMAREZEPTIVITÄT

Der Einfluss der Blühphasen auf die Stigmarezepitivität ließ keine eindeutigen Schlussfolgerungen zu. Zwischen den Blühstadien (Knospe, Vollblüte/Stamina geschlossen, Vollblüte/Pollenpräsentation und Vollblüte bis Blühende) gab es keine signifikanten Unterschiede bei der Einordnung in Stigmarezepitivitätsklassen (Kruskal-Wallis-Test, $\chi^2 = 3,33$, $p = 0,507$, $n = 182$, $\alpha = 0,05$).

Jedoch zeigten sich bei der genaueren Prüfung der Häufigkeitsverteilungen der Blühstadien in den Stigmarezepitivitätsklassen 4 = *gut sichtbare Bläschen* und 5 = *starke Reaktion* diverse Auffälligkeiten. In die Klasse 5 wurden insgesamt lediglich 7% ($n = 13$) aller getesteten Stigmen ($n = 182$) eingeordnet. Davon stammten wiederum 62% ($n = 8$) aus dem Blühstadium *Vollblüte, Stamina geschlossen*, 38% ($n = 5$) stammten aus dem Blühstadium *Vollblüte, Pollenpräsentation*. Dies könnte den Schluss zulassen, dass eine tendenzielle Proterogynie der Blüte der Elsbeere vorlag. Allerdings waren in der Stigmarezepitivitätsklasse 4 die Daten weniger konsistent. In diese Klasse wurden 23% ($n = 43$) eingeordnet, davon wiederum wurden gut 40% der Blühphase *Vollblüte, Pollenpräsentation* und nur knapp 20% dem Stadium *Vollblüte, Stamina geschlossen* sowie 28% dem Knospenstadium zugeordnet. Die meisten Stigmen (46%) fielen in die Stigmarezepitivitätsklasse 3 = *sehr schwache Bläschen*.

POLLENKEIMFÄHIGKEIT

An der PLANTAGE wurden im Schnitt Auskeimungsraten des Pollenschlauchs von 78% aller untersuchten Pollen ($n = 339$) im Jahr 2011 und 74% ($n = 394$) im Jahr 2012 nachgewiesen (vgl. Abb. 10). Am HIRSCHBERG waren die Auskeimungsraten mit 64% ($n = 183$) im Jahr 2011 sowie 75% ($n = 133$) im Jahr 2013 nur geringfügig niedriger.

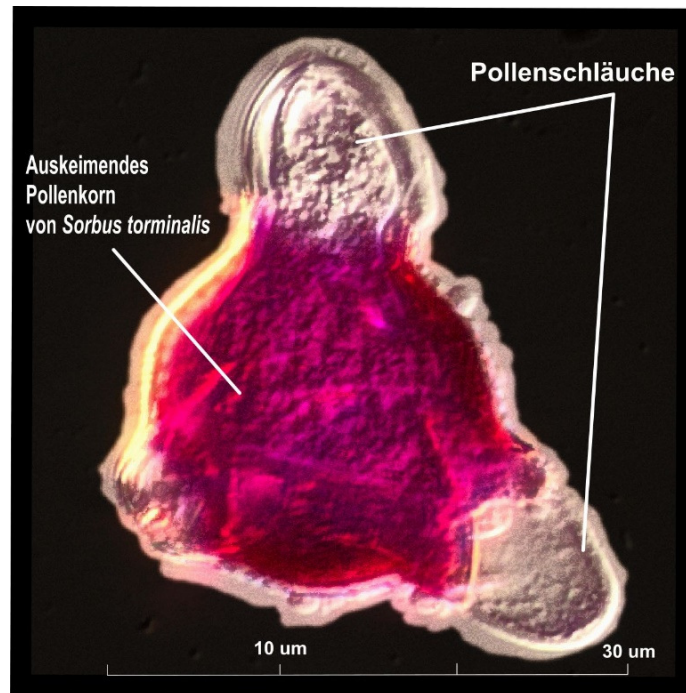


Abb. 10 Pollenpräparat von *S. torminalis* mit auskeimenden Pollenschläuchen, angefärbt mit Fuchsin-Lösung; Lichtmikroskop mit 1000-facher Vergrößerung.

BLÜHPHÄNOLOGIE

Der Blühbeginn und auch die Blühdauer unterschieden sich zwischen allen Untersuchungsjahren. Im ersten Untersuchungsjahr 2011 setzte die Blüte (entgegen allen Literaturangaben) bereits am 24.04. ein und dauerte am xerothermen HIRSCHBERG nur bis zum 01.05., an der PLANTAGE noch bis zum 05.05. Im Jahr 2012 begann die Blüte an der PLANTAGE hingegen am 02.05. und dauerte ca. 10 Tage; am Standort HIRSCHBERG fiel sie beinahe komplett aus. Im Jahr 2013 setzte die Blüte am HIRSCHBERG erst am 13.05. ein und dauerte zwei Wochen.

Die Blühdauer je Blüte war sehr variabel und dauerte zwei bis sieben Tage. Die Blühphase der Pollenpräsentation nahm mit durchschnittlich ca. zwei Tagen (M) die längste Blühphase ein (Tab. 9).

Tab. 9 Blühdauer in Tagen je Blüte ($n = 182$) von *S. torminalis* je nach Blühphase. Die Daten entstammen den Untersuchungsstandorten PLANTAGE und HIRSCHBERG.

Blühdauer (d)	KN Öffnung	VB,SG	PP	VB, BE	Gesamt
Mittelwert	0,81	1,13	2,04	1,46	4,35
Standardabweichung	0,68	0,67	0,91	0,72	1,07
Median	1	1	2	1	4
Minimum	<1	<1	<1	<1	2
Maximum	3	3	4	3	7

Abkürzungen: KN = Knospe, VB, SG = Vollblüte, Stamina geschlossen, VB, PP = Vollblüte, Pollenpräsentation, VB, BE = Vollblüte bis Blühende

KEIMUNGSRATE

Von den 650 ausgesäten und stratifizierten Samen keimten 89 aus und entwickelten sich zu vitalen Keimlingen. Somit lag die Keimungsrate im Keimversuch unter kontrollierten Bedingungen bei 14%.

3.3.4 Reproduktionsbiologie: Bestäubungsversuche an der PLANTAGE

Im Jahr 2011 betrug die *natürliche Abszission* aller Früchte dieses Experiments 52% ($N = 818 = 100\%$). Die bereits vor der Ernte abgestorbenen rechtszensierten Früchte machten 31% aus – diese waren vor allem durch Läuse- oder Raupenbefall im Frühjahr abgestorben. So verblieben zur Ernte am Tag 144 nach Versuchsbeginn noch weniger als 17% der Früchte. Die zu den einzelnen Bestäubungsvarianten gehörigen Überlebensraten ohne rechtszensierte Früchte betragen 57% bei der Variante *Distant*, 51% bei *Self* und 13% bei *Control*.

Im Jahr 2012 betrug die natürliche Abszission 87% der Früchte (von $N = 858$) vor Erreichen der Reife. Weitere rechtszensierte Früchte, die durch Herbivorie vor der Ernte abstarben oder entfernt wurden, machten in diesem Jahr nur 8% zum Tag 143 am Ende des Experiments aus (Abb. 11). Vor allem innerhalb der ersten beiden Monate kam es bei den Varianten *Distant* und *Control* schon zu vielen rechtszensierten Ereignissen, hauptsächlich durch Läusebefall. Bei der Ernte verblieben noch 5% der Früchte des Experiments. Die Überlebensraten ohne die rechtszensierten Früchte betragen bei *Control* 6%, bei *Self* 2% und bei der Bestäubungsvariante *Distant* 11%.

Die Berechnung des Grades der Inzuchtdepression (VAN TREUREN et al., 1993) der Varianten *Self* vs. *Distant* ergab 0,11 im Jahr 2011 und 0,80 im Jahr 2012. Beim Vergleich der Bestäubungsvarianten *Control* vs. *Self* betrug der Grad 0,78 im Jahr 2011 und 0,41 in 2012.

Im Jahr 2013 wurde das Experiment am HIRSCHBERG ($N = 267$) nach 55 Tagen abgebrochen, da aufgrund der feuchten Witterung bereits zu diesem frühen Zeitpunkt nur noch knapp 12% der Früchte vorhanden waren, die aber auch schon Faulstellen aufwiesen.

Insgesamt starben in den Jahren 2011 und 2012 die meisten Früchte im ersten Monat ab. Ein großer Teil davon war rechtszensiert, da zu dieser Jahreszeit auch der höchste Herbivoriedruck durch Läuse und Raupen bestand. Bei der Auswertung des Log Rank Tests wurden die Varianten *Prep* und *Auto* aufgrund der geringen Fallzahl nicht ausgewertet.

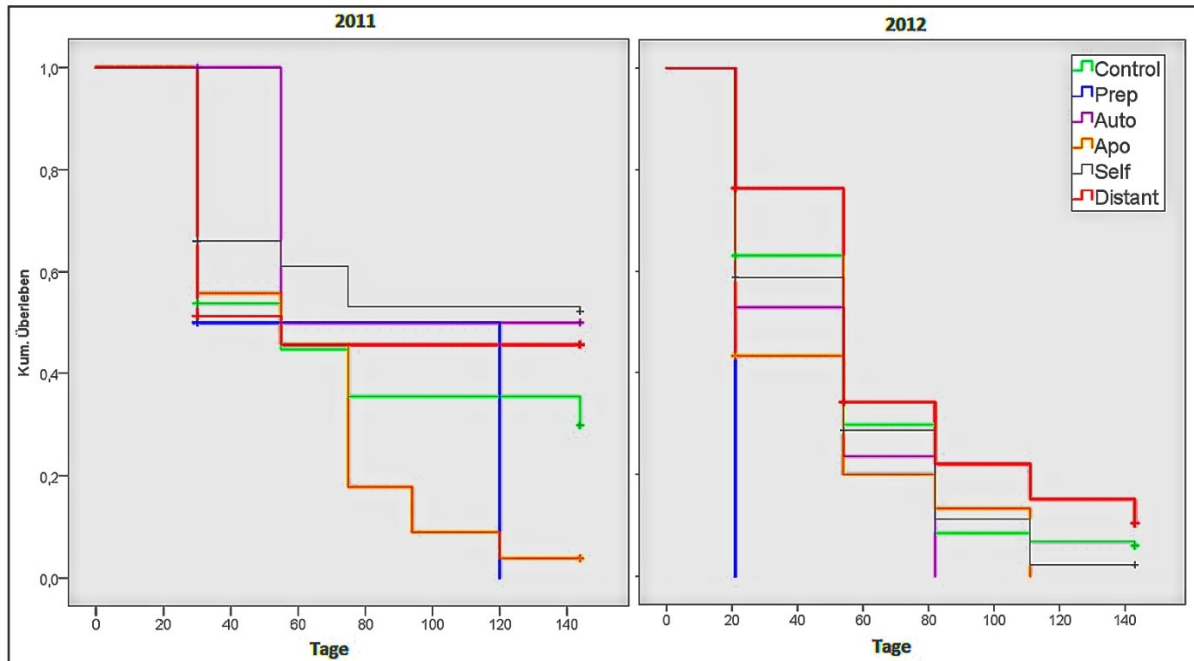


Abb. 11 Effekte der unterschiedlichen Bestäubungsvarianten in 2011 und 2012 (PLANTAGE) auf den Zeitpunkt des Fruchtfalls von *S. torminalis*. Beginn ist bei Start des Experiments im Knospenstadium. Für weitere Erklärungen der Bestäubungsvarianten s. Kap. 3.2.5, Bestäubungsversuche. Varianten mit rechtsenzierten Früchten sind durch ein "+" auf dem Graph gekennzeichnet.

Die Unterschiede der Überlebensraten (Tab. 10) der einzelnen Bestäubungsvarianten *Control*, *Apomixis*, *Self* und *Distant* waren im Jahr 2011 höchst signifikant ($\chi^2 [3] = 44,241$, $p \leq 0,001$, $\alpha = 0,05$). Im Jahr 2012 waren die Unterschiede hoch signifikant ($\chi^2 [3] = 11,221$, $p = 0,001$, $\alpha = 0,05$). So ergaben sich Gemeinsamkeiten zwischen den Jahren. Die Variante *Prep* überlebte nicht bis zum Versuchende und die Variante *Apo* hatte im Jahr 2011 mit 60 und 2012 mit 45 Tagen immer die kürzeste geschätzte Überlebensdauer.

Tab. 10 Bestäubungsversuch an der PLANTAGE: Fruchtausatz nach unterschiedlichen Bestäubungsvarianten (*Control*, *Prep*, *Auto*, *Apo*, *Self*, *Distant*) (Kap. 3.2.5). Überlebensdauer in Tagen nach dem Kaplan-Meier-Schätzer ($M \pm SD$)

Jahr	Control	Prep	Auto	Apo	Self	Distant
2011	77± 5	75±21	100±22	60± 4	95± 4	83± 4
2012	55± 2	21±0	45± 6	45± 4	52± 2	67± 3

FRÜCHTE UND SAMEN: DIE UNTERSCHIEDE ZWISCHEN DEN BESTÄUBUNGSVARIANTEN

Die Unterschiede in der *Samenanzahl der Früchte* aus dem Bestäubungsversuch bezogen sich aufgrund der geringen Fruchtanzahl in einigen Bestäubungsvarianten zum Erntezeitpunkt nur auf die Varianten *Control*, *Self* und *Distant*. Der höchste Mittelwert mit 2,8 ($N = 87$) Samen/Frucht wurde bei der Variante *Distant* gemessen, gefolgt von der Variante *Control* mit 1,7 Samen im Schnitt ($N = 33$); weitere Werte sind der Tab. 11 zu entnehmen. Bei dem 2-seitigen Kruskal-Wallis-Test auf Unterschiede der Samenzahlen zwischen den

Bestäubungsvarianten wurde ein höchst signifikantes Ergebnis ($\chi^2 [2, N = 169] = 42,303, p \leq 0,001, \alpha = 0,05$) angezeigt. Im Post-hoc Test nach Dunn-Bonferroni wurden höchst signifikante Unterschiede bei dem paarweisen Vergleich der Varianten *Self-Distant* ($z [2] = -5,768, p \leq 0,001, \alpha = 0,05$) festgestellt. Dabei ergab sich eine als stark einzustufende Effektstärke nach COHEN (1988) von $r = 0,50$; ähnliches galt für die Kombination *Control-Distant* ($z [2] = -4,669, p \leq 0,001, \alpha = 0,05$) mit der ebenfalls starken Effektstärke von $r = 0,52$ (Tab.11). Zwischen den Varianten *Control* und *Self* lag kein signifikanter Unterschied vor.

Der Einfluss der Bestäubungsvariante auf das *Samengewicht* war höchst signifikant ($\chi^2 [2, n = 385] = 77,673, p \leq 0,001, \alpha = 0,05$). Es konnten aufgrund der geringen Fruchtanzahl zum Erntezeitpunkt in einigen Bestäubungsvarianten nur die Unterschiede im Samengewicht innerhalb der Gruppen *Control*, *Self* und *Distant* geprüft werden (Post-hoc-Test nach Dunn-Bonferroni), die auch alle signifikant bis höchst signifikant waren. Die höchsten Mittelwerte beim Samengewicht traten bei der Variante *Apomixis* auf, die zweithöchsten bei der Variante *Self*. Allerdings fiel auf, dass diese Früchte auch am wenigsten Samen pro Frucht produzierten. Deshalb wurde auf einen Zusammenhang zwischen Samengewicht und Samenanzahl getestet. Das Samengewicht war demnach signifikant mit der Anzahl an Samen pro Frucht korreliert (Pearson-Korrelation, $r = -0,024, \alpha = 0,05$, zweiseitig, $p = 0,04$), d. h. je mehr Samen pro Frucht auftraten, desto geringer war das Einzelsamengewicht dieser Frucht (Tab. 11).

Der Einfluss der Bestäubungsvarianten (*Control*, *Self* und *Distant*) auf das *Frischgewicht des Fruchtfleischs* war signifikant ($\chi^2 [2, N]=8,862, p = 0,012, \alpha = 0,05$). Die Bestäubungsvarianten *Control* und *Self* unterschieden sich signifikant ($z [2; N = 81]=2,677, p = 0,022, \alpha = 0,05$) mit der mittleren Effektstärke nach COHEN (1988) von $r = 0,3$, ebenso wie die Varianten *Self* und *Distant* ($z [2, N = 135]= -2,677, p = 0,038, \alpha = 0,05$) mit der geringen Effektstärke $r = 0,21$.

Tab. 11 Gewicht von Fruchtfleisch u. Samen; Früchte u. Samen/Frucht; Wassergehalt der Frucht von *S. torminalis* in Abhängigkeit der verschiedenen Bestäubungsvarianten (M \pm SD)

Bestäubungs- variante	N	Frischgewicht Fruchtfleisch (g)	Wassergehalt (%)	Samengewicht (g)	Samen pro Frucht
Control	33	1,39 \pm 0,56	66 \pm 5	0,041 \pm 0,020	1,73 \pm 0,80
Prep	-	-	-	-	-
Auto	2	1,49	-	0,040	1
Apo	3	1,63 \pm 0,48	82 \pm 21	0,053 \pm 0,010	1,33 \pm 0,57
Self	53	1,64 \pm 0,34	67 \pm 3	0,049 \pm 0,012	1,65 \pm 0,79
Distant	87	1,48 \pm 0,57	70 \pm 10	0,035 \pm 0,034	2,81 \pm 1,09

Allerdings kann offenbar das Frischgewicht des Fruchtfleisches nicht als Indikator für Vitalität dienen, denn die Variante *Self*, bei welcher man die geringste Vitalität erwarten würde, hatte das höchste durchschnittliche Frischgewicht. Daraufhin wurde eine zweiseitige Pearson-Korrelation durchgeführt, welche einen signifikanten Zusammenhang ($r = 0,380, p = 0,01, \alpha =$

0,05, $N = 168$) zwischen der Anzahl an Samen pro Frucht und dem Frischgewicht des Fruchtfleisches nachwies; dementsprechend lag auch das Bestimmtheitsmaß der linearen Regression R^2 bei 0,93. Daraus ist zu schließen, dass das Fruchtfleischgewicht generell umso höher ist, je mehr Samen eine Frucht ausbildet.

Die *Wassergehaltsreduzierung* lag zwischen 58% und 98%, der gesamte Mittelwert lag bei $70\% \pm 9\%$. Bei dem 2-seitigen Kruskal-Wallis-Test auf paarweise Unterschiede ergaben sich keine Signifikanzen ($\chi^2 [3, N = 28] 3,142, p = 0,332, \alpha = 0,05$).

Zusammenfassend ließ sich eine hohe natürliche Absterberate und eine hohe Absterberate durch Herbivorie und/oder Trockenheit (rechtszensierte Früchte) feststellen. Die Absterberate war zwischen beiden Jahren und je nach Bestäubungsvariante unterschiedlich und ließ keine eindeutigen Schlüsse zu. Die Überlebensraten hingegen zeigten eine deutlich höhere Vitalität der Variante *Distant*. Autogamie und Apomixis waren offenbar in geringem Umfang möglich. Der entscheidende Faktor zur Bewertung der Vitalität der Bestäubungsvarianten schien die Anzahl an Samen je Frucht zu sein. Dem gegenüber hing das Samengewicht eher von einer Ressourcenverteilung innerhalb der Frucht ab, da es mit sinkender Samenanzahl stieg – ebenso wie das Frischgewicht bei abnehmenden Samenzahlen. Die Unterschiede im Wassergehalt der Früchte waren nicht signifikant.

3.4 Diskussion

3.4.1 Die Fitness der Untersuchungsbäume in Abhängigkeit vom Standort

DIE AUSWIRKUNGEN DER KONKURRENZSITUATION AUF DIE FITNESS

Die Ausprägungen der morphologischen und quantitativen Parameter der Elsbeere können als Zeiger für die Vitalität oder auch die generative Fitness der Bäume verwendet werden. Dabei sind sowohl genetische Voraussetzungen als auch Standortfaktoren für die Ausprägung dieser Parameter entscheidend. So unterscheiden sich die orographischen Gegebenheiten der beiden Standorte deutlich voneinander. Die PLANTAGE hat einen tiefgründigen Boden und ist eben, dagegen zeichnet sich der Standort HIRSCHBERG durch einen steilen, südexponierten und eher flachgründigen Hang aus, der wenig Potenzial hat, Wasser in trockenen Perioden zu speichern. Dass die Elsbeere gerade hier vorkommt, ist wiederum der geringen Konkurrenzkraft dieser Art geschuldet, die sie auf diese weniger attraktiven Standorte ausweichen lässt.

Zusätzlich zu den schlechteren Wuchsbedingungen wird das natürliche Wachstumspotenzial der Elsbeeren durch Begleitbaumarten begrenzt (PYTTEL et al., 2013; KAHLE et al., 2004). Weitere Publikationen bestätigen, dass die Elsbeere im deutschen Raum meist stark bedrängt und blütenlos in den tieferen Etagen des Waldes vorkommt (MÜLLER et al., 2000; RÖHRIG, 1972) und dadurch die klonale Vermehrungsrate durch Wurzelbrut steigt.

Diese konkurrenzbedingten, reduzierten morphologischen Ausprägungen des Baumwuchses in Höhe und Ausdehnung beziehen sich gemäß den vorliegenden Ergebnissen auch auf die generativen Pflanzenteile. So sind die morphologischen Unterschiede der geschlechtlichen Fortpflanzungsorgane der Blüten vom Standort abhängig. Die Früchte an der PLANTAGE haben

mehr Samen, die Blüten mehr Styli und Antheren; auch produzieren sie im Vergleich zum HIRSCHBERG mehr Nektar, der bestäubende Blütenbesucher anlockt und zur weiteren Reproduktion verhilft. Dasselbe gilt für die Anzahl an Trugdolden je Baum sowie für die Blüten- und Fruchtezahlen je Trugdolde. So war am HIRSCHBERG die Blütenzahl je Trugdolde gegenüber der PLANTAGE um 28% reduziert, die Früchte um 30% und die Samen je Frucht um 20%. Die Anzahl der Styli und Antheren je Blüte war jeweils um knapp 10% verringert und die Anzahl ausgekeimter Pollenschläuche war dort ebenfalls etwas niedriger. ORŠANIĆ et al. (2009) beschreiben in Kroatien ähnliche Anpassungen morphologischer und biologischer Parameter der Elsbeere an Höhenlagen von > 500 m. Diese Adaptionen können interpretiert werden als eine Reduzierung der generativen Fortpflanzung – implementiert durch eine geringere Fruchtmenge, weniger Samen pro Frucht, eine höhere Absterberate und einen unregelmäßigeren Fruchtansatz.

Die hauptsächliche Einflussgröße für den Unterschied dieser Ausprägungen scheint also Konkurrenz zu sein. Konkurrenz beinhaltet eine Reihe von Stressfaktoren, die die Fitness negativ beeinflussen. So beschreibt SCHMID (1991) Konkurrenz als den vielleicht wichtigsten Faktor, der die Verbreitung und Häufigkeit von Pflanzen beeinflusst und sich in geringerem Individualwachstum oder auch reduzierter generativer Reproduktion äußert (FAVRE & STÖCKLIN, 1991).

Am HIRSCHBERG ist die Konkurrenz um Licht, Wasser und Nährstoffe vor allem durch die herrschende Baumart *Quercus petraea* (MATTUSCHKA) LIEBL. begründbar. Dadurch gerät das Source-Sink-Verhältnis der bedrängten Individuen aus dem Gleichgewicht. Viele Elsbeeren am HIRSCHBERG sind als gering mitherrschend oder sogar beherrscht (KRAFT, 1884) eingestuft. Hoch signifikante Korrelationen mit den Kraft'schen Klassen und der Anzahl an Trugdolden je Baum bestätigen diese Annahme. Je eingengter und weniger mitherrschend ein Baum ist, desto stärker wird seine Photosyntheserate und Assimilatbildung durch Beschattung limitiert. Durch den ebenfalls eingeschränkten Wurzelraum wird auch seine Nährstoff- und Wasseraufnahme limitiert. Durch diese Faktoren werden die Wachstumsraten, das Längenwachstum und die Blattflächenentwicklung begrenzt.

Die Unterschiede in der Baummorphologie sind am HIRSCHBERG durch den hohen Konkurrenzdruck auch deutlich variabler und größer. Die Population dort erscheint überaltert, zumal es auch nur wenige junge und vitale Nachkommen gibt. Der Borke nach zu urteilen scheinen viele der Bäume trotz geringem Stammdurchmesser und Höhe sehr alt zu sein. Genauen Aufschluss darüber könnte allerdings nur eine dendrochronologische Bohrkernanalyse geben. Auch PYTTEL et al. (2011) kommen zu dem Schluss, dass ein gesteigertes Höhen- und Durchmesserwachstum der Elsbeere allein durch einen vergrößerten Wuchsraum ermöglicht wird.

STANDORT, STRESS UND POPULATIONSGENETIK

Der Verlust von genetischer Vielfalt verringert die Fitness einer Population, was sich insbesondere zeigt, wenn der Selektionsdruck steigt (JUMP et al., 2009). Durch schrumpfende Populationen, wie häufig bei der Elsbeere zu beobachten, geht genetische Vielfalt durch

zufällige Prozesse verloren (z. B. genetische Drift). Doch es ist genau diese Diversität, die für den Erhalt von Populationen und Arten unerlässlich ist (SANDNER, 2014). Je kleiner eine Population, desto stärker beschleunigen Prozesse wie genetische Drift, Inzuchtdepression und Umweltstochastizität die Dezimierung der Population.

Es gibt es eine Reihe von Studien, die den Zusammenhang zwischen Stress und Inzuchtdepression untersucht haben. Dementsprechend werden von verschiedenen Lebensräumen diejenigen als stressreicher eingestuft, welche die Komponenten der Fitness stärker reduzieren – z. B. das energie-intensive Wachstum von Pflanzen. Die Mehrzahl der Autoren kommt zu dem Ergebnis, dass Inzuchtdepression unter zunehmendem Stress steigt (ARMBRUSTER & REED, 2005). Auch die Beobachtungen von HOEBEE et al. (2007) decken sich mit den hier vorgestellten Ergebnissen, denn abnehmende Populationsgröße und zunehmende Isoliertheit führen zu einer Reduzierung von Blütenzahl, blühenden Individuen und entwickelten Samen pro Frucht. Zusätzlich bewirkt dann auch der geringere paternale Genfluss eine Zunahme der Selbstbestäubung.

Die beiden Komponenten *Konkurrenz als Stress* und *genetische Ausstattung* sind zentrale Determinanten für die Fitness der Elsbeere. Die Population am HIRSCHBERG erscheint genetisch eingengt, da Bestäubungspartner fehlen. Die oben beschriebenen Faktoren können somit zu reduzierten Ausprägungen der Morphologie und auch der generativen Fitness führen. Zudem ist am HIRSCHBERG der Stressfaktor durch die konkurrenzgeprägten Standortbedingungen höher.

Insofern könnte dieses Untersuchungsgebiet durchaus als genetische Senke für die Elsbeer-Metapopulation angesehen werden; weitere Erkenntnisse dazu finden sich in der Diskussion des Bestäubungsversuchs (Kap. 3.4.2). Wie hoch allerdings der Inzuchtgrad ist und ob dieser als Mitverursacher für eine reduzierte Fitness fungiert, müsste durch entsprechende molekularbiologische Untersuchungen geklärt werden.

Bei der genetischen Analyse einer Elsbeermetapopulation in der Schweiz stellte ROTACH (2000) fest, dass die Bäume eine relativ hohe genetische Vielfalt aufwiesen. So scheint, trotz geringer Dichte und zerstreutem Vorkommen, der Genfluss bisher ausreichend gewesen zu sein, um die Erhaltung der genetischen Vielfalt sicherzustellen. Für andere Metapopulationen liegen jedoch abweichende Beobachtungen vor (vgl. Kap. 3.1.1).

In diesem Zusammenhang ist auch das Erscheinungsbild der Elsbeere als Lebensraumressource für Tiere von Bedeutung. Individuen einer Baumart können sich sehr stark sowohl in ihrer Morphologie als auch der Ausprägung von Strukturen wie Mulmhöhlen, Totholz und Moosbewuchs sowie in ihrer Phänologie unterscheiden (CRAWLEY & AKHTERUZZAMAN, 1988). Diese intraspezifischen Unterschiede beeinflussen wiederum die Arthropodengemeinschaften, die von der Baumart profitieren (GOßNER, 2004).

Die erste Frage des vorliegenden Kapitels 3, ob die Vitalität der Elsbeere erheblich von den Bedingungen ihres Standorts abhängt, kann somit bejaht werden. Ausschlaggebend sind dabei Standort-Faktoren wie z. B. die unterschiedlichen Konkurrenzsituationen an der PLANTAGE und am HIRSCHBERG. Wie gezeigt werden konnte, ist Stress der Hauptfaktor, der

den generativen Fortpflanzungserfolg bestimmt bzw. limitiert. Der Stress am HIRSCHBERG resultiert aus der Konkurrenzsituation, die durch reduzierten Lichteinfall auf die Blätter sowie ein verringertes Nährstoff- und Wasserangebot entsteht. Zudem kann Herbivorie zu einer deutlichen Verknappung der Ressourcen im pflanzlichen Organismus beitragen; auf sie wird in Kap. 4 dieser Arbeit eingegangen.

3.4.2 Blütenbiologie und –morphologie: Anlockung von Bestäubern und Hinweise auf Dichogamie

BLÜHPHÄNOLOGIE, BLÜHDAUER

Die unterschiedlichen Zeitpunkte des Blühbeginns der Elsbeere lassen sich schlüssig durch klimatische Unterschiede zwischen den Jahren erklären. So erschien die Blüte am HIRSCHBERG im April des Jahres 2011 außergewöhnlich früh, was sich auf den warmen April zurückführen lässt. Das Tageshöchsttemperatur-Mittel der Messjahre (1999-2016) der Wetterstation Bonn Roleber lag mit 15,3° C im April um 4,7° C unter denen des Jahres 2011. Die Vollblüte an diesem Standort dauerte dem entsprechend weit weniger als eine Woche. Nachdem dann im Jahr 2012 die Blüte am HIRSCHBERG ausfiel, erschien sie im Folgejahr erst über zwei Wochen später. In diesem Jahr lag der Durchschnitt der Tageshöchsttemperaturen im April 2013 bei 14° C, im Mai bei 16,6° C – und damit deutlich unter denen des langfristigen Mittels. Die Dauer der Vollblüte verlängerte sich aufgrund der geringeren Temperatur auf knapp zwei Wochen.

Das Blühverhalten der Elsbeere ist genetisch bestimmt, wird jedoch durch klimatische Faktoren modifiziert. So setzt nach der winterlichen Dormanz die Reifung der Blütenanlagen ein (Vernalisation). Zwar bestimmen zusätzlich weitere biometeorologische Faktoren wie Niederschlag, Luftfeuchtigkeit, Strahlung etc. den Blühbeginn, doch wirken diese allenfalls modulierend auf den Einfluss der Durchschnittstemperatur (CAPOVILLA et al., 2014). Somit ist der Blühbeginn ein wichtiger Indikator für die Umweltbedingungen und gleichzeitig ein entscheidendes Charakteristikum jeder Art (TREFFLICH et al., 2002).

Die Anthese einer einzelnen Elsbeer-Blüte dauerte maximal eine Woche und verkürzte sich bei warmen Temperaturen auf 2 Tage (Median). Die Pollenpräsentation war mit über zwei Tagen im Mittel die längste Blühphase und auch die bedeutendste. HEDHLY et al. (2005) stellten fest, dass die Temperatur bei *Prunus persica* L. Batsch, Rosaceae, einen entscheidenden Einfluss auf die Dauer der Blühphase hat. So ist die Dauer des Auskeimens der Pollen, des Pollenschlauchwachstums und der Stigmarezektivität umso länger, je kühler es ist.

In der Phänologie von Waldbäumen können zwischen den Jahren große Unterschiede von mehreren Wochen auftreten (DEFILA, 2005). Bei Kernobst wurde im Zeitraum 1958-2009 eine Verfrühung der Blüte durch steigende Temperaturen von 8 -10 Tagen im Mittel festgestellt, und die Blühdauer des Apfels hat sich als Folge des Klimawandels um etwa 4 Tage verkürzt (BLANKE & KUNZ, 2009). Dies deckt sich mit den Beobachtungen an der Elsbeere, dass die Blühdauer einer einzelnen Blüte mit steigenden Temperaturen kürzer wird.

Die Temperatur hat mithin einen erheblichen Einfluss auf den Blühbeginn und die Dauer der generativen Phase – und damit auch auf das Erscheinen der Blütenbesucher. Und von diesem wiederum hängt letztendlich der Erfolg der generativen Fortpflanzung ab.

ALTERNANZ

Die in unterschiedlichen Jahren schwankenden Blüten- und Fruchtmengen deuten auf Alternanz bei der Elsbeere hin. Alternanz wird in vielen Obstbäumen durch Konkurrenz um Nährstoffe innerhalb der Pflanze ausgelöst. Werden in einem Jahr viele Früchte gebildet (starke Sinks), stehen im Folgejahr geringere Assimilatmengen für einen Fruchtertrag zur Verfügung. Die Samen und ebenso die noch wachsenden Triebspitzen vieler fruchtender Bäume bilden Phytohormone, welche die Differenzierung der Blütenknospen für das folgende Jahr vermindern. Allerdings existieren zur Alternanz bei der Elsbeere kaum fundierte Angaben; so beschreiben BARENGO et al. (2001) eine zweijährige Alternanz und ORŠANIĆ et al. (2009) in Kroatien eine Fruchtbildung alle zwei Jahre oder dreimal in vier Jahren. Auch für andere schattentolerante Arten wurde festgestellt, dass es zu starken jährlichen Änderungen des Fruchtertrages auf einem Baum kommt (BARIK et al., 1996; KHAN et al., 1999).

Auch die Anzahl der Blüten je Trugdolde variierte zum einen zwischen den Standorten und zum anderen zwischen den Jahren; dies kann durch Alternanz in Verbindung mit dem Source-Sink-Verhältnis erklärt werden sowie durch die jährlich wechselnden klimatischen Bedingungen.

DIE BLÜTENBIOLOGIE DER ELSBEERE

CAMPBELL et al. (1991) beschreiben für die Gattung *Sorbus* Proterogynie; das gilt auch für die der Elsbeere nah verwandte Eberesche *Sorbus aucuparia* L. (RASPE et al., 2000). Die Ergebnis-Interpretation der Elsbeer-Blütenbiologie deutet an, dass die weibliche Phase der Blüte tendenziell vor der Pollenpräsentation liegt bzw. bis in diese Phase hineinreicht. So zeigt die Elsbeere eine schwache Proterogynie, was bedeutet, dass die Styli, die zu dem Zeitpunkt der Pollenpräsentation noch nicht befruchtet sind, ggf. noch von einer Selbstbestäubung mit dem blüteneigenen Pollen profitieren können. Im Hinblick auf die Arthropoden, die von der Elsbeere mit Nektar angelockt werden, ist die Phase der Pollenpräsentation von zentraler Bedeutung. Die größte Attraktion auf Blütenbesucher übt die Blüte nämlich während der Pollenpräsentation aus, da dann – neben dem angebotenen Pollen – auch der meiste Nektar sezerniert wird. Die Nektarproduktion läuft sogar schon während der weiblichen Phase an, sodass bereits dann die ersten Blütenbesucher angelockt werden.

SANZOL et al. (2003) beschreiben, dass die fünf Stigmata einer Blüte bei *Pyrus communis* L., Rosaceae, zu unterschiedlichen Zeiten ihre jeweils höchste Rezeptivität aufweisen. Dies könnte eine Erklärung für das nicht eindeutige Ergebnis der Messung der Stigmarezeptivität sein, da in diesem Versuch jedes der meist 2 Stigmata je Blüte einzeln getestet wurde und nur die Blühphase aber nicht die Blüte zugeordnet wurde. Somit könnte auch bei der Elsbeere die Rezeptivität der Styli versetzt zwischen den 2 Blühphasen *Vollblüte*, *Antheren geschlossen* und *Vollblüte Pollenpräsentation* auftreten.

Die höhere Nektarmenge an der PLANTAGE resultiert wahrscheinlich ebenfalls aus dem besseren Source-Sink-Verhältnis an diesem Standort, das durch die Abwesenheit von Konkurrenzstress bedingt ist. Entscheidend für eine erfolgreiche Bestäubung und den Fruchtsatz ist die Belohnung in Form von Nektar und Pollen für Bestäuber beim Blütenbesuch – insbesondere bei selbstinkompatiblen Pflanzen.

BESTÄUBUNGSVERSUCH – DIE AUSWIRKUNGEN UNTERSCHIEDLICHER BESTÄUBUNGS-VARIANTEN AUF SAMEN- UND FRUCHTBILDUNG SOWIE FRUCHTFALL

Wie viele Ressourcen (Früchte und auch Samen) letztendlich gebildet werden, hängt von der Anzahl der befruchteten Samenanlagen und der Samenprädation ab sowie dem Vermögen des Mutterbaums, alle Ressourcen (Source-Sink-Verhältnis und Hormone) zur Entwicklung der Früchte und Samen zur Verfügung zu stellen (STEPHENSON, 1981). Die Ressourcen, die zur Reproduktion benötigt werden, variieren innerhalb der reproduktiven Phase aufgrund von Wetterbedingungen, Herbivorie, inter- und intraspezifischer Konkurrenz, Krankheiten und weiteren Faktoren, also internen und externen Bedingungen.

Die Abszission der gebildeten Früchte ist ein Regulationsprozess: Sie spart Energie, die dann in die Ausbildung der überlebenden Früchte investiert werden kann. Dem Abwerfen der unreifen Frucht geht ein Prozess maximaler Ressourceninvestition durch den Mutterbaum voran.

Die natürliche Frucht-Absterberate (ebenso wie die rechtszensierte durch Herbivorie) war in den ersten beiden Monaten der hiesigen Studie in den beiden Jahren 2011 und 2012 am höchsten. Zudem starben im Jahr 2012 mit 87% natürlicherweise viel mehr Früchte ab als im Vorjahr, u. a. begründet durch niedrige Temperaturen: Im April lag deren Durchschnitt immerhin 1,2° C und im Mai mehr als 2° C unter dem langjährigen Mittel; dazu kamen weniger Sonnenscheinstunden und häufigere Niederschläge. Für die hohe Absterberate ist wohl auch die geringe Gesamtblütenzahl auf der PLANTAGE von Bedeutung, weil dadurch zum einen weniger fremder Pollen verbreitet werden konnte und zum anderen die Wirkung einer Massentracht nicht stattfand, wie es im Vorjahr der Fall gewesen war. So kam es zu einem sinkenden Bestäubungserfolg und in der Folge auch zu einer erhöhten Abszission der Früchte. Zudem wurde die Absterberate der Früchte vermutlich auch deshalb erhöht, weil die starke Vorjahresblüte den Ressourcenvorrat im Baum verringert hatte. Diese Phänomene sind Teil der bereits oben beschriebenen Alternanz und internen Ressourcenverteilung bei der Elsbeere. Denn Überlebensrate und -dauer von Früchten gelten als Merkmal für den Erfolg der generativen Fortpflanzung. STEPHENSON (1981) beschreibt das Absterben als einen selektiven Prozess, der durch die Bestäubungsqualität, die Anzahl an entwickelten Samen, die Pollenquelle oder eine Mischung aus diesen Faktoren bedingt ist.

Im Jahr 2013 starben 2 Monate nach Etablierung des Bestäubungsversuchs fast alle Früchte ab. Dies war vor allem dem feuchten Wetter im Frühjahr 2013 zuzuschreiben, das mit über 120 mm Niederschlag das langjährige Mai-Mittel um etwa das Doppelte übertraf. Dadurch starben die Früchte in den Gazebeuteln des Bestäubungsversuchs durch Fäulnis besonders schnell ab.

Die Unterschiede zwischen den Varianten in der Überlebensdauer nach dem Kaplan-Meier-Schätzer lassen jedoch keine eindeutigen Schlüsse zu, da es auch zwischen den Jahren große Schwankungen gibt. Allerdings kann man tendenziell ablesen, dass die Überlebensrate der Variante *Self* sich nicht eindeutig von der Kontrolle unterscheidet. Dies könnte durch Pollenlimitierung begründet sein und deckt sich auch mit den Ergebnissen der Samenanzahl beim Vergleich der beiden Varianten.

PFLUGSHAUPT et al. (2002) kamen bei einem ähnlich aufgebauten Bestäubungsversuch mit *Prunus mahaleb* L. zu dem Schluss, dass die unterschiedlichen Absterberaten generell durch Pollenlimitierung (quantitativ und qualitativ) erklärbar sind. Die Frage, warum nur so wenige Blüten überleben, ist allerdings nicht pauschal zu beantworten – jedoch sind die Überlebensraten in vielen Rosaceae auffallend niedrig (RASMUSSEN & KOLLMANN, 2004b; SPERENS, 1997; GUITIAN, 1994).

Die *Anzahl an Samen je Frucht* – so der wissenschaftliche Konsens und so wurde es auch in diesem Versuch bestätigt – ist eine entscheidende Größe zur Bemessung des Bestäubungserfolgs. Wie zu erwarten war, wurde in dieser Studie bei Fremdbestäubung die höchste Anzahl an Samen je Frucht erreicht, gefolgt von der Kontrolle. Auffällig ist, dass bei Selbstbestäubung immer noch ähnlich viele Früchte wie bei der Kontrolle gebildet wurden – und das, obwohl die GSI Selbstbestäubung verhindern soll. DE NETTANCOURT (2001) gibt an, dass bei zunehmender Dauer, in der eine Blüte nicht fremdbestäubt wird, die Wahrscheinlichkeit steigt, dass es zu einem Aussetzen des GSI kommt. Da mehrfach hintereinander in dem Versuch die Handbestäubung durchgeführt wurde, kann damit der relativ hohe Bestäubungserfolg bei Selbstbestäubung erklärt werden. Außerdem fanden JANKOWSKA-WROBLEWSKA et al. (2016b) bei molekularbiologischen Untersuchungen heraus, dass sich die Elsbeere durchaus selbst bestäuben kann, was wiederum zu einer Erhöhung des Homozygotiegrades führen kann.

Auch die tendenziell höheren Abszissionsraten mit zunehmendem Inzuchtgrad lassen auf Inzuchtdepression schließen. Ebenso liegt die Berechnung des Grades der Inzuchtdepression (VAN TREUREN et al., 1993) beim Vergleich von Selbst- zur Fremdbestäubung zwischen 0,1 und 0,8. Vergleicht man die *Control*-Variante mit der *Self*-Variante, liegt der Grad zwischen 0,4 und 0,8. Weil das GSI vermutlich zumindest zeitweise durchaus funktioniert, kommt es zu dem geminderten Erfolg der Variante *Self*.

Mit zunehmendem Inzuchtgrad steigt die Abszission. Dies wird auch durch Ergebnisse der Berechnung des Grades der Inzuchtdepression nach VAN TREUREN et al. (1993) bestätigt.

Stress (z. B. durch Konkurrenz mit allen Folgen) ist derjenige Faktor, der zuerst Fruchtansatz, Fruchtgewicht und Samengewicht reduziert, bevor die Samenanzahl verringert wird (FAVRE & STÖCKLIN, 1991). Ein Auskeimungsversuch mit den Samen aller Varianten des Bestäubungsversuches zu einer Verifizierung der Ergebnisse wurde abgebrochen, weil die Samen während der Stratifizierung im Freiland verschimmelten.

MÖGLICHE URSACHEN DER POLLENLIMITIERUNG

Die relativ niedrigen Erträge der Kontrolle im Vergleich zur Fremdbestäubung deuten auf eine Pollenlimitierung am Standort PLANTAGE hin. Das ist umso erstaunlicher, da dort ausreichend genetisch verschiedene Partner vorhanden sind. ASHMAN et al. (2004) geben an, dass eine kleine Populationsgröße die Anzahl kompatibler Partner reduzieren kann, insbesondere für Pflanzen mit Barrieren für Selbstbestäubung – in diesem Fall das GSI und Proterogynie. So kann die Pollenlimitierung in diesem Fall nur quantitativ durch eine geringere Effektivität der vorkommenden Bestäuber im Vergleich zur Handbestäubung erklärt werden oder durch wetterbedingt unvorteilhafte Flugbedingungen für Insekten.

APOMIXIS UND AUTOGAMIE

Entgegen der Erkenntnisse von RASMUSSEN & KOLLMANN (2004b) scheinen sowohl *Apomixis* als auch *Autogamie* möglich zu sein. Allerdings war die Anzahl an experimentellen Wiederholungen in dem hier durchgeführten Versuch sehr gering. Apomixis ist auch in vielen anderen *Sorbus*-Arten möglich, nach SPERENS (1997) z. B. auch bei *Sorbus aucuparia*.

Zudem ließ sich 2011 bei Autogamie die höchste geschätzte Überlebensdauer feststellen. Das könnte die These bestätigen, dass die Ressourcen nach Entfernung aller anderen Blüten der Trugdolde nur in die eine verbliebene Frucht transportiert werden (vgl. STEPHENSON, 1981).

Weder das Fruchtfleischgewicht noch das Einzelsamengewicht sind Indikatoren für den Bestäubungserfolg; vielmehr könnte innerhalb der Frucht eine Konkurrenz um Ressourcen stattfinden. Diese Ergebnisse decken sich mit Versuchen an dem schattentoleranten Eisenbaum *Mesua ferrea* L., bei dem mit sinkender Samenzahl je Frucht ebenfalls das Samengewicht anstieg (KHAN et al., 1999).

3.4.3 Schlussfolgerungen

Die erste Fragestellung dieses Kapitels lautete: „Ist die Vitalität der Bäume – gemessen in morphologischen Merkmalen und der Quantität von Blüten, Pollen und Samen – vom Standort und dem Konkurrenzdruck abhängig?“ Die hier gewonnenen Ergebnisse deuten darauf hin, dass die Fitness und somit der Fortpflanzungserfolg der Elsbeere signifikant vom Standort sowie der dort herrschenden Konkurrenz abhängen. Als ohnehin konkurrenzschwache Baumart stockt die Elsbeere an Standorten, die ihren Fortpflanzungserfolg durch die Einschränkung der Ressourcen Licht, Wasser und Nährstoffe mindern können. Die Entwicklung isolierter Populationen mit geringem Genfluss bedingt zusätzlich Inzuchtdepression; dadurch wird die Produktion vitaler Samen verringert. Die Menge der Belohnung für Blütenbesucher ist also ebenfalls vom Standort und dadurch dem Source-Sink-Verhältnis im Baum abhängig. Es gibt Hinweise auf eine schwache Proterogynie der Elsbeerblüte. Die weibliche Phase der Blüte reicht bis in die männliche Phase der Pollenproduktion hinein. Während der Pollenpräsentation wird auch der meiste Nektar produziert, wodurch Blütenbesucher angelockt werden, die wiederum für eine erfolgreiche Samenproduktion notwendig sind.

Die zweite Frage: „*Unterdrückt das Fortpflanzungssystem der Elsbeere Selbstbestäubung und erreicht die höchsten Samen- und Fruchtbildungsraten durch Fremdbestäubung?*“ wird durch die Ergebnisse des Bestäubungsversuchs beantwortet: Fremdbestäubung führt zum höchsten Fortpflanzungserfolg. Allerdings mündet auch Selbstbestäubung in einem (nicht erwarteten) Bestäubungserfolg; er kann durch ein zeitweise aussetzendes GSI erklärt werden. Die Hinweise auf Pollenlimitierung an der PLANTAGE sind wahrscheinlich auf eine geringe Bestäubungsleistung der Blütenbesucher zurückzuführen.

Aus diesen Ergebnissen lässt sich schliessen, dass sich die Freistellung von Elsbeerpopulationen und die Schaffung lichterere Wälder zur Holzproduktion positiv sowohl auf die generative Fitness der Elsbeere als auch auf den Holzertrag sowie das Angebot von Pollen und Nektar für Blütenbesucher auswirken könnten. Mit diesen Maßnahmen könnte zudem die Biodiversität in vielen Wäldern erhöht werden.

4 Wirbellosengemeinschaften in der Baumkrone und der Laubstreu

4.1 Einleitung: Multitrophische Interaktionen und die Nutzung der Blattmasse als vitalitätseinschränkender Faktor für die Elsbeere

Herbivore Insekten und Pflanzen machen den Großteil aller auf der Erde vorkommenden Arten aus (BECERRA, 2015). Insbesondere der Kronenbereich von Laubbäumen ist ein außergewöhnlich reichhaltiges und diversifiziertes Habitat für viele Pflanzen, Mikroorganismen, Insekten, Säugetiere und Vögel (LEUSCHNER, 2002). Baumkronen sind wahrscheinlich die wichtigsten Bestandteile für Erhalt, Diversität und die Widerstandskraft der Wälder (NADKARNI, 1994).

Die Insektenfauna einer Wirtspflanzenart setzt sich meist aus Generalisten und Spezialisten zusammen (STRONG et al., 1984; BRANDLE & BRANDL, 2001). Die Baumartendiversität wiederum beeinflusst die Vielfalt der in Wäldern lebenden Tiere. So führt eine steigende Heterogenität der Baumarten, der Habitatvielfalt und die damit erhöhte Verfügbarkeit von Ressourcen zu einer höheren Artenvielfalt und damit z. B. auch zu einer höheren Zahl von Arthropoden wie Heteroptera (SOBEK et al., 2009).



Abb. 12 Vielgestaltigkeit der Blätter bei *S. torminalis*: a) Laubaustrieb, b) junge Blätter, c) typisches Blatt, d) Johannaustrieb nach Triebspitzenfegung, e) rote Herbstfärbung, f) gelbe Herbstfärbung.

Unabhängig von der Baumart bedeutet Herbivorie – die Nutzung der Blattmasse als Nahrungsressource insbesondere durch Insekten – für alle Pflanzen eine mehr oder weniger starke Einschränkung ihrer Vitalität. Die Schwächung des Baumindividuums wird häufig durch

Fraß an den Blättern verursacht; Blattverlust ist zugleich ein Entzug von Wasser und Nährstoffen sowie photosynthetisch aktiver Blattfläche. Versuche an *Cirsium spec.*, in denen herbivore Insekten als Faktor ausgeschaltet wurden, deuten auf eine erheblich gesteigerte Samenproduktion und einen höheren Fortpflanzungserfolg im Vergleich zu Herbivoriegeschädigten Pflanzen hin (MARON et al., 2002).

Während Bestäubung und Frugivorie mutualistisch geprägt sind, weil sie Vorteile sowohl für die Pflanze als auch ihre Nutzer bieten, entstehen bei Herbivorie fast ausschließlich Nachteile für den Beuteorganismus, aber Vorteile für die Herbivoren (SCHMIDT, 1999).

Es gibt Hinweise, dass sich Herbivoren und Pflanzen wechselseitig beeinflussen – sogar dahingehend, dass Pflanzen einen größeren Einfluss auf die Populationsdynamik von Herbivoren ausüben als umgekehrt (CRAWLEY, 1989; UNDERWOOD & RAUSHER, 2000). BUCHANAN & UNDERWOOD (2013) hingegen kommen zu dem Schluss, dass Pflanzenmerkmale kaum Einfluss auf Vorkommen und Ausmaß von Blattfraß haben. Nach MÜLLER (2008) spielen die Blattdicke sowie weitere diverse Eigenschaften der Cuticula für herbivore Insekten eine wichtige Rolle. Mit diversen strukturellen und biochemischen Mechanismen als Bestandteil ihrer Abwehr können Pflanzen die Biologie von Herbivoren beeinflussen (WAR et al., 2012).

Die in der Baumkrone vorkommenden Tiere, Tiergruppen und –gemeinschaften stehen untereinander in vielfältiger Weise in Beziehung. Durch die Interaktionen von Pflanzen und herbivoren Insekten entwickelten Pflanzen im Rahmen der Koevolution ein breites Spektrum an Abwehrmechanismen, die sich in zwei Kategorien aufteilen lassen: Die *konstitutive Abwehr*, mit der die Pflanze dauerhafte physikalische und chemische Barrieren aufbaut, sowie die *induzierte Abwehr*, die durch den Fraß von Insekten ausgelöst wird (CHEN, 2008). Viele Gene und biochemische Wirkungspfade, die durch Insektenfraß aktiviert werden, sind auch bei der Immunantwort auf Krankheiten oder anderen Stressoren involviert (WALLING, 2000).

Aus funktionsökologischer Sicht können herbivore Insekten anhand ihrer Mundwerkzeuge und der Art und Weise ihrer Nutzung der Wirtspflanze in unterschiedliche Fraß- oder Nahrungsgilden eingeteilt werden (vgl. STRONG et al., 1984; HERRERA & PELLMYR, 2008). Herbivore mit kauenden Mundwerkzeugen fressen an Blättern, Wurzeln, Borke oder Früchten. Die Pflanzensaftsauger sind hingegen Herbivore mit stechend-saugenden Mundwerkzeugen. Zudem gibt es noch gallbildende und minierende Insekten.

Blattroller-Raupen treten als „Ökosystem-Ingenieure“ auf, weil sie die Verteilung von Ressourcen verändern und anderen Spezies neue Habitate schaffen ohne selber trophisch auf den Wirt (den Baum) einzuwirken. VIEIRA & ROMERO (2013) sehen diese Raupen auf Grund ihrer Ubiquität sogar als Schlüsselgruppe an, die dazu beiträgt, die Arthropoden-Gemeinschaften auf Pflanzen zu strukturieren.

Die an der Pflanze vorkommenden Herbivoren bilden wiederum eine Ressource für eine Vielzahl von Prädatoren und Parasitoiden oder stellen eine indirekte Nahrungsressource dar – z. B. durch die Bereitstellung von Honigtau.

Projiziert auf die trophischen Ebenen stellt sich die Elsbeere in der vorliegenden Untersuchung als Primärproduzent dar, während sich die herbivoren Insekten sowie ihre Fraßfeinde und

Nutzer als Konsumenten mehrerer Ordnungen einteilen lassen. Tiergruppen und -gemeinschaften stehen nicht nur zu ihren Wirtspflanzen sondern auch untereinander in vielfältiger Weise in Beziehung. So findet z. B. eine Regulierung der Herbivoren an Pflanzen durch Prädatoren und Parasiten statt. Die Zusammensetzung der Wirbellosengemeinschaften im Kronenraum der Elsbeere lässt also Rückschlüsse auf multitrophische Interaktionen innerhalb dieser Gemeinschaften zu – und somit auch auf das Ausmaß der Blattnutzung durch herbivore Insekten.

Anhand der Klassifizierung der Schadbilder können die Verursacher identifiziert werden – blattkauende und -saugende Insekten und deren Larvenstadien. Einige Insekten (und auch Säugetiere) haben sich auf bestimmte Entwicklungsstadien von Pflanzen spezialisiert, z. B. auf junge Triebe. Durch den Fraß der jungen Blätter können Energiehaushalt und Morphologie der Pflanze so verändert werden, dass Nottriebe geschoben (z. B. Johannistriebe, Abb. 12d) und/oder Früchte abgeworfen werden.

Die vielfältigen Studien und Aussagen zur Herbivorie lassen zumindest keinen Zweifel daran, dass die Vitalität von Pflanzen nicht nur durch Licht, Klimafaktoren, Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit sowie Konkurrenz beeinflusst wird sondern auch durch Herbivorie (TSCHARNTKE, 1991).

HERBIVORIE UND BIODIVERSITÄT

Mit zunehmendem Alter von Baumbeständen steigt auch die Artenvielfalt der herbivoren Insekten (vgl. SCHOWALTER, 1995; JEFFRIES et al., 2006). Wie ABDALA-ROBERTS et al. (2015) in Versuchsreihen feststellten, kann die Diversität von Baumarten Herbivorie vermindern – dieser Effekt tritt jedoch nicht bei einer Mischung unterschiedlicher Genotypen derselben Baumart auf. Allerdings greift dieser Schutz nur bei Angriffen von spezialisierten Herbivoren, nicht jedoch bei Generalisten (vgl. SOBEK, 2008). Die Schäden fallen umso geringer aus, je höher die Baumarten-Diversität ist (GUYOT et al., 2015). ALALOUNI et al. (2014) vermuten als Grund dafür die sog. Assoziationsresistenz.

DETRITIVORIE

Die Laubstreu und ihre Zersetzung erfüllen zwei zentrale Funktionen in Wald-Ökosystemen: Abgeworfenes Laub und Nadeln sind unverzichtbare Bestandteile der Nähr- und Kohlenstoff-Kreisläufe, und sie bilden darüber hinaus eine Schicht, die den Boden schützt und sein Mikroklima reguliert (SAYER, 2006); außerdem beschleunigt die Kombination von Herbivorie und Detritivorie das Nährstoff-Recycling (SEASTEDT & CROSSLEY, 1984). Neuere Studien weisen auf die Bedeutung der Ökosystemdienstleistungen der Bodenfauna hin; ihre Einbeziehung insbesondere bei wissenschaftlich basierten Schutzmaßnahmen spielt eine immer größere Rolle (DECAËNS et al., 2006). Invertebraten werden sogar als "Ökosystem-Ingenieure" beschrieben, die zu den bestmöglichen Indikatoren für Bodenqualität zählen (LAVELLE et al., 2006).

Bodenarthropoden werden nach ihrer jeweiligen Größe in Gruppen eingeteilt:

1. Megafauna (20 – 200 mm): kleine Vertebraten, z. B. Lurche, Reptilien und Mäuse

2. Makrofauna (2 – 20 mm): z. B. Enchyträen, Regenwürmer, Schnecken, Spinnen, Asseln, Tausendfüßer, div. Insekten und Insektenlarven
3. Mesofauna (0,2 – 2 mm): z. B. Rädertiere, Fadenwürmer, Milben, Springschwänze
4. Mikrofauna: (0,002 – 0,2 mm): Einzeller und kleine Fadenwürmer

Als Primär-Zersetzer fungieren hauptsächlich Pilze, Bakterien, Protozoen und Nematoden. Ihr Bestand wird u. a. durch unterirdisch lebende Makroarthropoden reguliert. Diese Arthropoden spielen eine zentrale Rolle bei der Laubstreuersetzung und dem Nährstoff-Recycling – hauptsächlich in Wäldern mit ausgeprägten Streuschichten und starker Prägung durch Pilze (MOORE et al., 1988). Totholz (ca. 10 m³/ha) erweist sich als wichtige Strukturkomponente (JABIN et al. 2004); es dient als Habitat für viele saprophage Spezies und verbessert damit die Nährstoffversorgung. Durch den hohen Anteil an zoophagen Boden-Makroarthropoden kann Totholz auch zur Reduktion von forstwirtschaftlich unerwünschten „Schädlingen“ beitragen.

Die Vernetzung sowohl innerhalb der endogäischen wie auch der hypergäischen Lebensgemeinschaften an Pflanzen – und insbesondere die Vernetzung dieser beiden Sphären miteinander – sind für das Verständnis dieser Gemeinschaften essentiell. So kommen WARDLE et al. (2004) zu dem Ergebnis, dass sich unterschiedliche Konstellationen von Aphididae (überirdisch) in ebenso unterschiedlichen, kaskadierenden „Wirkwellen“ über mehrere trophische Ebenen auf die primären, sekundären und sogar tertiären Bodengemeinschaften auswirken und dort die Zusammensetzung, Diversität und Anzahl der Nutzer verändern. Zudem beeinflussen die Herbivoren im Kronenbereich die Laubstreuersetzung, indem sie durch ihre Fraßmuster Blattränder schaffen, an denen die Bodendetritivoren leichter und schneller ansetzen können.

BESCHREIBUNG AUSGEWÄHLTER TIERGRUPPEN

Heteroptera

Aufgrund ihrer hohen ökologischen Ansprüche an biotische und abiotische Faktoren eignen sich Wanzen sehr gut als Indikatororganismen. ACHTZIGER et al. (2007) befürworten einen Einsatz von Heteroptera als Indikatorarten im Naturschutz, u. a. da sie ein sehr günstiges Verhältnis der vorhandenen ökologischen Bandbreite zur Gesamtartenzahl aufweisen, sie in unterschiedliche trophische Ebenen eingeordnet werden können und zudem eine hohe räumliche Sensitivität bei geringer Raumnutzung und geringem Migrationspotenzial aufweisen. Außerdem haben viele Arten hohe Ansprüche an Klima und Habitatstrukturen und zum Teil auch an Totholzvorkommen (DOROW, 2002). Heteroptera eignen sich auch für eine Biotopbewertung (ALBRECHT, 1997) und für die Beurteilung von Waldbeständen (SCHUBERT, 1998). FLÜCKIGER (1999) wies eine Korrelation von Heteroptera mit der Waldrandqualität nach. OBRIST & DUELLI (1998) zeigten, dass die Diversität von Wanzen in Agrarökosystemen neben Käfern und Hautflüglern sogar die höchste Korrelation mit der gesamten Arthropoden-Diversität aufwies.

Die Elsbeerlaus – *Dysaphis aucupariae*

Im Frühjahr fiel an den Elsbeeren ein starker Befall von Blattläusen auf. Er kann 1 - 4 Wochen nach dem Laubaustrieb so massiv werden, dass einige Bäume sogar alle Blätter abwerfen, weil sie völlig vergilbt sind (mündliche Mitteilung Ludwig Albrecht, Remagen, 17.09. 2015 und Norbert Mayer, Michelbach, 09.10.2011). Verursacher war die Elsbeerlaus, eine – wie sich im Laufe der Studie herausstellte – sehr seltene Art, die in Deutschland vermutlich ausschließlich an *Sorbus torminalis* zu finden ist (DRANSFIELD, 2017). Weiteres zu dieser Art u. a. in Kap. 4.2.5, 4.3.5 und 4.4.4.

FRAGESTELLUNGEN

Im Hinblick auf die vielfältigen Themen dieses Teils der Studie wie Biodiversität, Herbivorie, Detritivorie und die Lebensgemeinschaften in der Baumkrone der Elsbeere sollen in diesem Kapitel folgende Fragestellungen beantwortet werden:

1. Wie unterscheidet sich die Biodiversität der Lebensgemeinschaften an beiden Standorten? Und wird durch den höheren Grad der Natürlichkeit am HIRSCHBERG eine höhere Biodiversität nachgewiesen?
2. Lässt sich bei zunehmender Diversität der Lebensgemeinschaften in der Baumkrone eine Abnahme der Herbivorie feststellen?
3. Ist die Elsbeerlaus *Dysaphis aucupariae* eine sekundäre Nahrungs- und Lebensraumressource auf der Elsbeere und wenn ja, für welche Tiergruppen?
4. Findet am natürlichen Standort HIRSCHBERG die Umsetzung der Laubstreu aufgrund höherer biologischer Aktivität in einem kürzeren Zeitraum statt?

4.2 Material und Methoden

4.2.1 Erfassung der Wirbellosen im Kronenbereich

FLUGFENSTERFALLE (EKLEKTOR)

In den Jahren 2011 bis 2013 wurden die Flugfensterfallen hauptsächlich zur Erfassung der Blütenbesucher aufgehängt (Abb. 13). Dazu hingen je 2-3 Fallen/Standort für die Dauer einer Woche zur Blütezeit und jeweils 1-2 Wochen danach über die selbe Dauer in der Baumkrone, um Unterschiede in den Artengemeinschaften fliegender Insekten während und nach der Blüte bestimmen zu können. Die Flugfensterfallen waren zusätzlich zu der unteren Fangflasche mit einer Kopfdose ausgestattet, um auch Insekten zu fangen, die nach der Kollision mit der Scheibe nach oben aufsteigen. Die Fangflüssigkeit war Glycol, das im Verhältnis 1:1 mit Aqua dest. gemischt und zusätzlich mit einem Tropfen geruchlosem Netzmittel versetzt wurde.

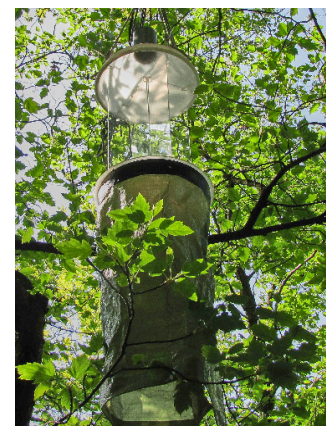


Abb. 13 Flugfensterfalle; *S. torminalis*, HIRSCHBERG.

KLOPFSCHIRM

Von April bis August 2011 wurden am Standort PLANTAGE insgesamt 9 Mischproben und am Standort HIRSCHBERG 8 Mischproben mit dem Klopfschirm gesammelt. Dazu wurden am HIRSCHBERG alle erreichbaren Äste mit dem Klopfstock dreimal unmittelbar hintereinander im Abstand von einer Sekunde abgeklopft; an der PLANTAGE wurde das Prozedere an jeweils 6 Bäumen durchgeführt. Die in den Klopfschirm gefallenen Tiere wurden in Alkohol überführt und eine Mischprobe von allen Bäumen des Standorts für jeden Probenahmetermin hergestellt.

DETERMINATION UND GILDENEINTEILUNG

Für jede Fangperiode wurde das Tiermaterial sortiert und mit SCHAEFER & BOHLKEN (2000) bis auf Gattungsniveau bestimmt.

Soweit es möglich war, wurde die Bestimmung bis zu einem Niveau fortgeführt, auf dem das Taxon einer Ernährungsweise bzw. einer der folgenden Megagilden zugeordnet werden konnte. Diese wurden unterteilt nach *Phytophagen*, *Prädatoren*, *Parasiten* und *Nutzern von Honigtau*. Zudem wurden einige Gruppen mit omnivorer, saprophager/mykophager oder nicht eindeutiger Ernährungsweise in *Sonstige* eingeteilt. Bei den Phytophagen wurden die Gilden nach *Blattsaugern* und *Blattkauern*, *Blütenbesuchern* und *Detritivoren* eingeteilt.

HETEROPTERA

Die Unterordnung Heteroptera wurde bis zur Art durch Dr. Martin Goßner (Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf, Schweiz; vorher, Technische Universität München) determiniert. Die autökologischen Klassifizierungen sind den Wanzen-Bänden 1-3 (WACHMANN et al., 2004; WACHMANN et al., 2006; WACHMANN et al., 2007) und GOßNER (2008) entnommen. Die Arten wurden klassifiziert nach Habitatspezialisierung, Fraßgilde (phytophag, zoophag inkl. aphidophag, zoo-phytophag oder omnivor) und Nahrungsspezialisierung (stenophag, oligophag und polyphag). Nahrungsgilden wurden auf der Grundlage von adulten Tieren klassifiziert.

Der Plan, die Auswertungen mit einer Principal Component Analysis (PCA) durchzuführen, musste verworfen werden, da die Daten nominalskaliert und nicht normalverteilt sind. Die Auswertung der Zusammenhänge zwischen Standort und autökologischen Einordnungen der Arten erfolgte deshalb mit einem χ^2 -Test. Zudem lag die erwartete Häufigkeit unter 5, was den exakten Test nach Fisher erfordert. Zur Überprüfung der Effektstärke wurde Cramérs V verwendet.

STANDORT UND WITTERUNG

Standortbeschreibungen und Witterung während der Untersuchungszeiträume sind den Kapiteln 2.1 und 2.2 zu entnehmen.

4.2.2 Ökologische Indizes

DER SHANNON-INDEX

Die Diversität einer Artengemeinschaft wurde mit dem Index nach SHANNON & WEAVER (1976) berechnet; bei der Berechnung wird sowohl die Artenzahl als auch die Individuenverteilung berücksichtigt.

Formel 4 SHANNON-Index: Berechnung der Diversität einer Artengemeinschaft

$$H_s = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \quad \text{mit} \quad p_i = \frac{n_i}{N}$$

H_s = Diversität bezogen auf Artenzahlen
 S = Gesamtzahl der Arten
 p_i = Wahrscheinlichkeit des Auftretens der Art i
 N = Gesamtindividuenzahl
 n_i = Individuenzahl der Art i

Auch für den Vergleich von Untersuchungsflächen wurde der SHANNON-Index berechnet. Um erkennen zu können, ob ein Diversitätswert anhand der Artenzahl oder einer gleichmäßigen Verteilung der Individuen zustande kommt, wurde die Evenness nach dem Diversitätsindex gemäß SHANNON & WEAVER (1976) errechnet. Die Evenness ergibt sich aus der Relation des errechneten Diversitätswertes mit der bei gleicher Artenzahl maximal möglichen Diversität.

Formel 5 Berechnung der Evenness

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

E_s = Evenness für den SHANNON-Index
 H_s = Diversität bezogen auf Artenzahlen
 S = Gesamtzahl der Arten

Der Höchstwert der Evenness liegt bei 1,0. Je stärker eine oder wenige Arten vorherrschen, desto mehr tendiert die Evenness gegen 0. Werte bis etwa 0,4 weisen auf die Dominanz einzelner Arten bei allgemeiner Artenarmut hin, hohe Werte hingegen auf artenreiche Zönosen mit annähernd gleichen Häufigkeiten aller Arten (vgl. DIERSCHKE, 1994).

BERECHNUNG DER ARTIDENTITÄT (SÖRENSEN-INDEX)

Der SÖRENSEN-Index berücksichtigt nur die Zahl der gemeinsamen Arten und dient zum einfachen Vergleich von Artengemeinschaften. Dabei liegt der Quotient zwischen 0% (geringste Ähnlichkeit) und 100% (vollständige Ähnlichkeit). Der SÖRENSEN-Index reagiert zwar sensibel auf seltene, indikatorisch bedeutsame Arten, ist dadurch allerdings auch anfällig für habitatfremde Arten und Ubiquisten.

Formel 6 Berechnung des SÖRENSEN-Index

$$\text{Sørensen-Index} = \frac{2G}{(SA+SB)} * 100$$

G = Zahl der in beiden Gebieten gemeinsam vorkommenden Arten
 SA, SB = Zahl der in Gebiet A bzw. in Gebiet B vorkommenden Arten

BERECHNUNG DER DOMINANZ UND DOMINANZIDENTITÄT NACH RENKONEN

Als Dominanz (D_A) wird die relative Individuenzahl einer Art in Relation zu der gesamten Individuenzahl aller Arten verstanden.

Formel 7 Berechnung der Dominanz der Art A in einer Artengemeinschaft

$$D_A = \frac{G_A}{G_S} \times 100\%$$

G_A = Zahl der determinierten Individuen der Art A

G_S = Summe der determinierten Individuen aller Arten

Die Klassifikation der Dominanz folgt der logarithmischen Einteilung von ENGELMANN (1978) in MÜHLENBERG (1993) (Tab. 12). Nach ENGELMANN (1978) machen die Individuen der Klassen *eudominant*, *dominant* und *subdominant* zusammen etwa 85% der Individuen und 1/3 der Arten eines Untersuchungsgebiets aus. Diese Faustformel gilt für „normale“ Standorte, Abweichungen sind jedoch von Standorten mit extremen, einseitigen Bedingungen bekannt. Die Dominanzstruktur „normaler“ Standorte gleicht näherungsweise einer logarithmischen Kurve. Die Strukturkurven kennzeichnen die Dominanzstruktur einer Biozönose und das Beziehungsgefüge zwischen Artenzahl und Individuenbestand. Eine steile Kurve weist auf einseitige Verhältnisse, eine flache Kurve hingegen auf ausgeglichene Verhältnisse der Biozönose hin.

Tab. 12 Dominanzklassen nach ENGELMANN (1978)

Einteilung	Dominanzklasse	% der Individuen
Hauptarten	eudominant	32,00 - 100,00
	dominant	10,00 - 031,90
	subdominant	03,20 - 009,90
Begleitarten	rezedent	01,00 - 003,10
	subrezedent	00,32 - 000,99
	sporadisch	00,00 < 000,32

Die Dominanzidentität oder die RENKONEN'sche Zahl ist ein Maß für die Ähnlichkeit von zwei Fundorten bezogen auf die Dominanzen der gemeinsam darin vorkommenden Arten. Die Berechnung der Dominanzen der gemeinsamen Arten zweier Fundorte erfolgt prozentual; von den beiden Dominanzwerten einer Art fließt der jeweils kleinere Wert in die weitere Berechnung ein.

Da neben der Artenzahl auch die Individuensummen berücksichtigt werden, die sich weitaus stärker unterscheiden als die Artenzahlen, ist die Dominanzidentität in der Regel niedriger als die Artidentität.

Formel 8 Berechnung der RENKONEN'schen Zahl

$$Re(\%) = \sum_{i=1}^G \min D_{A,B} \text{ wobei } D = \frac{n_A}{N_A} \text{ bzw. } \frac{n_B}{N_B}$$

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

i = Art i

Re = RENKONEN'sche Zahl

G = Zahl der gemeinsamen Arten

n_A, B = Individuenzahl der Art i in Gebiet A bzw. B

N_A, B = Gesamtindividuenzahl aus Gebiet A bzw. B

Die Dominanzidentität gewichtet die häufigen Arten zweier Fundorte am stärksten. Gemeinsame Arten, von denen zumindest in einem Gebiet nur wenige Individuen gefangen wurden, werden kaum repräsentiert. Die Dominanzidentität ist nur in geringem Maße abhängig von der Stichprobengröße.

4.2.3 Schmetterlingszucht: Die Elsbeere als Raupenfutterpflanze

Raupen der Lepidoptera, welche die untersuchten Elsbeeren als Futterpflanze nutzten, konnten häufig nicht bis auf Artniveau bestimmt werden. Deshalb wurden diese in den Jahren 2011 und 2012 jeweils getrennt nach Untersuchungsstandort gesammelt und in mit Gaze bespannte Zuchtkästen gesetzt. Sie wurden dort alle 3 - 6 Tage ausschließlich mit Raupenfutter von Elsbeeren versorgt. Zur Verpuppung der Tiere wurden innerhalb des Zuchtkastens separate Behälter mit Erde, Moos und Gaze bereitgestellt. Nach dem Schlupf der Adulten wurden diese in Ethylacetat überführt, präpariert und soweit wie möglich nach RENNWALD & RODELAND (2017) und KOCH (1984) bestimmt. Von den insgesamt ca. 35 Raupen-Morphospezies, die in die Anzuchtkästen verbracht wurden, war jede Spezies entweder durch einzelne Tiere oder aber durch mehrere Individuen vertreten.

4.2.4 Erfassung und Quantifizierung der Fraßmuster und Schadbilder an den Laubblättern

Die erfassten Schadbilder an den Laubblättern wurden in folgende Kategorien mit biotischen und abiotischen Ursachen eingeteilt: Läusebefall, Milbenbefall, Lochfraß, Vergilbung, vertrocknete Blätter. Zudem wurde die Gesamtschädigung der Blätter je Baum berechnet, bei der auch nicht klassifizierbare, äußerliche Blattschäden miteinbezogen wurden (Abb. 15). Diese Berechnung bezieht sich nicht auf die reine Blattfläche sondern auf den geschätzten prozentualen Anteil der geschädigten Blätter je Baum.

4.2.5 Blattläuse: Quantitative Erfassung und ihre Funktion als sekundäre Nahrungsressource

Um die Größenordnung des *Dysaphis*-Befalls einordnen zu können, wurden die Blattläuse rein über die Schätzung der geschädigten Blätter pro Baum in die Schadklassen nach WINT (1983) eingeteilt (Kap. 4.3.4).

Zur Erfassung der Anzahl der Läuse pro Blatt und derjenigen Tiere, die die Läuse als sekundäre Nahrungsressource an der Elsbeere nutzen, wurde zuerst das Blatt nummeriert und dann die Zahl der Läuse pro befallenem Blatt geschätzt (mit Unterscheidung lebend/tot). Zusätzlich wurde verzeichnet, ob das Blatt durch die Saugtätigkeit der Läuse eine Pseudogalle gebildet, also sich eingedreht hatte, oder ob es seine Form mehr oder weniger beibehalten hatte. Die Blätter wurden durchnummeriert und die dazugehörigen Tiere in ein Glas mit derselben Nummer überführt. Die Tiere, die in oder an den von Läusen beschädigten Blättern gefunden wurden, wurden in ein Glas mit der entsprechenden Blattnummer in Alkohol überführt und mindestens bis zur Gattung bestimmt.

4.2.6 Laubstreuzersetzung und daran beteiligte Tiergruppen

In einem Versuch sollten diejenigen Tierarten erfasst werden, die an der Umsetzung der Elsbeerstreu und ihrer Nutzung als Lebensraum beteiligt waren (Makrofauna, 2-20 mm und Mesofauna 0,2-2 mm); außerdem sollten Dauer und Verlauf der Streuzersetzung dokumentiert werden.

VERSUCH ZUM UMSATZ DER LAUBSTREU

Dazu wurden 60 Netzbeutel hergestellt, sog. *Litterbags* aus einem Polyethylen (PE)-Netz mit einem Maß von ca. 150 x 150 mm und einer Maschenweite von ca. 6 mm. Als Material wurde PE gewählt, da es sehr wetterbeständig, geruchs-, geschmacksneutral und biegsam ist. Die Wahl der o.g. Maschenweite war ein Kompromiss, der einerseits die Makrofauna in die Beutel gelangen ließ, andererseits aber den Verlust bereits verrottender Streubestandteile möglichst gering hielt. Das Laub wurde Anfang Oktober 2010 und 2012 gesammelt. Die Blätter wurden aufgrund ihrer Unversehrtheit ausgewählt, d. h. es wurden lediglich Blätter gesammelt, die visuell keinerlei erkennbaren Fraßspuren aufwiesen. Zudem wurden nur Blätter entnommen, die als oberste Schicht auf der Laubstreu lagen oder aber durch leichtes Schütteln vom Baum fielen. Anschließend wurden die Blätter einzeln von anhaftenden Partikeln befreit, mit destilliertem Wasser gereinigt und dann im Trockenschrank 72 Stunden lang bei 50° C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet. Die Blätter durften während der gesamten Behandlung keinen Bruch erleiden, um für die an der Zersetzung beteiligten Tiere keine zusätzlichen Eintrittspforten zu schaffen und damit eine Verfälschung des Experiments durch eine schnellere Zersetzung zu fördern.

Direkt nach der Trocknung wurden die Blätter bei Zimmertemperatur mit einer Feinwaage mit einer Genauigkeit von 0,01 g auf eine definierte Menge an Blättern pro Beutelfüllung eingewogen. Vor dem Befüllen der Netzbeutel mit der Laubstreu wurden die Blätter mit destilliertem Wasser befeuchtet, um sie geschmeidiger zu machen und Bruch zu vermeiden. Die Beutel wurden mit einer Angelschnur verschlossen und mit nummerierten Etiketten unter Angabe der genauen Befüllmenge versehen.

Der Versuch fand 2010/2011 am Standort PLANTAGE statt; in diesem Versuch wurde jeder Beutel mit 4 g Blättern befüllt. Im Jahr 2012/2013 wurde der Versuch am HIRSCHBERG durchgeführt, wobei die Blattmenge auf je 2 g je Beutel verringert werden musste, da die Blätter sehr viel dünner waren – für 4 g Blätter wären die Beutel zu klein gewesen. Die

Versuche starteten jeweils ab Oktober/November und liefen bis ca. Anfang Juni des Folgejahres. Die Litterbags wurden flach auf den Boden gelegt und mit handelsüblichen Zeltheringen aus Aluminium fixiert. Zum Schutz vor Säugetieren wurden die Beutel durch einen mit starken Heringen fixierten Drahtkäfig aus einer umgebogenen Stahlbetonmatte geschützt (Abb. 14).

Über den Winter und bis zum Juni des Folgejahres wurden die Beutel in regelmäßigen Abständen eingeholt und ihr Inhalt direkt vor Ort in einzelne Plastikbeutel gefüllt. Anschließend wurde die Laubstreu – nach dem Absammeln der Tiere und Bestimmung des Zersetzungsstadiums – im Labor beutelweise in Porzellanschälchen überführt und wiederum 72 h bei 50° C im Trockenschrank bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und gewogen.



Abb. 14 Die ausgebrachten Litterbags am HIRSCHBERG im Jahr 2013, geschützt vor Wildschweinen und dem Tritt anderer Säugetiere, unter einem Käfig aus einer umgebogenen Stahlbetonmatte. Die Vergrößerung zeigt einen Litterbag unter Laubstreu.

TIERBESATZ

Der abgesammelte Tierbesatz wurde in Alkohol überführt und bis zur Ordnung ggf. auch bis zur Familie nach SCHAEFER & BOHLKEN (2000) bestimmt, um die Tiere in Nahrungsgilden einteilen zu können. Da einige nur bis zur Ordnung bestimmt werden konnten, konnte die Einteilung in Nahrungsgilden nicht immer eindeutig stattfinden. Die Einteilung umfasste folgende Gilden: (*Überwiegend*) *Saprophage*, *Prädatoren* und *Div. Ernährungsweisen*.

BESTIMMUNG DER FRAßBILDER UND DER ZERSETZUNGSVORGÄNGE

Bei ihrer Nahrungsaufnahme hinterlassen Bodentiere charakteristische Fraßbilder, die Rückschlüsse auf die beteiligten Organismen zulassen. Die anschließend beginnenden Zersetzungs Vorgänge verlaufen nach einer mehr oder weniger festen Abfolge, innerhalb derer

mehrere Stadien durch Besiedlungen mit Mikroorganismen gekennzeichnet sind. Fraßtätigkeit und mechanische Zerkleinerung durch Springschwänze, Hornmilben und Diptera bereiten dann den Weg für die endgültige Umsetzung durch Pilze, Mikroorganismen und Würmer.

Zur Bestimmung des Zersetzungsvorgangs wurden je 50 Blätter aus bereits im Freiland ausgelegten Beuteln (vor der Trocknung zur Rückwaage) mit destilliertem Wasser gesäubert und auf eine Leuchtplatte gelegt, um die Zersetzungsmuster zu dokumentieren. Dazu wurde das Bildverarbeitungsprogramm ImageJ (OpenSource) verwendet, um bestimmte Fraßmuster und Schadbilder auszumessen und in Bezug zur gesamten Blattfläche zu setzen. Das Vorgehen ist in Abb. 15 dokumentiert.

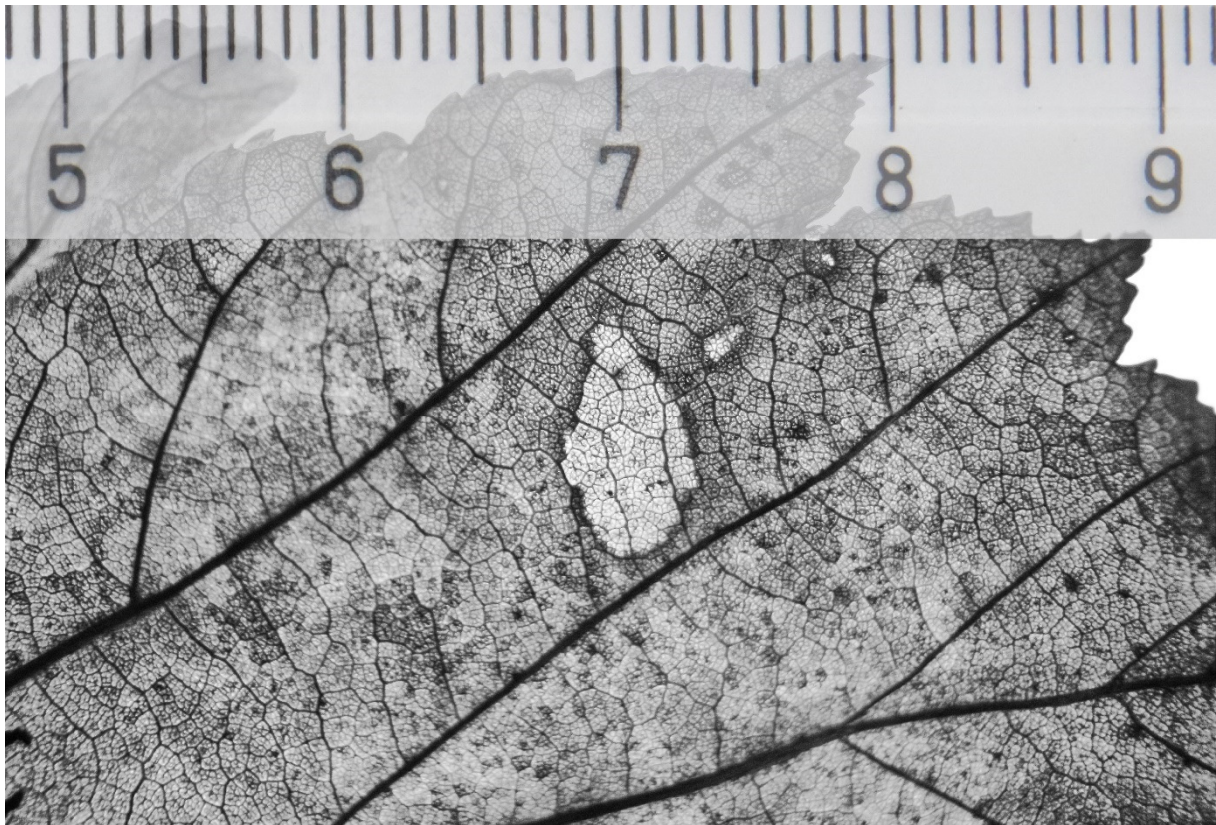


Abb. 15 Foto eines Elsbeerblatts zum Vermessen der Fraß- und Verwitterungsbilder mit dem Programm ImageJ; mit Maßstab in cm/mm.

Schadbilder wurden unterschieden nach Fraßvorgängen von Tieren und Zersetzungsvorgängen durch primäre Bakterien und Pilze. Die Einteilung der Fraßschäden an Laubblättern erfolgte nach LABANDEIRA et al. (2007) und ZACHARIAE (1967). Die Schäden werden nach folgenden Fraßbildern unterschieden, die auch häufig in dieser zeitlichen Abfolge auftreten, sich aber auch überschneiden und somit nebeneinander existieren können.

1. **Fensterfraß:** Eine Blattepidermis wird gefressen und die andere Seite bleibt bestehen, häufig verursacht durch Collembola und Oribatida. Die Löcher schaffen Eintrittsporten für Mikroorganismen.
2. **Minierfraß:** Zwischen der oberen und unteren Epidermis – der Cuticula – werden Minen in das Blattparenchym gefressen.

3. **Lochfraß:** Entsteht häufig durch hinzukommende Diptera-Larven, die auch am Fenster- und Randfraß teilnehmen.
4. **Skelettfraß:** Mit zunehmender Auflösung der Blattstruktur nimmt auch der Skelettfraß durch Diptera-Larven, Oribatida, Isopoda, Diplopoda, Dermaptera sowie Gastropoda zu.

Nach dem Fraß durch Tiere folgt die weitere Zersetzung durch Pilze und Bakterien. Anschließend wird diese zerkleinerte Masse durch Enchyträen und Lumbricidae verarbeitet.

Weiterhin wurde die Skelettstruktur – die Verwitterung der gesamten Struktur des Blatts – sowie der Randschaden klassifiziert; dessen Fläche konnte aufgrund der irregulären Elsbeer-Blattform allerdings nur geschätzt werden.

4.3 Ergebnisse

4.3.1 Die Kronengemeinschaften auf Ordnungs- und Gildenniveau

Während der Vegetationsperiode 2011 wurden am HIRSCHBERG insgesamt 1428 Individuen gesammelt, an der PLANTAGE 3001 Individuen. Diese wurden soweit bestimmt, dass sie in Nahrungsgilden eingeteilt werden konnten (Tab. 13).

Tab. 13 Klopfschirmproben von *S. torminalis*, 2011: Arthropoden-Taxa und -Gilden (L=Larve) an den Standorten P=PLANTAGE und HB=HIRSCHBERG

Ordnung	Taxon	HB	P	Gilde
Arachnida Cuvier, 1812	Araneae Clerck, 1757	160	168	Prädator
Coleoptera Linnaeus, 1758	Coccinellidae (L) Latreille, 1807	0	92	Prädator
Coleoptera Linnaeus, 1758	Coccinellidae Latreille, 1807	0	77	Prädator
Coleoptera Linnaeus, 1758	Coleoptera div.	134	214	phytohag
Collembola Lubbock, 1870	Collembola Lubbock, 1870	85	0	phytohag
Dermaptera de Geer, 1773	Dermaptera de Geer, 1773	20	48	Sonstige (u.a. Präd.)
Diptera Linnaeus, 1758	Syrphidae (L.) Latreille, 1802	0	2	Prädator
Diptera Linnaeus, 1758	Diptera Linnaeus, 1758	53	90	phytohag
Orthoptera Chopard, 1920	Ensifera Chopard, 1920	13	0	Sonstige
Hemiptera Linnaeus, 1758	Hemiptera Linnaeus, 1758	568	2063	Tab. 15: Hemiptera
Hymenoptera Linnaeus, 1758	Hymenoptera Linnaeus, 1758	166	67	Tab. 14: Hym.
Isopoda Latreille, 1817	Isopoda Latreille, 1817	1	0	Sonstige (detritivor)
Lepidoptera Linnaeus, 1758	Lepidoptera (L.) Linnaeus, 1758	53	57	phytohag
Lepidoptera Linnaeus, 1758	Lepidoptera Linnaeus, 1758	23	29	phytohag
Neuroptera Linnaeus, 1758	Neuroptera (L.) Linnaeus, 1758	5	8	Prädator
Neuroptera Linnaeus, 1758	Neuroptera Linnaeus, 1758	2	19	phytohag
Opiliones Sundevall, 1833	Opiliones Sundevall, 1833	1	10	phytohag
Mecoptera Hyatt & Arms, 1891	Panorpa Linnaeus, 1758	1	1	Prädator
Psocoptera Shipley, 1904	Psocoptera Shipley, 1904	35	23	Sonstige (u.a. myk.)
Thysanoptera Haliday, 1836	Thysanoptera Haliday, 1836	15	8	phytohag
Trombidiformes Reuter, 1909	Prostigmata Kramer, 1877	93	25	phytohag
Summe		1428	3001	

Die Einteilung der Hymenoptera und Hemiptera in Nahrungsgilden ist den folgenden Tabellen (Hymenoptera Tab. 14; Hemiptera Tab. 15) zu entnehmen. Diese Ordnungen zeichnen sich durch differenzierte Ernährungsweisen aus.

Tab. 14 Klopfschirmproben von *S. torminalis*, 2011: Hymenoptera-Familien und -Gilden an den Standorten HB=HIRSCHBERG und P=PLANTAGE

Unterordnung	Überfamilie	Familie	HB	P	Gilde
Apocrita Gerstaecker, 1867	Vespoidea Latreille, 1802	Formicidae Latreille, 1802	62	28	phytophag/ Honigtau
	Vespoidea Latreille, 1802	Tiphiidae Leach, 1815	1	2	parasitoid
	Vespoidea Latreille, 1802	Pompilidae Latreille, 1804	1	1	parasitoid
	Chalcidoidea Latreille, 1817	–	40	11	parasitoid
	Ichneumonoidea Latreille, 1802	Ichneumonidae Latreille, 1802	15	12	parasitoid
	Ichneumonoidea Latreille, 1802	Braconidae Burmeister, 1829	43	8	parasitoid
	Cynipoidea Latreille, 1802	Cynipidae Latreille, 1802	1	1	phytophag
	Apoidea Latreille, 1802	Apiformes (o. Rang) Brothers, 1975	0	2	phytophag
Symphyta Gerstaecker, 1867	Megalodontesoidea	Pamphiliidae Cameron, 1890	1	1	phytophag
	Tenthredinoidea Latreille, 1803	Tenthredinidae Latreille, 1802	0	1	Prädator
	Tenthredinoidea Latreille, 1803	–	2	1	Sonstige
Σ			166	68	

Tab. 15 Klopfschirmproben von *S. torminalis*, 2011: Hemiptera-Unterordnungen, -Überfamilien und -Gilden an den Standorten HB=HIRSCHBERG und P=PLANTAGE

Ordnung	Unterordnung	Überfamilie	HB	P	Gilde
Hemiptera Linnaeus, 1758	Heteroptera Latreille, 1810	-	72	51	Prädator
	Heteroptera Latreille, 1810	-	8	10	phytophag
	Heteroptera Latreille, 1810	-	30	6	Sonstige (omnivor)
	Auchenorrhyncha Duméril, 1806	-	77	17	phytophag
	Stenorrhyncha Amyot & Serville, 1843	Aphidoidea Latreille, 1802	155	1968	phytophag
	Stenorrhyncha Amyot & Serville, 1843	Psylloidea Latreille, 1807	226	10	phytophag
Σ			568	2062	

Auf Gildenebene ergaben sich folgende mengenmäßigen Verteilungen an beiden Standorten: Der Anteil der Phytophagen war an beiden Standorten am höchsten – am HIRSCHBERG mit zwei Drittel aller gesammelten Individuen, an der PLANTAGE mit über 80% der Individuen. Der Anteil der Prädatoren lag am HIRSCHBERG höher als an der PLANTAGE. Parasiten,

Honigtaunutzer und Sonstige waren an der PLANTAGE mit 1-3% sehr gering vertreten. Am HIRSCHBERG machten Parasiten und Sonstige jeweils 7% aus, wie Tab.16 zu entnehmen ist.

Tab. 16 Klopfschirmproben von *S. torminalis*, 2011: Gilden-Verteilung (absolut u. prozentual) an den Standorten HIRSCHBERG und PLANTAGE

Gilde	HIRSCHBERG		PLANTAGE	
	Anzahl	Prozent	Anzahl	Prozent
phytophag	929	65%	2461	82%
Prädator	239	17%	397	13%
parasitoid	100	7%	34	1%
Honigtau	62	4%	28	1%
Sonstige	98	7%	81	3%

Die Verteilung der Megagilden im Kronenraum im Verlauf der Vegetationsperiode wird in den Abb. 16 und 17 dargestellt.

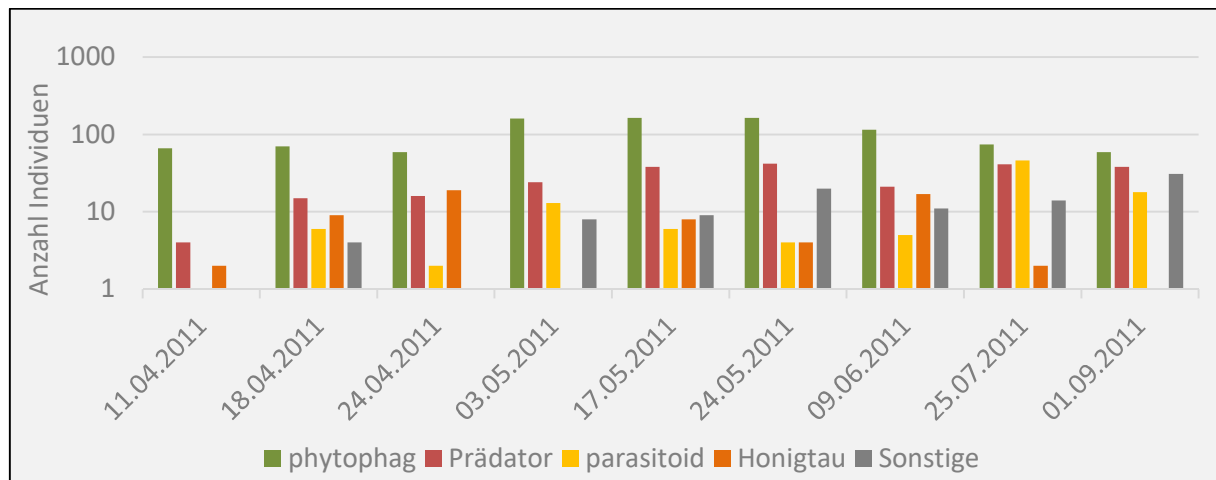


Abb. 16 HIRSCHBERG: Gilden-Einteilung des Materials der Klopfschirmproben von *S. torminalis* im Verlauf der Vegetationsperiode. Man beachte die logarithmische Skalierung der Y-Achse.

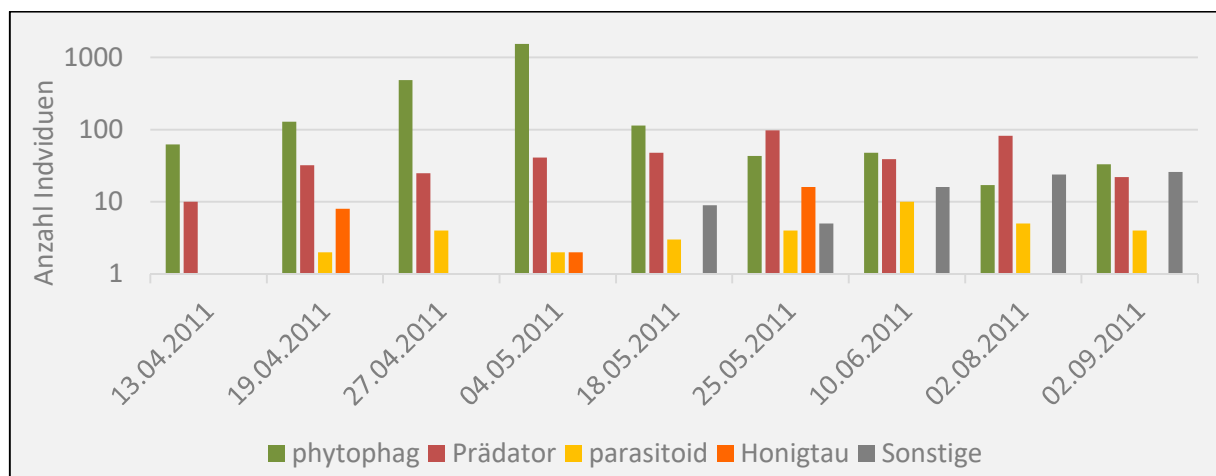


Abb. 17 PLANTAGE: Gilden-Einteilung des Materials der Klopfschirmproben von *S. torminalis* im Verlauf der Vegetationsperiode. Man beachte die logarithmische Skalierung der Y-Achse.

An beiden Standorten ließen sich ähnliche Muster ablesen. So war die Anzahl der Herbivoren anfangs leicht ansteigend; sie stellten die meisten Individuen. Ab Mitte bis Ende Mai nahm ihre Zahl dann ab, was vermutlich, neben den jeweiligen Lebenszyklen, mit den Prädatoren zusammenhing, die bereits mit Beginn der Vegetationsperiode aktiv werden. Deren relativer Anteil an der Gesamtmasse nahm mit fortschreitender Vegetationsperiode leicht zu. Der Anteil an Parasiten war am HIRSCHBERG weitaus höher als an der PLANTAGE. An beiden Standorten traten die Parasiten erst in der zweiten Woche nach dem Laubaustrieb auf, waren dann aber konstant in jeder Probe vertreten. Ihr relativer Anteil stieg auch mit fortschreitender Zeit.

Die Nutzer des Honigtaus, überwiegend Formicidae, waren hauptsächlich während der Zeit des Blattlausbefalls nachweisbar. Die Zahl der Tiere, die bei der Nahrungsgilde in „Sonstige“ eingeteilt wurden, stieg ebenfalls mit fortschreitender Vegetationsperiode. Darunter fielen folgende Taxa: Psocoptera (Staubläuse), die sich hauptsächlich mykophag ernähren, Ensifera mit häufig omnivorer Ernährungsweise und schließlich Dermaptera, die hauptsächlich Prädatoren sind, sich aber auch detritivor und phytophag ernähren.

Die Zusammensetzung der Phytophagengemeinschaft ließ sich zusätzlich nach der Art der Nutzung der phytophagen Masse unterscheiden: Blattkauer, Blattsauger, Detritivore (pflanzliches Material) und Blütenbesucher (Abb. 18 u. 19). Bei der Auswertung dieser Daten musste die Tatsache berücksichtigt werden, dass vermutlich eine sehr große Anzahl an „Touristen“ in den Proben vertreten war; so werden Insekten bezeichnet, die entweder an andere Baumarten gebunden sind oder aber solche, die eher zufällig in den Klopfschirm gerieten, weil sie sich z. B. auf der Elsbeere ausruhten, diese aber nicht als Nahrungsquelle nutzten. Der Anteil blattsaugender Tiere war an beiden Standorten am höchsten, und zwar bei der PLANTAGE mit 83% und am HIRSCHBERG mit 62% aller Individuen.

Potenzielle Blattkauer hingegen machten am HIRSCHBERG 20% und an der PLANTAGE 11% aller Individuen aus und waren kontinuierlich an beiden Standorten vertreten. Unter ihnen befanden sich hauptsächlich phyllophage Coleoptera und Larven der Lepidoptera. Ihr Verlauf war leicht ansteigend bis Anfang Juni und sank dann wieder auf ein geringeres Niveau. Die nektarnutzenden Blütenbesucher waren, bis auf den Zeitpunkt der Elsbeer-Blüte Ende April bis Mitte Mai, wohl als Touristen einzustufen; evtl. nutzten einige von ihnen auch den Honigtau der Aphididae. Die phytophagen Detritivoren waren an der PLANTAGE in drei Proben in sehr geringen Mengen vertreten, am HIRSCHBERG hingegen war in den letzten beiden Proben von Ende Juli und Anfang September ein Anstieg zu verzeichnen.

Bei der Auswertung der Klopfschirmproben fiel die Entwicklung der Coccinelliden-Population in Relation zu jener der Aphidoidea auf (Abb. 20). Dieser Verlauf deutet auf ein klassisches Räuber-Beute-Verhältnis hin.

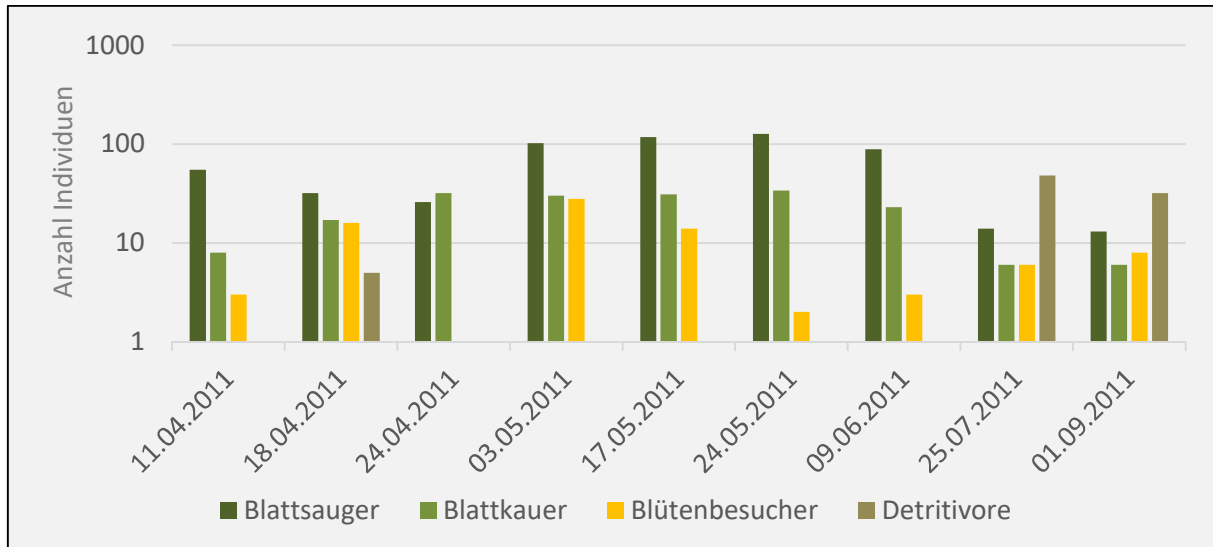


Abb. 18 HIRSCHBERG: Gilden-Einteilung der Phytophagen aus den Klopfschirmproben von *S. torminalis* im Verlauf der Vegetationsperiode. Man beachte die logarithmische Skalierung der Y-Achse.

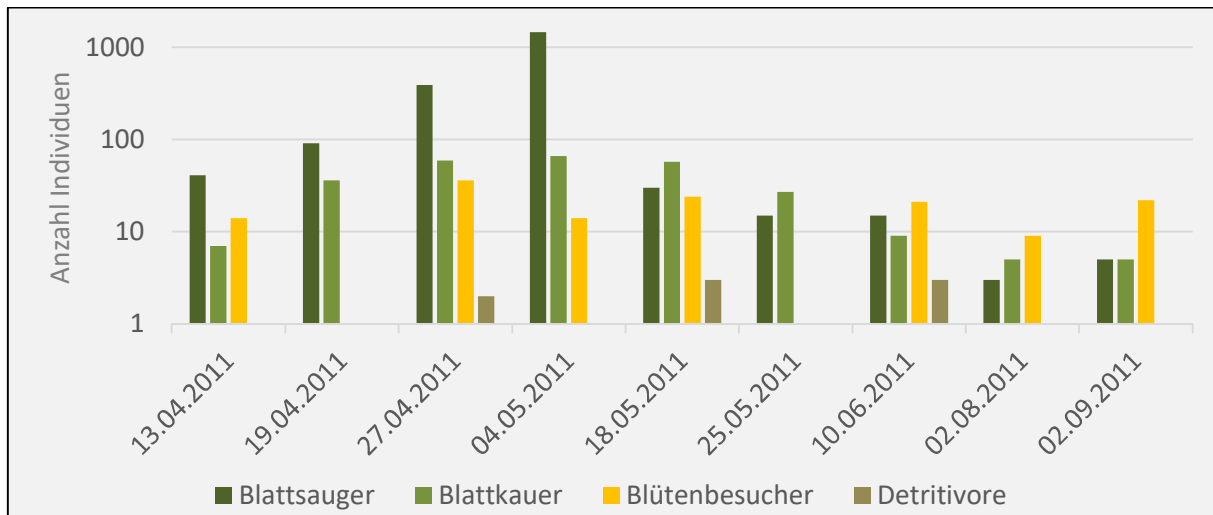


Abb. 19 PLANTAGE: Gilden-Einteilung der Phytophagen aus den Klopfschirmproben von *S. torminalis* im Verlauf der Vegetationsperiode. Man beachte die logarithmische Skalierung der Y-Achse.

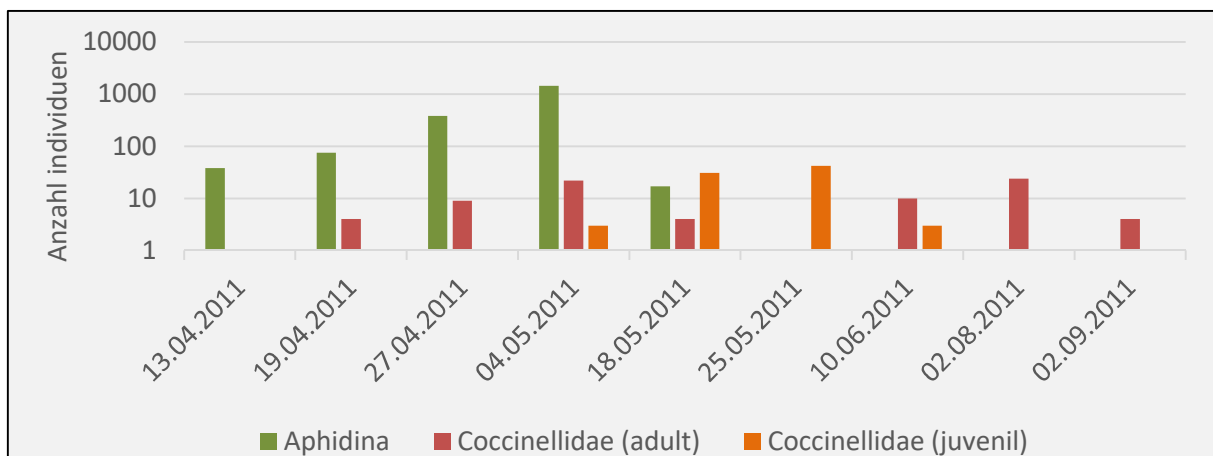


Abb. 20 PLANTAGE: Zeitlicher Verlauf der Vorkommen von Coccinellidae und Aphidoidea aus den Klopfschirmproben von *S. torminalis*. Man beachte die logarithmische Skalierung der Y-Achse.

4.3.2 Artenspektrum und Diversität der Heteroptera

Mit insgesamt 177 Individuen machte die Unterordnung Heteroptera ca. 4% der mit dem Klopfschirm gesammelten Individuen aus. Davon wurden 110 Individuen am HIRSCHBERG (8% aller dort gefangenen Individuen) und 67 auf der PLANTAGE gesammelt (2% aller dort gefangenen Individuen) (vgl. Tab. 17 und Abb. 21).

Tab. 17 Anzahl der Heteroptera aus Klopfschirmproben (KS) u. Flugfensterfallen (FF) von *S. torminalis*

Arten / Taxon	PLANTAGE		HIRSCHBERG		FG	HG	NS	SQ	RL NRW
	KS	FF	KS	FF					
<i>Acanthosoma haemorrhoidale</i> Linnaeus, 1758	0	1	0	0	p	v	m	u. a.	*
<i>Anthocoris confusus</i> (Reuter 1884)	1	0	0	0	z (a)	v	s	u. a.	*
<i>Anthocoris nemoralis</i> (Fabricius, 1794)	8	0	10	0	z (a)	v	o	k. B.	*
<i>Arma custos</i> (Fabricius, 1794)	2	0	0	0	z	v	o	U. a.	*
<i>Atractotomus mali</i> (Meyer-Dür, 1843)	1	0	1	0	zp	v	o	U. a.	*
<i>Campyloneura virgula</i> (Herrich-Schaeffer, 1835)	3	0	4	0	z (a)	v	p	k. B.	*
<i>Closterotomus biclavatus</i> (Herrich-Schaeffer, 1835)	0	0	1	0	o (a)	v	p	k. B.	*
<i>Closterotomus fulvomaculatus</i> (De Geer, 1772)	1	0	0	0	zp	v	m, o	k. B.	*
<i>Cylloceria histronicus</i> (Linnaeus, 1767)	0	0	1	0	o (ai)	v	p	Q (s)	*
<i>Dolycoris baccarum</i> (Linnaeus, 1758)	1	0	0	0	o	v	p	k. B.	*
<i>Dryophilocoris flavoquadrimaculatus</i> (De Geer, 1773)	0	0	0	3	o (ai)	v	o	U. a.	*
<i>Gonocerus acuteangulatus</i> (Goeze, 1778)	1	0	0	0	p	v	m	k. B.	*
<i>Harpocera thoracica</i> (Fallén, 1807)	0	2	5	5	o	v	p	Q (s)	*
<i>Himacerus apterus</i> (Fabricius 1798)	7	0	1	0	z	b	p	k. B.	*
<i>Himacerus mirmicoides</i> (O. Costa, 1834)	4	0	0	0	z	v	p	k. B.	*
<i>Kleidocerys resedae</i> (Panzer, 1797)	5	0	2	0	p	v	m	k. B.	*
<i>Liocoris tripustulatus</i> (Fabricius, 1781)	0	0	1	0	p	v	s	k. B.	*
<i>Miridae spec.</i>	4	0	1	0				U. a.	*
<i>Lygocoris contaminatus</i> (Fallén, 1807)	0	0	2	0	p	v	o	k. B.	*
<i>Lygocoris viridis</i> (Fallén, 1807)	0	0	1	0	zp	v	o	k. B.	*
<i>Orius minutus</i> (Linnaeus, 1758)	0	0	1	0	z (a)	e	p	k. B.	*
<i>Orthotylus spec.</i>	0	0	1	0				k. B.	*
<i>Orthotylus tenellus</i> (Fallén, 1807)	15	0	0	0	o (ai)	v	o	U. a.	*
<i>Palomena prasina</i> (Linnaeus, 1761)	1	0	1	0	p	e	p	k. B.	*
<i>Phylus melanocephalus</i> (Linnaeus, 1767)	4	0	19	2	o	v	s	Q (s)	*
<i>Physatocheila dumetorum</i> (Herrich-Schaeffer, 1838)	2	0	0	0	p	v	s	k. B.	*
<i>Psallus spec.</i>	0	0	1	0				U. a.	*
<i>Psallus assimilis</i> (Stichel, 1956)	1	0	4	6	p		s	U. a.	*
<i>Psallus mollis</i> (Mulsant & Rey, 1852)	1	0	34	0	o (ai)	v	s	Q (s)	*
<i>Psallus perrisi</i> (Mulsant & Rey, 1852)	4	1	1	0	o (ai)	v	s	Q (s)	*
<i>Psallus perrisi</i> (Mulsant & Rey, 1852) / <i>wagneri</i> Ossiannilsson, 1953	1	1	0			v	s	Q (s)	*
<i>Psallus varians</i> (Herrich-Schaeffer, 1841)	0	1	15	1	o (ai)	v	o	Q (s)	*

FG = Fraßgilden; Einordnung nach (p=phytophag, z = zoophag, o = omnivor, m = mycetophag, a = aphidophag, ai = aphidophag, nur Imago)

HG = Habitatgilde (b = Borke, v = Vegetation, e = eurytop)

NS = Nahrungsspezialisierung (s = stenophag, o = oligophag, m = mesophag, p = polyphag)

SQ = Spezialisierung *Quercus spec.*

Q (s) = stenophag an *Quercus*, u.a. = unter anderem an *Quercus*

k.B. = keine Bindung an *Quercus*

RL NRW = Einordnung in die Rote Liste Nordrhein-Westfalen, 2011 (* = ungefährdet)

Zusätzlich wurden bei der Auswertung der Blütenbesucher aus Flugfensterfallen 27 Individuen den Heteroptera zugeordnet, die bei der Analyse hier nur am Rande erwähnt werden und nicht in die Auswertung eingehen. Insgesamt war die Summe der succivoren Hemiptera vor allem am Standort PLANTAGE sehr hoch.

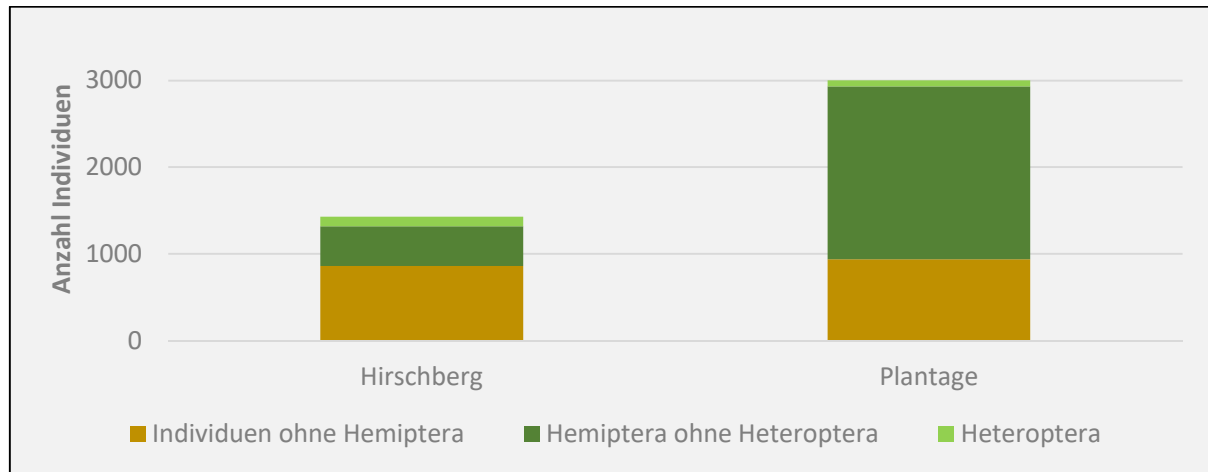


Abb. 21 Anteile der Hemiptera und Heteroptera am Gesamtumfang der Klopfschirmproben von *S. torminalis* an beiden Standorten (2011).

In den Elsbeerkronen wurden am Standort HIRSCHBERG 20 Arten gefunden, an der PLANTAGE 19 Arten. Insgesamt wurden an den Elsbeeren beider Standorte 30 Arten determiniert, die aus 8 Familien stammen, wobei die meisten Arten der Familie Miridae (Weichwanzen) angehören, der mit Abstand artenreichsten Wanzenfamilie in Mitteleuropa.

Die Zusammensetzung der Artengemeinschaften war höchst signifikant vom jeweiligen Standort abhängig (167 Individuen; exakter Test nach Fisher: $\chi^2 = 107,447$, $p \leq 0,001$, zweiseitig). Der Zusammenhang war nach *Cramer-V* = 0,785, $p \leq 0,001$ auch sehr stark. Diese Zusammenhänge werden im folgenden Ergebnisteil genauer dargestellt.

DOMINANZ UND DIVERSITÄTSINDICES

Die jeweils drei dominanten Hauptarten am HIRSCHBERG waren – in absteigender Häufigkeit – *Psallus mollis* (Mulsant & Rey, 1852), *Phylus melanocephalus* (Linnaeus, 1767) und *Psallus varians* (Herrich-Schaeffer, 1841). Auf der PLANTAGE waren die häufigsten Arten *Orthotylus tenellus* (Fallén, 1807), *Anthocoris nemoralis* (Fabricius, 1794) und *Himacerus apterus* (Fabricius 1798) (Abb. 22).

Mit der Regressionslinie (R^2 in Abb. 22) wird die Übereinstimmung zwischen dem berechneten und dem tatsächlichen Wert einer logarithmischen Skalierung nach ENGELMANN (1978) überprüft; ein Wert nahe 1 weist auf eine geeignete und aussagekräftige Regressionslinie hin. Somit entsprach die Regressionslinie am HIRSCHBERG mit $R^2 = 0,98$ einer fast vollständigen logistischen Regressionslinie; die Hauptarten an diesem Standort machen 83% aus. Die Kurve an der PLANTAGE war steiler und hat ein dementsprechend geringeres R^2 von 0,92, die Hauptarten stellen 75%.

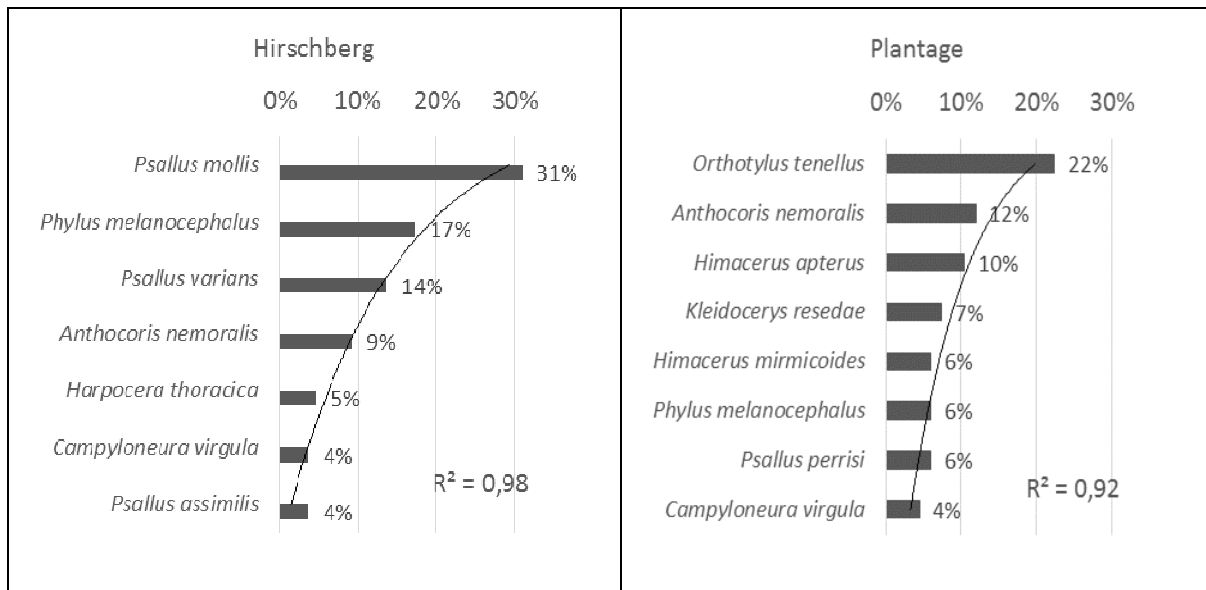


Abb. 22 Dominanzstrukturkurven der Heteroptera-Hauptarten nach ENGELMANN (1978) auf *S. torminalis* an den Standorten HIRSCHBERG und PLANTAGE mit Dominanzwerten (%).

Auffällig war die starke Dominanz der Gattung *Psallus* am HIRSCHBERG, die 51% der Individuen und 5 von 21 Arten ausmachte; an der PLANTAGE gehörten hingegen nur 10% der Individuen und 3 von 19 Arten zur Gattung *Psallus*. Da die Gattung *Psallus* vermehrt an Eichen zu finden ist, lag die Dominanz dieser Gattung am HIRSCHBERG mit seinem Eichen-Bestand vermutlich darin begründet.

Bei dem einfachen Vergleich von Artengemeinschaften nach der *Artidentität* betrug die Fundortähnlichkeit 45%. Hingegen ergab die *Dominanzidentität* nach RENKONEN mit Einbeziehung der Dominanz einzelner Arten nur noch 27%. Aufgrund der geringen Übereinstimmungen der Artengemeinschaften wurde offensichtlich, dass der Einfluss des Standorts auf die Artengemeinschaft wahrscheinlich weitaus höher ist als der Einfluss der Elsbeere; dies wurde auch durch die folgenden autökologischen Klassifizierungen belegt.

SHANNON-INDEX UND EVENNESS

In der nachfolgenden Tab. 18 sind die Diversitätswerte (SHANNON-Index) mit der dazugehörigen Evenness aufgeführt. Sowohl die Diversitätswerte als auch die Gleichverteilung der Arten waren an beiden Standorten relativ hoch.

Tab. 18 Klopfschirmproben von *S. torminalis*: Diversität und Evenness der Heteroptera

Standort	Shannon-Index (Hs)	Evenness (Es)
PLANTAGE	2,53	0,86
HIRSCHBERG	2,19	0,72

Trotz der geringeren Individuen- und Artenzahl waren sowohl die *Hs*- wie auch die *Es*-Werte an der PLANTAGE etwas höher, was in der Hauptsache auf die dominanteren Hauptarten am HIRSCHBERG zurückzuführen war.

AUTÖKOLOGISCHE CHARAKTERISIERUNGEN DER HETEROPTERA

Die Verteilungen der autökologischen Charakterisierungen der Heteroptera sind der folgenden Tab. 19 zu entnehmen.

Tab. 19 Heteroptera: Habitatgilden, Fraßgilden und Nahrungsspezialisierung auf *S. tormalis* nach der Artanzahl und in % aller Individuen, getrennt nach den Standorten (HIRSCHBERG, $n = 106$ und PLANTAGE, $n = 61$)

		HIRSCHBERG		PLANTAGE	
		Arten	Individuen (%)	Arten	Individuen (%)
Habitatgilden	Borke	2	1,9	1	11,5
	Vegetation	16	93,4	16	85,2
	eurytop	1	0,9	1	1,6
	keine Zuordnung	1	3,8	1	1,6
Fraßgilden	phytophag	4	7,5	5	16,4
	zoo-phytophag	5	1,9	5	3,3
	zoophag	2	16,0	3	37,7
	omnivor	8	73,6	5	41,0
	keine Zuordnung	1	0,9	1	1,6
Nahrungs- spezialisierung	stenophag	6	57,7	7	23,0
	oligophag	5	26,4	4	42,6
	mesophag	1	1,9	3	11,5
	polyphag	8	14,2	5	23,0

Habitatgilden

Die meisten der determinierten Tiere halten sich in der Vegetation auf – sowohl am HIRSCHBERG als auch in der PLANTAGE (Tab. 19). Auf Ebene der Habitatgilden konnte somit kein Zusammenhang zum jeweiligen Standort nachgewiesen werden (167 Individuen; exakter Test nach Fisher: $\chi^2 = 7,352$, $p = 0,034$, zweiseitig), da das *Cramer-V* = 0,214 ($p = 0,039$) nur einen sehr geringen statistischen Zusammenhang anzeigt. Der hohe Anteil an Individuen, die in der Vegetation leben, ließ sich durch die Klopfschirmmethode erklären, da diese Methode hauptsächlich die Tiere aus der grünen Blattmasse erfasste; somit ist also kein Zusammenhang mit dem Standort nachweisbar.

Auch bei einer Einteilung nach Arten veränderte sich das Bild nicht wesentlich, denn auch die meisten nachgewiesenen Arten leben in der Vegetation.

FRAßGILDEN

Es gab einen höchst signifikanten Zusammenhang zwischen den Fraßgilden der Heteroptera und dem Standort (167 Individuen; exakter Test nach Fisher: $\chi^2 = 17,918$, $p \leq 0,001$, zweiseitig). Der Zusammenhang war mit Bewertung des *Cramer-V* ($V = 0,324$, $p = 0,001$) als

„stark“ einzustufen. Die Gleichverteilung der Arten auf die unterschiedlichen Gilden war sehr ähnlich, da die Ernährungsweisen phytophag, zoophag und omnivor in etwa gleichen Anteilen innerhalb der Standorte und zwischen den Standorten vorkamen.

NAHRUNGSSPEZIALISIERUNG

Auffällig war die hohe Nahrungsspezialisierung der Heteroptera am HIRSCHBERG, denn dort wurden 57% der Individuen als stenophag identifiziert, wohingegen an der PLANTAGE nur 23% stenophag waren. An der PLANTAGE waren 43% oligophag (Tab. 19). Somit hing die Nahrungsspezialisierung höchst signifikant mit dem jeweiligen Standort zusammen (167 Individuen; exakter Test nach Fisher: $\chi^2 = 22,543$, $p \leq 0,001$, zweiseitig). Dieser Zusammenhang war auch als stark einzustufen ($Cramer-V = 0,361$, $p \leq 0,001$). Die Arten der PLANTAGE zeigten einen höheren Spezialisierungsgrad als am HIRSCHBERG, wo die polyphagen Arten dominierten. Zudem fiel an beiden Standorten auf, dass viele Arten vorkamen, die an Eichen (*Quercus spec.*) gebunden sind. Ein großer Teil nutzte Eichen sogar als alleinige Nahrungsquelle – auch sekundär phytozoophag. Am HIRSCHBERG war die Anzahl stenophag gebundener Arten noch weitaus höher als auf der PLANTAGE; auf Individuenebene war dieser Anteil nochmals höher (Abb. 23). Das lässt den Schluss zu, dass ein großer Teil der erfassten Arten Touristen waren – insbesondere diejenigen, die stenophag an Eichen gebunden sind, welche an beiden Standorten in unmittelbarer Nachbarschaft stockten.

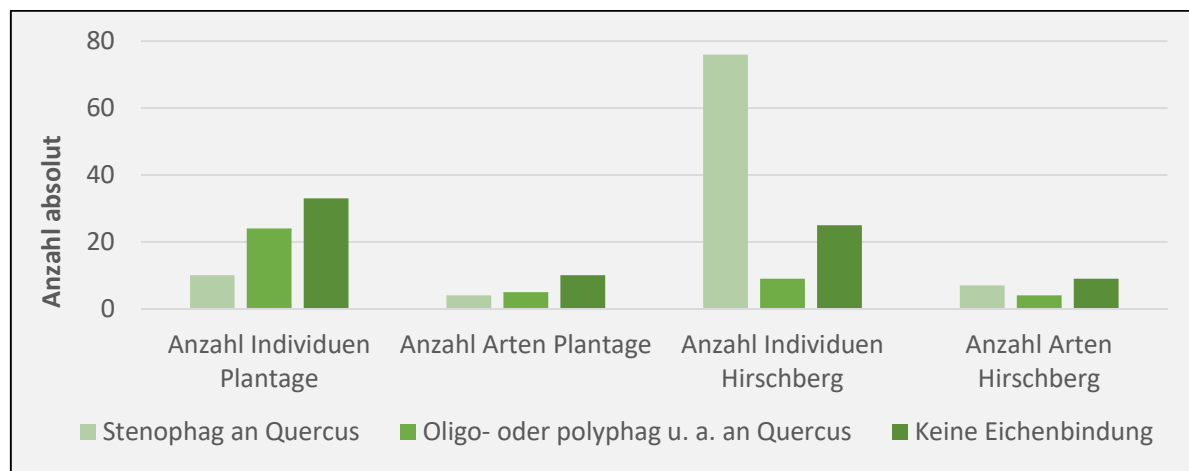


Abb. 23 Anzahl der Heteroptera mit Bindung an *Quercus spec.*; Individuen und Arten in der Baumkrone von *S. torminalis*.

Für die hier genannten oligophagen Arten *L. contaminatus* (FALLÉN, 1807) und *A. mali* (MEYER-DÜR, 1843) wird in der Literatur auch die Gattung *Sorbus* als Nahrungspflanze angegeben.

BEMERKENSWERTE ARTEN

Die Beschreibungen der Arten sind an WACHMANN et al. (2004), WACHMANN et al. (2006), WACHMANN et al. (2007) und GOßNER (2004) angelehnt.

***Phylus melanocephalus* (LINNAEUS, 1767)** ist die zweithäufigste am HIRSCHBERG nachgewiesene Art mit der gleichzeitig höchsten Stetigkeit von Ende April bis Ende Mai; an der PLANTAGE kam sie nur in einer Aufnahme mit 4 Exemplaren vor. In Deutschland tritt sie überall und häufig auf. Imagines werden zwar an verschiedenen Laubgehölzen angetroffen,

Wirtspflanzen sind jedoch ausschließlich Eichen. Neben der Nahrungsaufnahme an Blättern und unreifen Reproduktionsorganen kommt auch das Besaugen von Blattläusen und anderen kleinen Insekten vor.

***Psallus mollis* (MULSANT & REY, 1852)** ist die häufigste am HIRSCHBERG nachgewiesene Art, die allerdings nur Mitte bis Ende Mai in zwei Aufnahmen auftrat; an der PLANTAGE wurde nur ein Exemplar gefangen. Sie ist in ganz Europa nachgewiesen, in Deutschland lückenhaft aber wahrscheinlich überall. Die Art lebt an *Quercus* und tritt oft gemeinsam mit den anderen Eichenbewohnern aus der Gattung *Psallus* erst von Anfang Juni bis Anfang Juli imaginal auf.

***Orthotylus tenellus* (FALLÉN, 1807)** ist die häufigste Art der PLANTAGE mit der ebenfalls höchsten Stetigkeit. Auf dem HIRSCHBERG war sie nicht anzutreffen. In Deutschland ist diese Art nicht selten und ist häufig auf *Quercus*, *Fraxinus* und *Corylus* anzutreffen, bei reichlichem Angebot an Beutetieren auch auf *Acer*, *Tilia*, *Pyrus* etc. Die Larven bevorzugen Pflanzensäfte, die Imagines leben räuberisch von Blattläusen und diversen Insekten; auf der PLANTAGE wurden nur Imagines nachgewiesen. Sie treten von Mitte Juni (selten auch schon Ende Mai, wie in diesem Fall) bis spätestens Anfang August auf.

***Anthocoris nemoralis* (FABRICIUS, 1794)** ist die zweithäufigste Art der PLANTAGE und macht auch 9% aller Wanzen am HIRSCHBERG aus. Als häufige Art ist sie in Mitteleuropa überall verbreitet. Sie lebt auf verschiedenen Laubgehölzen, ernährt sich hauptsächlich von Blattläusen und -flöhen und deren Larven sowie von Fransenflüglern und Spinnmilben; sie gilt deshalb auch als Nützling im Obstbau. Sie ist häufig auf Laubgehölzen der Gattungen *Crataegus* und *Fraxinus* anzutreffen. Die Larven treten im Mai und Juni auf, im Juli die Imagines. In diesen Aufnahmen wurden neben den Juvenilen bereits im Mai Imagines nachgewiesen.

***Kleidocerys resedae* (PANZER, 1797)** hatte die höchste Stetigkeit auf der PLANTAGE mit allerdings nur drei Nachweisen; am HIRSCHBERG fand nur ein Nachweis statt. Sie tritt in Deutschland überall und häufig, lokal manchmal auch massenhaft auf. Sie lebt auf *Betula* und *Alnus*, und sowohl Imagines als auch Larven besaugen an den Fruchtständen die Samenanlagen in allen Reifestadien. Die Imagines treten oft Ende März auf. Nach einer Periode intensiver Dispersionsflug- und Paarungsaktivität werden zwischen Mai und Juni die Eier einzeln oder in kleinen Gruppen an den unreifen Fruchtständen der Nahrungspflanzen abgelegt. So wurden Imagines an beiden Standorten auch nur Mitte April bis Anfang Mai nachgewiesen.

ARTEN DER BEIFÄNGE AUS DEN FLUGFENSTERFALLEN

In den beiden Wochen mit Flugfensterfallen wurden am HIRSCHBERG 19 weitere Wanzen gefangen und an der PLANTAGE 8 Individuen. Am HIRSCHBERG erschien mit *Dryophilocoris flavoquadrimaculatus* (DE GEER, 1773) eine Art, die in den Klopfschirmproben nicht in Erscheinung getreten war. Dabei handelt es sich ebenfalls um eine ungefährdete wärmeliebende, auf Eichen spezialisierte Art, die sich phytozoophag unter anderem von Blattläusen und Schmetterlingsraupen ernährt. Auf der PLANTAGE kam als zusätzliche Art *Acanthosoma haemorrhoidale* hinzu. Diese Art ist phytophag und häufig an Hecken und

Waldrändern zu finden; ihre bevorzugten Nahrungspflanzen sind *Sorbus aucuparia*, *Crataegus spec.* und andere Beerensträucher, an denen sie Früchte und Blätter besaugt. Sie zählt zu den häufigsten Wanzenarten in Deutschland.

4.3.3 Die Elsbeere als Raupenfutterpflanze für Lepidoptera

Im Verlauf der Raupenzucht konnten von den insgesamt 35 identifizierten Morphospezies 16 in allen Entwicklungsstadien identifiziert werden. 10 Arten aus 3 Familien waren geschlüpft und konnten als Imagines bestimmt werden. Insgesamt wurden 7 Familien an der Elsbeere identifiziert (absteigend nach Häufigkeit der identifizierten Individuen): Tortricidae, Geometridae, Noctuidae, Psychidae, Coleophoridae, Yponomeutidae und Gracillariidae. Allerdings konnten nicht aus jeder Familie Individuen bis zur Art bestimmt werden (Tab. 20).

Tab. 20 Charakterisierung der Lepidoptera, die *S. torminalis* als Raupenfutterpflanze nutzen und teils auch mit ausschließlicher Fütterung des Blattmaterials geschlüpft sind

Wiss. Artname	Familie	Nahrungs- spezialisierung	HIRSCHBERG id/S	PLANTAGE id/S	RL Ei/SG
<i>Amphipyra pyramidea</i> (Linnaeus, 1758)	Noctuidae	o	id/S	-	*
<i>Antitype chi</i> (Linnaeus, 1758)	Noctuidae	p	id	-	3
<i>Archips rosana</i> (Linnaeus, 1758)	Tortricidae	p	id/S	id/S	*
<i>Archips xylosteana</i> (Linnaeus, 1758)	Tortricidae	p	id/S	id/S	*
<i>Calliteara pudibunda</i> (Linnaeus, 1758)	Noctuidae	p	id	id	*
<i>Cosmia trapezina</i> (Linnaeus, 1758)	Noctuidae	p	id/S	id/S	*
<i>Ennomos quercinaria</i> (Hufnagel 1767)	Geometridae	p	id/S	-	V
<i>Erannis defoliaria</i> (Clerck, 1759)	Geometridae	p	id	id	*
<i>Eupsilia transversa</i> (Hufnagel, 1766)	Noctuidae	p	-	id/S	*
<i>Lymantria dispar</i> (Linnaeus, 1758)	Noctuidae	p	id/S	id	*
<i>Operophtera brumata</i> (Linnaeus, 1758)	Geometridae	p	id	id	*
<i>Orgyia antiqua</i> (Linnaeus, 1758)	Noctuidae	p	-	id/S	*
<i>Paraswammerdamia nebulella</i> (Goeze, 1783)	Yponomeutidae	o	in	im	k.A
<i>Phigalia pilosaria</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	Geometridae	o	-	id	*
<i>Phyllonorycter corylifoliella</i> (Hubner, 1796)	Gracillariidae	o	id		k.A.
<i>Tortrix viridana</i> (Linnaeus, 1758)	Tortricidae	o	id/S	id	*
An Früchten					
<i>Cydia pomonella</i> (Linnaeus, 1758)	Tortricidae	o	-	id	*

Abkürzungen: Nahrungsspezialisierung: o = oligophag, p = polyphag, Standort: P = PLANTAGE, HB = HIRSCHBERG, id = identifizierte Arten, S = geschlüpfte Arten, RL Eifel / SG = Rote Liste der Schmetterlinge Nordrhein-Westfalens (SCHUMACHER, 2011), darin regionale Liste Ei/SG = Eifel Siebengebirge, V = Vorwarnliste, * = ungefährdet, 3 = gefährdet, k. A. = keine Angabe

Die Anzahl der Tiere einer Familienzugehörigkeit variierte stark, wie auch das Ausmaß des von ihnen verursachten Fraßes an Blättern, Blüten und Früchten.

Am häufigsten wurden Raupen der Tortricidae (Wickler) beobachtet, die auch die größten Schäden verursachten, da sie auch Blüten fraßen. Die Larven dieser Familie produzieren die für sie typischen Blattwickel, in denen sie geschützt die eingewickelte Blattspitze fressen können (Abb. 24). In den meisten Blattwickeln wurden Larven der Gattung *Archips* spec. beobachtet. Ebenfalls sehr häufig wurden *Erannis defoliaria* und *Operophtera brumata* (Großer und Kleiner Frostspanner) nachgewiesen, beides Falter mit großem Schadpotenzial.



Abb. 24 Blattwickel von *Archips xylosteana* an *S. torminalis*, HIRSCHBERG, 10.05.2011.

Die meisten der identifizierten Arten sind nicht gefährdet, bis auf *Antitype Chi*, Noctuidae, die auf der regionalen Roten Liste Eifel/Siebengebirge als gefährdet eingestuft wird und auch nur am HIRSCHBERG nachgewiesen wurde. *Ennomos quercinaria*, Geometridae ist in NRW als gefährdet eingestuft, jedoch im Siebengebirge lediglich auf der Vorwarnliste.

Bis auf zwei wurden alle Arten an dem grünen Blattmaterial beobachtet und eingesammelt. *Operophtera brumata*, Geometridae, *Archips rosana* und *A. xylosteana*, Tortricidae, wurden allerdings fast ausschließlich beim Fraß an den Blüten beobachtet. Der Apfelwickler *Cydia pomonella* wurde auch nur – wie zu erwarten – an den Früchten der PLANTAGE festgestellt (vgl. Kap. 5.2.5 Erfassung von Fruchtschädigungen und Fruchtschädlingen).

Auffällig war, dass alle o.g. Arten poly- oder oligophag sind und somit keine ausgeprägte Spezialisierung vorweisen. Bei den in der Literatur (CARTER & HARGREAVES, 1987; KOCH, 1984) aufgeführten Raupenfutterpflanzen wird die Gattung *Sorbus* nicht einmal erwähnt – mit Ausnahme von *Paraswammerdamia nebulella*, die oligophag an *Sorbus* gebunden ist sowie *Phyllonorycter corylifoliella*. Es wird lediglich erwähnt, dass einige Arten wahrscheinlich viele Baumarten nutzen. Die drei oligophagen Arten (*Amphipyra pyramidea*, *Phigalia pilosaria* und

Tortrix viridana) nutzen alle *Quercus spec.* als Raupenfutterpflanze; diese Baumgattung ist in den umgebenden Wäldern beider Standorte bestandsbildend (vgl. Kap. 2.3).

Während der Durchführung des Schlupfversuchs war u. a. interspezifischer Kannibalismus zu beobachten. *Eupsilia transversa* und *Cosmia trapezina* sind sog. Mordraupen, die auch – und das vor allem unter Zuchtbedingungen – andere Larven in ihr Beutespektrum aufnehmen. So führte vermutlich nicht nur das ausschließliche Angebot von Elsbeere als Raupenfutterpflanze, die klimatischen Bedingungen, mangelndes Angebot von Verpuppungsmöglichkeiten oder sozialer Stress zur Selektion, sondern vor allem auch die Einbeziehung anderer Arten ins Beutespektrum der Mordraupen. So wählte die Larve der Trapezeule häufig die Raupe des Kleinen Frostspanners als Nahrungsressource. Über den beobachteten Kannibalismus hinaus sind durchaus weitere, nicht beobachtete Dezimierungen möglich. Mithin konnte die Raupenzucht nicht der Bestimmung der mengenmäßigen Artverteilung dienen sondern ausschließlich der Arterfassung.

In 2011 und 2012 wurden an beiden Standorten ab ca. Mitte Juni Raupen von *Paraswammerdamia nebulella*, Yponomeutidae (Gespinst- und Knospenmotten) erfasst. In der Literatur werden als Raupenfutterpflanzen *Sorbus*, *Cotoneaster*, *Crataegus* und manchmal auch *Rosa spec.* vermerkt. Am HIRSCHBERG wurden jeweils im August in allen Jahren die typischen Minen mit Larven von *Phyllonorycter corylifoliella*, Gracillariidae (Blatttütentmotten, Miniermotten und Faltenminierer) nachgewiesen (Abb. 28b).

Der an beiden Standorten festgestellte Lochfraß an den Elsbeeren wurde größtenteils von den Raupen verursacht; weitere Details zum Ausmaß dieser Schäden sind dem folgenden Kap. 4.3.4 zu entnehmen.

4.3.4 Fraßmuster und Schadbilder an den Blättern der Elsbeere

Die Blattschäden der Elsbeere wurden in den Jahren 2011 und 2012 quantitativ erfasst und nach den hauptsächlichen Schadbildern *Saugschäden durch Blattläuse* (Aphididae) und *Gallmilben* (Eriophyidae), *Lochfraß* (vornehmlich durch Raupen) sowie *Vergilbungs- und Dürreschäden* aufgenommen.

Wie der Abb. 25 zu entnehmen ist, begann am HIRSCHBERG die Nutzung der Blätter kurz nach dem Laubaustrieb, der jeweils in der ersten Aprilhälfte stattfand. So stieg der Gesamtschaden bereits im ersten Monat in die Schadklasse 3 (WINT, 1983) an. Ab Juni sank der Gesamtschaden geringfügig, da der teils starke Befall durch Blattläuse oder Lochfraß durch Schmetterlingsraupen zu einer Vergilbung und/oder Dürre und anschließendem Laubfall führte. Der Milbenschaden beschränkte sich während der gesamten Vegetationsperiode auf die Schadklasse 1.

Im Untersuchungszeitraum wurden einige Bäume so stark von Blattläusen befallen, dass sie 80% der Blätter abwarfen, so z. B. auf der PLANTAGE im Jahr 2011. Teils wurde der vorzeitige Laubfall auch durch starken Lochfraß oder andere gravierende mechanische Blattschäden ausgelöst.

Die Schadverläufe der beiden Untersuchungsjahre am HIRSCHBERG ähneln sich (Abb. 25). Ende April/Anfang Mai 2011 war es überdurchschnittlich warm, und die Saugschäden waren großflächiger als im kühleren und feuchteren Jahr 2012 (vgl. Anhang 11). Der Hochsommer 2012 war hingegen sehr trocken; in der Folge kam es im August zu einer starken Vergilbung der Elsbeer-Blätter am HIRSCHBERG, und schon vorzeitig im September war das Laub gelb und wurde sogar abgeworfen.

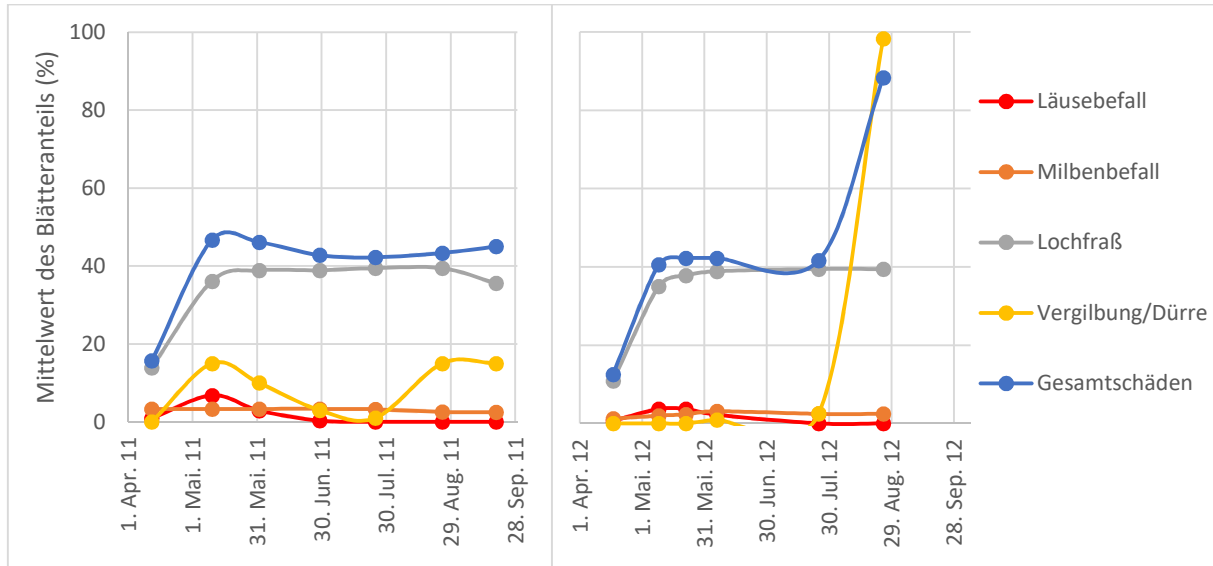


Abb. 25 HIRSCHBERG: Mittelwerte der Blattschäden von *S. torminalis* (% der Blätter, n = 6 Bäume) in den Jahren 2011 (li) und 2012 (re).

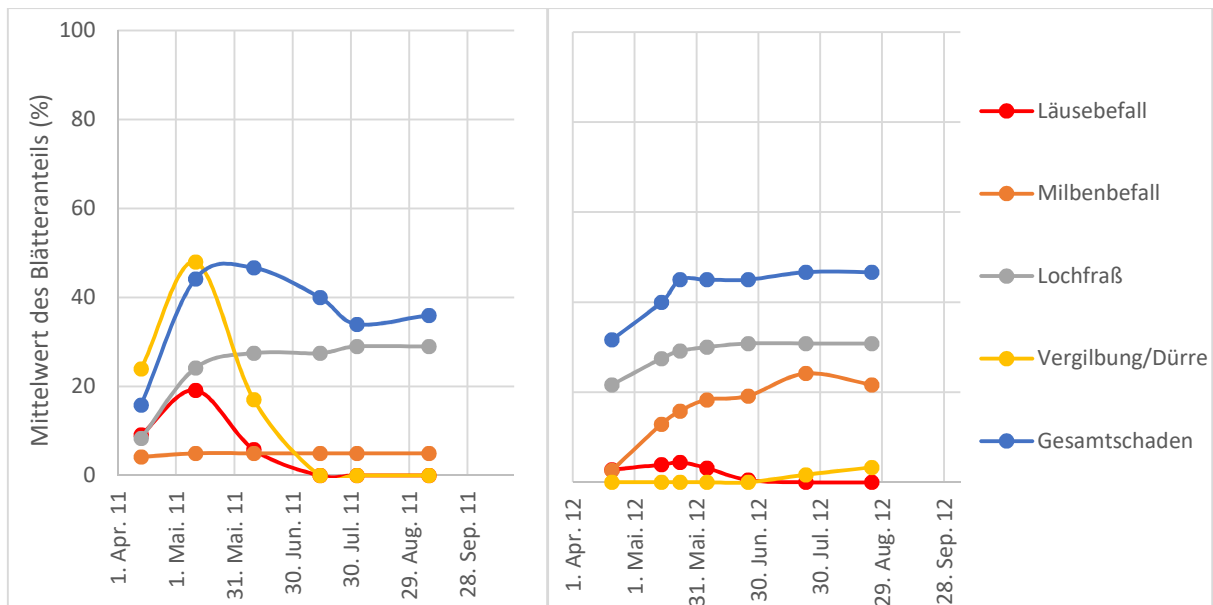


Abb. 26 PLANTAGE: Mittelwerte der Blattschäden von *S. torminalis* (% der Blätter, n = 9 Bäume) in den Jahren 2011 (li) und 2012 (re).

An beiden Standorten stieg der Lochfraß innerhalb der ersten Wochen nach Laubaustrieb in die Schadklasse 3 an und verblieb dort bis zum Blattfall.

An der PLANTAGE war der Läusebefall im Jahr 2011 stärker als am HIRSCHBERG, was zu einer starken Vergilbung der befallenen Blätter mit anschließendem Laubfall führte. Im Jahr 2012

war dann der Befall durch Gallmilben etwas höher (bis in Schadklasse 2), der allerdings nie eine Abszission der betroffenen Blätter bewirkte.

APHIDIDAE

Die Blattläuse wurden mit Hilfe von Dr. Robert Dransfield (<http://influentialpoints.com/aboutus.htm>) als die Art *Dysaphis aucupariae* (Buckton, 1879) identifiziert. Weiteres zu dieser Art ist in Kap. 4.4.4 beschrieben.

ERIOPHYIDAE

Bei der identifizierten Gallmilbe mit dem typischen Schadbild handelte es sich wahrscheinlich um *Eriophyes sorbi* (Canestrini 1890), die an mehreren Arten der Gattung *Sorbus* auftreten kann. Bezieht man die Elsbeere als Wirtsbaum in die Bestimmung ein, könnte es sich auch um *Eriophyes torminalis* (Nalepa 1926) handeln, denn *E. torminalis* wurde ausschließlich an Elsbeeren nachgewiesen. Doch wurde bislang keine Einigkeit darüber erzielt, ob es sich überhaupt um zwei verschiedene Milben-Arten handelt (BELLMANN, 2012).

WEITERE HÄUFIG AUFTRETENDE SCHADBILDER

Folgende weitere Schadbilder wurden relativ häufig – je nach Witterung, Standort und Jahreszeit – mit Hilfe des Pflanzenschutzdienstes der Landwirtschaftskammer NRW identifiziert.

Bakterienbrand oder Schrotschusskrankheit: Dieser Blattschaden wird durch das pflanzenpathogene Bakterium *Pseudomonas* spec. ausgelöst. Die Laminae zeigten viele kleine braune Flecken, die teils sogar zu Löchern wurden (Abb. 28f).

Venturia-Blattflecken: Diese Flecken werden durch den Schlauchpilz *Venturia* spec. ausgelöst (Abb. 28g).

Zigarrenwickel: Häufig waren am Standort PLANTAGE im Frühjahr die typischen Blattwickel von *Byctiscus betulae* (Linnaeus, 1758) zu beobachten (Abb. 27). Diese Käferart gehört zu der Familie Attelabidae. Die Weibchen rollen aus mehreren Blättern einen zigarrenförmigen Wickel, in welchen in der Regel vier bis sechs Eier abgelegt werden. Die Blattwickel fallen nach einiger Zeit ab und nach einer Verpuppung im Boden schlüpfen die Käfer im Herbst desselben oder im Frühjahr des Folgejahres.



Abb. 27 *Byctiscus betulae* an *S. torminalis*.

UV-Schaden: Werden die jungen Blätter starker UV-Strahlung ausgesetzt, kommt es teils zum Absterben einzelner Zellkompartimente. Das Schadbild ist der Abb. 28i zu entnehmen.



Abb. 28 Schadbilder an Blättern von *S. torminalis*: a) Lepidoptera-Larve von *Amphipyra pyramidea* beim Blütenfraß, b) Lepidoptera-Larven von *Phyllonorycter corylifoliella*, Gracillariidae, c) Pseudogallen von *Dysaphis aucupariae*, d) Schadbild der Gallmilbe *Eriophyes torminalis*, e) Saugschäden durch Cicadellidae, f) Schrotschusskrankheit durch *Pseudomonas* spec., g) *Venturia*-Blattflecken, h) Nährstoffmangel, i) Schäden durch ultraviolette Strahlung.

4.3.5 Die Blattläuse an der Elsbeere als sekundäre Nahrungs- und Lebensraumressource

Wie bereits erwähnt, handelte es sich bei Blattläusen an der Elsbeere um *Dysaphis aucupariae* (Buckton, 1879) (Abb. 29).

In BLACKMAN & EASTOP (2011) wird die Art als wirtswechselnd zwischen *Plantago* spec. bzw. hauptsächlich *Plantago lanceolata* und *Sorbus* spec. beschrieben. Die Art kommt in Europa bis zu den Azoren, in Australien, Neuseeland und den USA vor. In Deutschland ist sie vermutlich hauptsächlich an der Elsbeere zu finden und wird häufig von Ameisen besucht.



Abb. 29 *Dysaphis aucupariae* an *S. torminalis*: a) Besiedlung eines Blatts, b) befallenes Blatt inkl. Syrphidenlarve (rechts), c) Makroaufnahme, d) befallener Blütenstand, e) Pseudogalle, f) Vergilbung durch Saugtätigkeit.

In Europa nutzt die sexuelle Frühjahrsgeneration von *D. aucupariae* die Elsbeere als Wirtsbaum. Laut Literatur werden diese Läuse von Ameisen besucht und durch Syrphidenlarven und Parasiten reduziert (DRANSFIELD, 2017). Es wurden jedoch bei den hier durchgeführten Untersuchungen weitere Tierarten in den geformten Pseudogallen bei den Läusen entdeckt (Tab. 21).

So sind folgende Taxa als Prädatoren von *D. aucupariae* beobachtet worden: Larven der Coccinellidae und Syrphidae, sowie Adulte der Coccinellidae und Heteroptera. Nutzer des Honigtaus waren *Bombus terrestris* sowie die Formicidae (Abb. 30), die auch beim sog. Betrillern der Läuse beobachtet wurden. Mit ihren Fühlern betrillern die Ameisen den Hinterleib der Läuse, um die Abgabe von Honigtau zu stimulieren. Im Gegenzug werden die Läuse oft durch die Ameisen „beschützt“. Weitere Taxa nutzen die Pseudogallen augenscheinlich als physikalischen Schutzraum z. B. vor Wettereinflüssen und Fressfeinden. In bereits von den Läusen verlassenen Pseudogallen wurden jeweils einige Individuen der Thysanoptera und Diplopoda sowie Larven der Tenthredinidae und Lepidoptera gefunden. Einige Webspinnen nutzten die meist leeren Blattrollen als Jagdplatz.

Insgesamt lag die Anzahl der Blätter, die von Läusen befallen und zusätzlich mit einem oder mehreren anderen Tieren besetzt waren, bei 45% von allen untersuchten Blättern mit Lausschaden (= 100%).

Tab. 21 Arthropoden-Taxa an von *Dysaphis aucupariae* befallenen Blättern von *S. torminalis* an beiden Standorten. HIRSCHBERG 2011 n = 50, HIRSCHBERG 2012 n = 20, PLANTAGE 2011 n = 100, PLANTAGE 2012 n = 65

Taxon	HIRSCHBERG 2011	HIRSCHBERG 2012	PLANTAGE 2011	PLANTAGE 2012	Summe	Gilde/Nutzung Pseudogallen
Araneae Clerck, 1757	2	0	1	3	6	Prädator, physikalischer Schutz
<i>Bombus terrestris</i> (Linnaeus, 1758)	1	0	2	1	4	Honigtau
Coccinellidae (Larve) Latreille, 1807	1	0	29	1	31	Prädator <i>D. aucupariae</i>
Coccinellidae Latreille, 1807	0	2	2	4	8	Prädator <i>D. aucupariae</i>
Coleoptera Linnaeus, 1758	1	0	0	1	2	omnivor, Tourist, Schutz
Coleoptera (Larve) Linnaeus, 1758	0	1	0	1	2	k. Zuordnung möglich, ggf. physikalischer Schutz
Diplopoda de Blainville in Gervais, 1844	0	0	1	1	2	Meist pflanzliche Detritivore, physikalischer Schutz
Formicidae Latreille, 1802	2	42	24	33	101	Honigtau
Heteroptera Latreille, 1810	6	4	1	2	13	Prädator <i>D. aucupariae</i>
Lepidoptera (Larve) Linnaeus, 1758	0	1	2	7	10	Phytophage, physikalischer Schutz
Syrphidae (Larve) Latreille, 1802	19	5	39	2	65	Prädator <i>D. aucupariae</i>
Tenthredinidae (Larve) Latreille, 1802	0	1	0	0	1	Phytophage, physikalischer Schutz
Thysanoptera Haliday, 1836	0	0	0	2	2	Phytophage, Pflanzensaftsauger, physikalischer Schutz

Blätter, die ausschließlich mit Läusen besetzt waren, machten 31% aus. Blätter, die eine Pseudogalle durch saugende Läuse gebildet hatten, aber nicht mehr von Läusen besetzt waren, machten 14% aus; Pseudogallen ohne Läuse aber mit Tierbesatz einer anderen Art machten 10% aus. Somit wurde insgesamt über die Hälfte der von Läusen befallenen Blätter durch andere Tierarten genutzt. So waren z. B. im Jahr 2011 an der PLANTAGE einige Bäume bis auf wenige Restblätter von Läusen befallen, sodass diese Elsbeeren damit sehr reichhaltige sekundäre Ressourcen für andere Tiere anboten.



Abb. 30 Formicidae an *D. aucupariae* auf einem Blatt von *S. torminalis*, HIRSCHBERG 2012.

4.3.6 Laubstreuzersetzung der Elsbeere und daran beteiligte Tiergruppen

Die Ergebnisse der Laubstreuzersetzung unterschieden sich höchst signifikant an den Standorten. So war die Abbaurrate am HIRSCHBERG weitaus höher als an der PLANTAGE, obwohl in Relation zur Blattmasse weniger Tiere nachgewiesen wurden (Abb. 31 und 32).

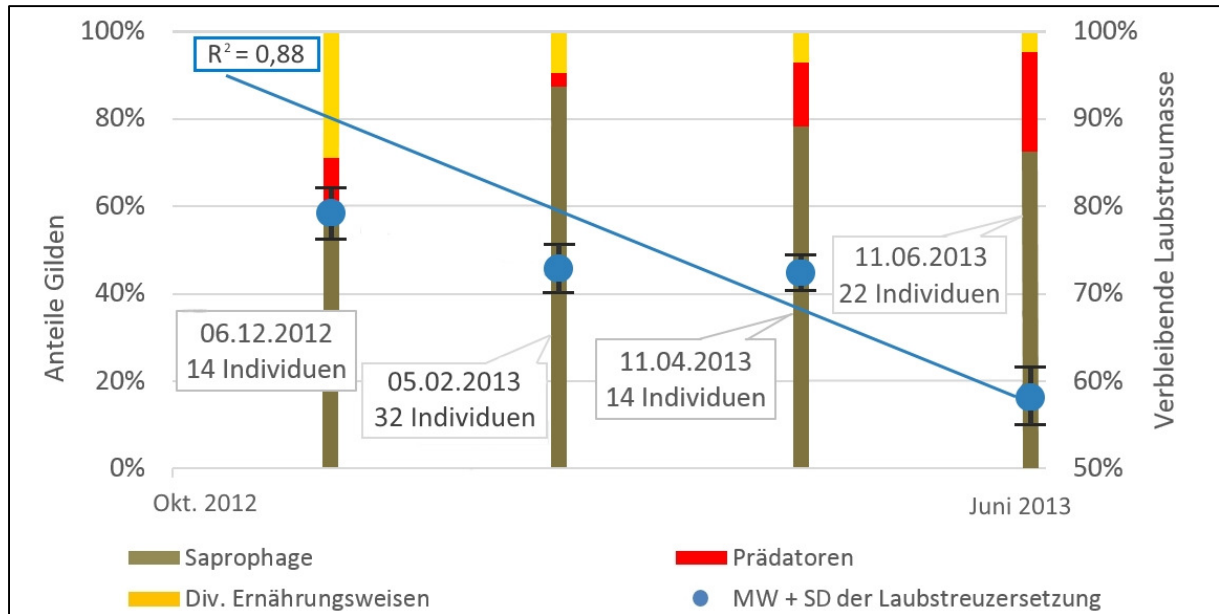


Abb. 31 HIRSCHBERG: Umsatz der Elsbeer-Laubstreu und abgesammelte Nahrungsgilden; M (jeweils N = 15 Litterbags, Ausgangsgewicht 2 g/Litterbag) \pm SD der Laubstreuzersetzung (%) von Oktober 2012 - Juni 2013 und in der Laubstreu detektierte Nahrungsgilden (%). Die Trendlinie stellt das Bestimmtheitsmaß R^2 dar. Man beachte die unterschiedlichen Skalen der Gildenanteile (0-100%) und des Laubstreuabbaus (50-100%).

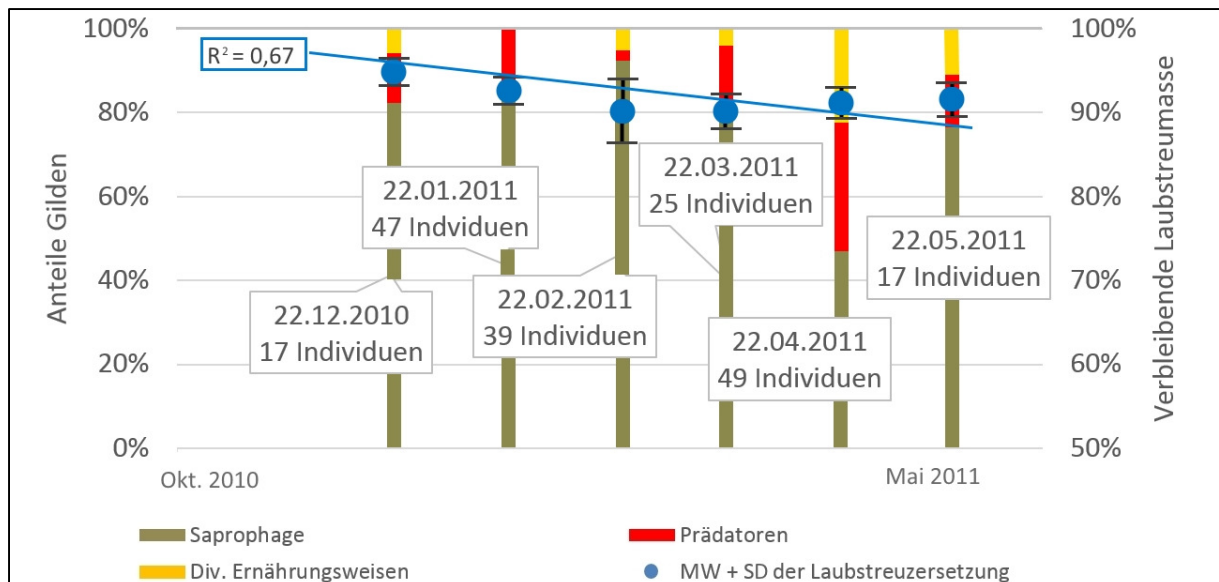


Abb. 32 PLANTAGE: Umsatz der Elsbeer-Laubstreu und abgesammelte Nahrungsgilden; M (jeweils N = 10 Litterbags, Ausgangsgewicht 4 g/Litterbag) der Laubstreuzersetzung (%) \pm SD von Oktober 2010 bis Juni 2011 und in der Laubstreu detektierte Nahrungsgilden (%). Die Trendlinie stellt das Bestimmtheitsmaß R^2 dar. Man beachte die unterschiedlichen Skalen der Gildenanteile (0-100%) und des Laubstreuabbaus (50-100%).

So waren zum Ende des Versuchs am HIRSCHBERG nur noch knapp 60% der Laubstreumasse vorhanden, wohingegen sich an der PLANTAGE noch knapp 90% fanden (vgl. Abb. 31 u. 32). Das Bestimmtheitsmaß R^2 zeigt an, dass der Abbau am HIRSCHBERG stetiger stattfand als an der PLANTAGE, da R^2 mit 0,88 dort höher war als an der PLANTAGE, wo R^2 nur 0,67 betrug.

Auf der PLANTAGE wurden aus den 60 Litterbags mit insgesamt 240 g Blattmasse 194 Individuen extrahiert. Am HIRSCHBERG hingegen waren es mit nur 82 weniger als die Hälfte der Individuen der PLANTAGE – dies allerdings auch bei nur der Hälfte der Blattmasse. Die am HIRSCHBERG determinierten Tiere konnten mindestens 16 Taxa zugeordnet werden, während an der PLANTAGE die Alpha-Biodiversität mit mindestens 20 Taxa höher war (Tab. 22).

TIERBESATZ

Die Ergebnisse des Tierbesatzes der Litterbags, eingeordnet in Taxa und Gilden, finden sich in der folgenden Tab. 22.

Tab. 22 Litterbags: Taxa und Gilden der Tiergruppen mit der jeweiligen Fundzahl an den Standorten P=PLANTAGE und HB=HIRSCHBERG, (L.)=LARVE, Präd.=Prädator, phyt.=phytophag, myc.=mycetophag, sap.=saprophag, pant.=pantophag, div.=diverse Ernährungsweisen

Ordnung	Taxon	P	HB	Gilde
Arachnida Cuvier, 1812	Araneae Clerck, 1757	26	8	Präd.
Coleoptera Linnaeus, 1758	Curculionidae Latreille, 1802	1	-	phyt., sap.
Coleoptera Linnaeus, 1758	Endomychidae Leach, 1815	1	-	myc.
Coleoptera Linnaeus, 1758	Staphylinidae Latreille, 1802	3	-	Präd.
Coleoptera Linnaeus, 1758	Coleoptera Linnaeus, 1758	7	-	div.
Coleoptera Linnaeus, 1758	Coleoptera Linnaeus, 1758 (L.)	2	-	div.
Collembola Lubbock, 1870	Collembola Lubbock, 1870	64	29	sap. (phyt.)
Dermaptera de Geer, 1773	Dermaptera de Geer, 1773	-	1	sap.
Diplopoda de Blainville in Gervais, 1844	Julida Brandt, 1833	4	-	sap.
Diptera Linnaeus, 1758	Diptera Linnaeus, 1758	1	2	div.
Diptera Linnaeus, 1758	Diptera Linnaeus, 1758 (L.)	10	7	sap., pant.
Glomerida Leach, 1814	Glomerida Leach, 1814	6	1	sap.
Hemiptera Linnaeus, 1758	Heteroptera Latreille, 1810	1	-	phyt., sap.
Hymenoptera Linnaeus, 1758	Chalcidoidea Latreille, 1817	-	1	div.
Hymenoptera Linnaeus, 1758	Formicidae Latreille, 1802	4	3	div.
Isopoda Latreille, 1817	Isopoda Latreille, 1817	18	2	sap.
Lepidoptera Linnaeus, 1758	Lepidoptera Linnaeus, 1758 (L.)	2	-	div.
Lithibiomorpha Pocock, 1895	Lithibiomorpha Pocock, 1895	1	2	Präd. (u.a.)
Oligochaeta	Lumbricidae Rafinesque-Schmaltz 1815	-	1	sap.
Oligochaeta	Enchytraeidae	9	12	sap.
Orthoptera Chopard, 1920	Ensifera Chopard, 1920 (L.)	-	1	div.
Pseudoscorpiones de Geer, 1778	Pseudoscorpiones de Geer, 1778	-	1	Präd.
Pulmonata Cuvier Blainville, 1814	Pulmonata Cuvier Blainville, 1814	27	3	phyt., sap.
Sarcoptiformes Reuter, 1909	Oribatida Dugès, 1833	6	8	sap.
Zygentoma Börner, 1904	Zygentoma Börner, 1904	1	-	sap.
Summe		194	82	

FRAßMUSTER UND VERWITTERUNGSSCHÄDEN

Gegen Ende des Versuchs unterschieden sich die Anteile intakter Blattfläche an beiden Standorten signifikant. Fraßmuster und Verwitterungsschäden lassen sich anhand der folgenden Abb. 33 u. 34 nachvollziehen.

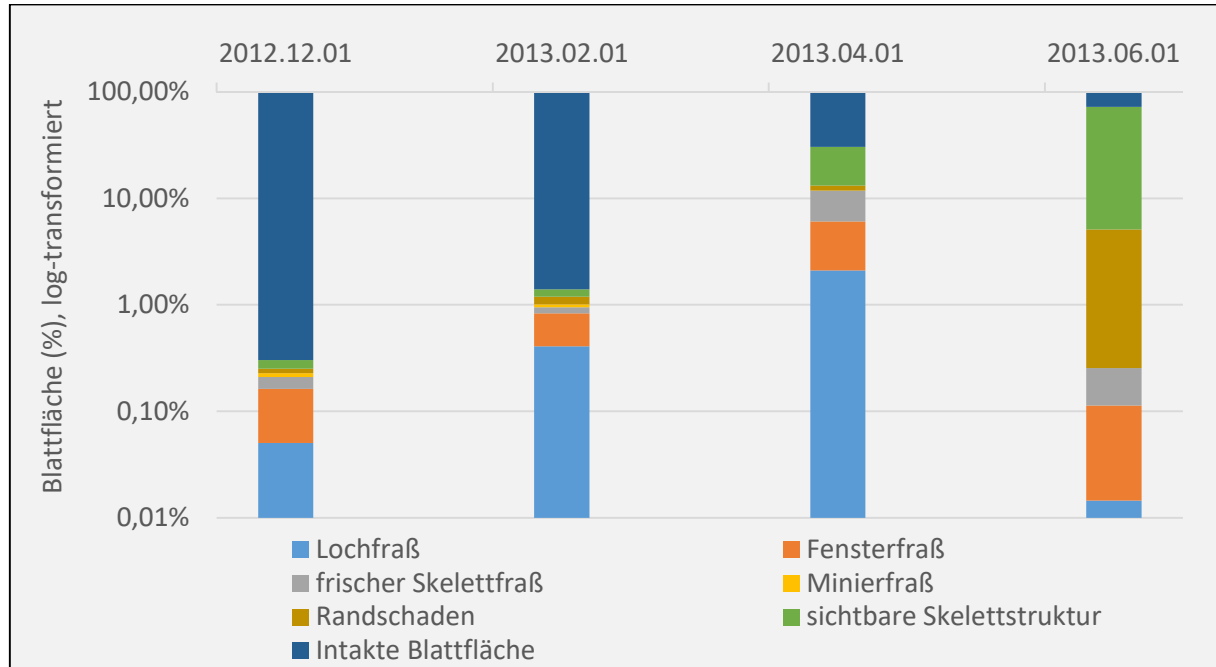


Abb. 33 HIRSCHBERG: Fraßmuster und Verwitterungsschäden; Veränderungen der Blattfläche (%) von *S. torminalis* während dem Laubstreueversuch. Man beachte die log-transformierte Achse.

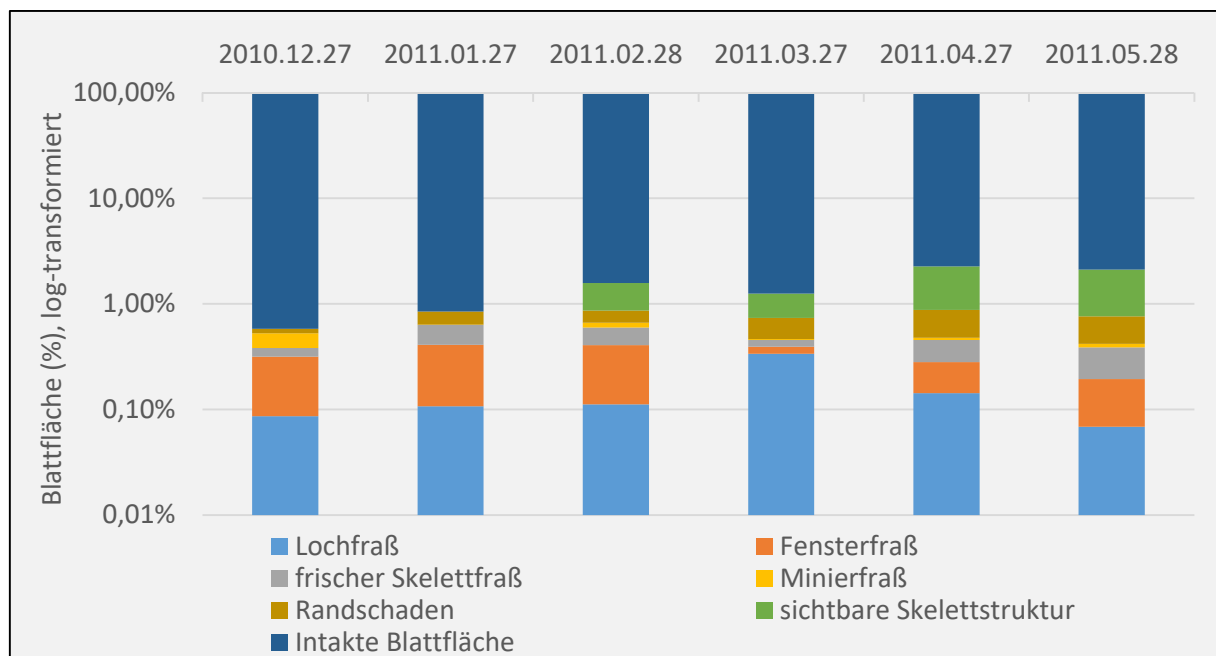


Abb. 34 PLANTAGE: Fraßmuster und Verwitterungsschäden; Veränderungen der Blattfläche (%) von *S. torminalis* während dem Laubstreueversuch. Man beachte die log-transformierte Achse.

Die prozentualen Anteile der ermittelten Fraßmuster unterschieden sich an beiden Standorten im Zeitverlauf nicht wesentlich, allerdings nahm die Verwitterung, die sich durch die

Skelettierung des Blatts zeigt, am HIRSCHBERG schneller zu. Ein Grund dafür waren u. a. die dort erheblich dünneren Blätter. So betrug die Fläche eines Blatts im Schnitt (je Standort $n = 50$) an der PLANTAGE gut 3640 mm^2 mit einem Trockengewicht von ca. 323 mg , wohingegen die Blätter am HIRSCHBERG eine Blattfläche von durchschnittlich 2410 mm^2 bei einem Trockengewicht von 149 mg aufwiesen. Das spezifische Blattgewicht betrug an der PLANTAGE also $0,089 \text{ mg/mm}^2$ Blattfläche – am HIRSCHBERG jedoch nur $0,062 \text{ mg/mm}^2$. Damit waren die durchschnittliche Blattfläche und das spezifische Blattgewicht an der PLANTAGE um ca. ein Drittel größer als am HIRSCHBERG.

An beiden Standorten hatte zu jeder Aufnahme der Fensterfraß den größten Anteil an der geschädigten Blattfläche, gefolgt von Lochfraß. Der Minierfraß machte den kleinsten Teil aus. Gegen Ende des Versuchs nahmen an beiden Standorten die Verwitterungsschäden allerdings in sehr unterschiedlichem Ausmaß zu; so waren am HIRSCHBERG gegen Ende des Versuchs nur noch 28% Blattfläche intakt, an der PLANTAGE hingegen noch knapp 98%.

4.4 Diskussion

4.4.1 Blattmassenutzende Insekten als vitalitätseinschränkender Faktor für die Elsbeere

Herbivorie an der Elsbeere ist ein vielschichtiges und komplexes Phänomen, das viele Aspekte der Tiergemeinschaften bestimmt, die direkt oder indirekt von der Blattmasse leben. Diese Arten und Gilden nutzen den Kronenraum, der auch Schlüsselrollen in ökosystemaren Prozessen wie Energiefluss, Stoffkreisläufen sowie lokalen bis globalen Klimaprozessen spielt (STADLER et al., 2001; HEYER, 1993; JARVIS et al., 1997).

Eingeordnet in trophische Ebenen zeigt sich die Elsbeere als Primärproduzent. Genutzt wird sie u. a. durch herbivore Insekten, die wiederum eine Ressource für Prädatoren und Parasitoide darstellen; einige Herbivoren sind zudem auch eine indirekte Nahrungsressource – z. B. Pflanzenläuse mit der Produktion von Honigtau. Mithin gestattet die Analyse der Wirbelosengemeinschaften im Kronenraum der Elsbeere umfassende Erkenntnisse über die multitrophischen Interaktionen innerhalb dieser Gemeinschaften und lässt Schlussfolgerungen bezüglich der ökologischen Bedingungen an den Untersuchungsstandorten zu.

Für die Bäume der untersuchten Standorte ist Herbivorie in der Regel ein vitalitätseinschränkender Faktor, was sich auch an einigen Bäumen durch massiven Blattlausbefall eindrucksvoll zeigte. Auf der anderen Seite garantiert die Bereitstellung von nahrhafter, leicht erreichbarer Blattmasse, dass herbivore Insekten und deren sekundäre Nutzer (Prädatoren, Honigtausauger) einen Lebensraum vorfinden, wie er in vielen, durch zunehmende landwirtschaftliche Intensivierung geprägten Landschaften Europas seltener wird. Es wurden an beiden Standorten ca. 45% Gesamtschaden an den Blättern festgestellt. Dies ist insofern bemerkenswert, als CRAWLEY (1985) in einer 4-Jahres-Studie an Eichenbeständen nachwies, dass eine geringe Herbivoren-Dichte zwar nur 8-12% Blattflächen-Verluste bewirkten, diese jedoch zu einer 2,5- bis 4,5-fachen Reduktion der Samenzahl führten. Daraus folgert er, dass selbst ein geringer Herbivoriegrad in naturnahen Laubwäldern zu einer deutlichen Degradation der Baum-Vitalität führen kann. AWMACK &

LEATHER (2002) führen jedoch aus, dass Vitalität und Qualität der Wirtsbäume einen messbaren Einfluss auf die Fruchtbarkeit und Vermehrung von herbivoren Insekten ausüben. Es gibt diverse, in den folgenden Abschnitten erwähnte Studien, die die Auswirkungen der Biodiversität von Wäldern mit den in den Kronenräumen lebenden Biozönosen und wiederum die Auswirkungen der Biodiversität dieser Zönosen auf Herbivorie untersuchen.

An den beiden Standorten mit ihren unterschiedlichen ökologischen Gegebenheiten wurden 3429 Insekten mit dem Klopfschirm gefangen. Durch die Bestimmung der Fänge und die Kategorisierung in Gilden sowie die Determination bis zum Artniveau (bei Heteroptera und Lepidoptera) wurde eine solide Datenbasis geschaffen. Durch die Determination des gesamten Fangmaterials bis auf Artniveau könnte eine noch detailliertere Darstellung und Interpretation der vorkommenden Tiergemeinschaften erreicht werden, allerdings war der dafür erforderliche Aufwand im Rahmen dieser Arbeit zu hoch. Zudem muss davon ausgegangen werden, dass ein Teil der gesammelten Tiere sog. „Touristen“ sind. So stellte SCHMIDT (1999) bei einer Untersuchung an Jungbirken fest, dass 0-80% der Insekten Touristen sind, wohingegen GOßNER (2004) bei einer Untersuchung an der Douglasie von einem nur sehr geringen Anteil ausgeht. Wie hoch der Touristen-Anteil an der Elsbeere ist, konnte in diesem Fall nicht zweifelsfrei geklärt werden.

4.4.2 Der Einfluss des Standorts auf die Diversität der Tiergemeinschaften und Nahrungsgilden

Tendenziell ist die Diversität der Tiere am HIRSCHBERG etwas höher als an der PLANTAGE. Betrachtet man die Klopfschirmproben auf Ordnungsniveau sowie die Hemiptera auf Unterordnungs- bzw. Überfamilienniveau, so ist jeweils dieselbe Anzahl an Taxa an beiden Standorten vorhanden; am HIRSCHBERG allerdings bei weitaus geringerer Individuenanzahl. Allerdings kann diese Ebene der Determination noch keinen genauen Rückschluss auf die vorhandene Diversität zulassen und bleibt daher von begrenzter Aussagekraft. Die Heteroptera, die bis zur Art bestimmt wurden, traten zwar mit einer Art mehr als an der PLANTAGE auf, allerdings war dort die Individuenanzahl weitaus höher.

Aufgrund der in vielen Fällen niedrigeren Individuenanzahl bei ungefähr gleicher Anzahl an Taxa kann man mithin von einer tendenziell höheren Diversität am natürlichen Standort HIRSCHBERG ausgehen.

Die gewonnenen Ergebnisse decken sich mit zahlreichen Studien zur Artenvielfalt beim Vergleich von Waldhabitaten unterschiedlicher Hemerobiegrade und verschiedenen Alters sowie unterschiedlicher Baumartenmischungen. So kommen ISHII et al. (2004) in einem Review zu dem Schluss, dass die Entwicklung von strukturreichen Kronenräumen aus verschiedenen Baumarten die Produktivität eines Waldstandorts erhöht. Dies geschieht durch die Förderung der komplementären Ressourcenausnutzung, die durch die räumliche, physiologische und zeitliche Differenzierung der Arten erfolgt. So wird durch die Entwicklung einer komplexen Kronenraumstruktur und den dadurch entstehenden ressourcenreichen Lebensraum die Biodiversität der dort lebenden Organismen deutlich gefördert.

Zudem steigt mit dem zunehmenden Alter von Baumbeständen auch die Artenvielfalt der herbivoren Insekten (vgl. SCHOWALTER, 1995; JEFFRIES et al., 2006).

Die vorliegende Arbeit bestätigt die These von HENDRICKX et al. (2007), dass die Artenvielfalt fast aller Arthropoden von naturnahen Habitaten in der Umgebung profitiert. Dies gilt insbesondere für den HIRSCHBERG, dessen Elsbeer-Bestände in naturnahe Wälder eingebettet sind. Hingegen profitiert der Standort PLANTAGE in geringerem Maße von dem FFH-Waldgebiet des Kottenforst, da dieser nur auf einer Seite im Norden an die PLANTAGE angrenzt; die PLANTAGE ist ansonsten von einer intensiv bewirtschafteten Agrarlandschaft umgeben.

Die Intensivierung in der land- und forstwirtschaftlichen Nutzung wird auch in Deutschland als Hauptverursacher für den Rückgang von Arten angesehen (GOßNER, 2013). Zu dieser Erkenntnis kommen auch HENDRICKX et al. (2007), indem sie die Diversität mehrerer Taxa (Apidae, Carabidae, Syrphidae, Heteroptera und Araneae) auf die Zusammenhänge intensivierter Landnutzung, abnehmender Landschaftsheterogenität und verminderter Habitatdiversität untersuchten.

Das Vorkommen unterschiedlicher Taxa und deren Diversität in Wäldern ist nach AMMER & SCHUBERT (1999) ebenfalls vom Grad der Waldnutzung abhängig; sie verglichen die Biozöosen der Kronenräume von Laubbäumen aus Wirtschaftswäldern mit ungenutzten Wäldern (20 bzw. 90 Jahre ohne Nutzung) und kommen zu folgenden Ergebnissen. Das Coleoptera-Vorkommen zeigte eine deutliche Abhängigkeit zum Naturnähegrad der Bestände, was im Wesentlichen auf den hohen Anteil von Tothholzkäfern am Gesamtspektrum zurückzuführen ist. Spinnen hingegen sind in Wirtschafts- und in Naturwäldern ziemlich gleichmäßig verteilt; sie sind wohl eher abhängig von Raumstrukturen, die nicht zwingend mit der Naturnähe eines Bestandes korrelieren müssen. Auch bei den Netzflüglern und den Wanzen ist keine Beziehung zur Naturnähe nachweisbar. Sie kommen in bewirtschafteten Laubmischwäldern mindestens ebenso häufig und artenreich vor wie in ungenutzten Beständen. Sie sind typische Vertreter eines wärme- und lichtbetonten Habitats und besonders an Lichtbaumarten (wie z. B. Eiche) gebunden.

Die in der vorliegenden Studie ermittelten Befunde zu Neuroptera und Araneae passen quantitativ zu den Aussagen von AMMER & SCHUBERT (1999). Das Vorkommen der Spinnen war allerdings am HIRSCHBERG höher, was durch die erwähnte höhere Strukturvielfalt an diesem Standort begründet sein kann. Der Gesamtanteil an Käfern war jedoch an der PLANTAGE höher, wobei allerdings dabei die Coccinellidae aufgrund des Läuseangebots einen großen Anteil ausmachten.

Bei einem Standort-Vergleich der zahlenmäßig stärker vertretenen Ordnungen aus den Klopfschirmproben zeigen sich weitere deutliche Unterschiede. Am HIRSCHBERG – dem Standort ohne nennenswerte Nutzung in den vergangenen Jahrzehnten – fällt auf, dass deutlich mehr Hymenoptera und Collembola gefunden wurden als auf der PLANTAGE. Aus dieser Dominanz kann man auf einen Standort mit einem hohen Tothholz- und Strukturanteil schließen (Kap. 2.3.1). Bei den Hymenoptera der Klopfschirmproben dominierten parasitische

Gruppen wie z. B. Braconidae, die u. a. auch andere parasitische Hymenoptera hyperparasitieren, sowie Chalcidoidea und Ichneumonoidea, die beide je nach Art eine Vielzahl holometaboler Insekten wie Schmetterlingslarven und Pflanzenwespen parasitieren. Da am HIRSCHBERG aufgrund besserer Lebensraumbedingungen für Falter (MEINEKE, 1995) mehr Schmetterlingsraupen vorkommen, könnte das höhere Parasitenvorkommen darin begründet sein. Das verstärkte Auftreten von Collembola als Detritusfresser ist auf den höheren Anteil an totem Pflanzenmaterial am HIRSCHBERG zurückzuführen, das dort auch aufgrund der größeren Trockenheitsanfälligkeit des Standorts vermehrt zur Verfügung steht.

An der PLANTAGE hingegen dominierten im Vergleich zum Siebengebirge deutlich Dermaptera (Ohrwürmer) und Diptera (Zweiflügler). Der größere Anteil der Dermaptera an der PLANTAGE ist vermutlich auf die dortige stärkere Vermehrung der Blattläuse zurückzuführen, die für sie einen bedeutenden Nahrungsbestandteil bilden können. Die Anzahl der Diptera nimmt mit abnehmender Naturnähe zu, allerdings besteht auch hier vermutlich ein zusätzlicher Zusammenhang mit den Standorteigenschaften: An der PLANTAGE ist die Bodenfeuchte höher – Dipterenlarven bevorzugen meist feuchtere Substrattypen (vgl. SCHMIDL et al., 2004).

COLEOPTERA

Da die Käfer nicht bis zur Art bestimmt wurden, lässt sich keine Aussage zu dem vermehrten Vorkommen an der PLANTAGE treffen.

HETEROPTERA

Die Diversität der Wanzen war nach dem SHANNON-Index und der dazugehörigen Evenness an der PLANTAGE höher. Wird aber zusätzlich die Dominanzidentität der Arten betrachtet, so folgt die Verteilung am HIRSCHBERG einer fast perfekten logarithmischen Kurve, die auf einen hohen Natürlichkeitsgrad hinweist (vgl. Kap. 4.2.2, Dominanzklassen nach ENGELMANN (1978)).

Die in der vorliegenden Diskussion zu beantwortende Frage ist, welches Bewertungsverfahren eher auf systemische Störungen hindeutet. So zeigt der SHANNON-Index sowohl mit steigender Artenzahl als auch mit zunehmender Gleichverteilung einen Anstieg der Biodiversität an. Die Evenness ist dann der Gradmesser, wie groß der Index-Anteil ist, der durch die Gleichverteilung der Arten entsteht. Die Gleichverteilung der Heteroptera ist an der PLANTAGE höher, allerdings muss bei der Betrachtung der verschiedenen Indices immer beachtet werden, ob der Artanteil mit einbezogen wird oder ob er (wie der SÖRENSEN-Index) Touristen und/oder Einzelarten den dominanten Arten der Zönose gleichwertig gegenüber stellt. Schließlich gehören zu jeder Biozönose auch Begleitarten, die trotz weniger Individuen eine feste Stellung in dieser Gemeinschaft einnehmen. Unter diesem Aspekt muss die SHANNON-Diversität immer in Kombination mit anderen Indices – oder in diesem Falle mit der Dominanzstruktur – betrachtet werden. Nach SCHLÜPMANN (1988) kann die Diversität, die ursprünglich vollkommen wertfrei zur biozöologischen Charakterisierung herangezogen wurde, also nicht einfach als Maß der Stabilität oder Belastbarkeit eines Ökosystems dienen. Unstrittig ist, dass starker Umweltstress oder menschliche Eingriffe in Ökosysteme die Diversität von Biozönosen negativ beeinflussen können. Ein unmittelbarer Zusammenhang

zwischen anthropogenen Störungen und der Stabilität eines Systems besteht aber nicht (SCHLÜPMANN, 1988; MÜHLENBERG, 1993).

Nach SOBEK et al. (2009) tragen eine höhere Baumartendiversität, steigende Habitatvielfalt und die damit einhergehenden größeren Ressourcen zu einer höheren Artenvielfalt und damit auch zu einer höheren Individuenzahl von Wanzen bei. So kann also davon ausgegangen werden, dass die Wanzen – trotz hoher Diversitätswerte an beiden Standorten – am naturnahen HIRSCHBERG von weniger Störungen betroffen waren.

GILDEN – MULTITROPHISCHE INTERAKTIONEN

Insgesamt konnte bei der Einteilung in Gilden die seit langem bekannte Verteilung von Nahrungsgilden der Insekten in Baumkronen bestätigt werden, nämlich dass ca. zwei Drittel der vorkommenden Individuen herbivor sind (STRONG et al., 1984).

Der höhere Anteil von Prädatoren bei geringerem Phytophagen-Anteil am HIRSCHBERG deutet auf eine höhere Stabilität der Lebensgemeinschaften am HIRSCHBERG hin, einschließlich der dort stockenden Baumarten und übrigen Vegetation (RUSSELL, 1989; KENNEDY et al., 2002).

Eine auffällige Beobachtung war das Räuber-Beute-Schema der Coccinellidae und von *Dysaphis aucupariae*. Denn nach dem Rückgang der Läuse kam es noch zu einer starken Vermehrung der Coccinellidae-Larven, deren Schlupf dann auf der Elsbeere stattfand. Da aber in der letzten Aufnahme Anfang September kaum noch Coccinellidae nachgewiesen wurden, ist anzunehmen, dass die Larven abwanderten, um andere Nahrungsquellen zu suchen.

Auffällig ist der weitaus höhere Anteil an Parasiten am natürlichen Standort; Parasiten haben im Allgemeinen eine höhere Spezialisierung als Prädatoren, da sie meist ausschließlich auf ihre Wirte angewiesen sind und bei enger Spezialisierung stets in starkem Maße koevoluiert sein müssen. Nach LINSENMAIR (1995) erscheint die Annahme plausibel, dass Parasiten für Ökosysteme generell eher stabilisierend als destabilisierend wirken. Im phänologischen Verlauf wurde bei den Parasiten an der PLANTAGE das größte Vorkommen im Juni festgestellt – 6 Wochen früher als am HIRSCHBERG. ZIMMERMANN & SIMON (2007) wiesen bei langjährigen Untersuchungen zur Arthropodengemeinschaft in der Krone eines Apfelbaums die höchsten Individuenzahlen von parasitoiden Hymenopteren ebenfalls in den Sommermonaten zwischen Juni und August nach. Insgesamt wurden im Jahresverlauf an dem Apfelbaum 46% Phytophage gefunden, 32% Detritivore, 17% Prädatoren und 5% Parasitoide (ZIMMERMANN & SIMON, 2006). Dass mit fortschreitender Vegetationsperiode auch vermehrt detritivore und mykophage Taxa auftreten, ist mit der Zunahme toter Pflanzenteile und Pilze im Jahresfortschritt erklärbar.

Auffällig ist auch, dass einige Arten wie *Empis tessellata* oder *Dysaphis aucupariae* zu einem Ungleichgewicht bei der Taxonverteilung an der PLANTAGE führen (s.o.). Auch am HIRSCHBERG kommt es bei einigen Arten zu einer stärkeren Vermehrung, allerdings nicht in gleichem Ausmaß. Dem entsprechend sind auch die prozentualen Anteile der Gilden sehr unterschiedlich verteilt: Am HIRSCHBERG wurden 65% Phytophage, auf der PLANTAGE hingegen 82% festgestellt (Tab. 16). Dieser hohe Anteil liegt u. a. an einer Massenvermehrung

der Blattläuse; zusätzlich lässt der geringe Anteil an Räubern und Parasiten auf der PLANTAGE auf eine sog. „systemische Störung“ schließen, wie sie häufig in landwirtschaftlich intensiv genutzten Kulturen auftritt. Diese Störungen des ökologischen Gleichgewichts werden z. B. durch den Einsatz von Insektiziden in der Landwirtschaft ausgelöst.

TSCHARNITKE et al. (2005) stellen fest, dass in agrarisch geprägten Landschaften nur eine Vielfalt von sog. „Versicherungsarten“ (vgl. *Insurance Hypothesis* YACHI & LOREAU, 1999) sowie eine hohe Anzahl funktioneller Gruppen die Resilienz aufrecht erhalten können. Die Verteilung funktioneller Gruppen war an der PLANTAGE unregelmäßiger als am Standort HIRSCHBERG – vermutlich auch ursächlich bedingt durch das Ausbringen eines Totalherbizids zwischen den Elsbeerreihen der PLANTAGE in den Sommern 2011 und 2012; zudem wurden auch die angrenzenden Felder mit chemischen PSM behandelt. In der Summe entspricht dies durchaus einer systemischen Störung.

Die erste Frage dieses Kapitels lautete: *„Wie unterscheidet sich die Biodiversität der Lebensgemeinschaften an beiden Standorten – wird durch den höheren Grad der Natürlichkeit am HIRSCHBERG eine höhere Biodiversität nachgewiesen?“* Die oben diskutierten Befunde legen nahe, dass in der Tat ein höherer Natürlichkeitsgrad eine größere Biodiversität mit sich bringen kann. Dabei sollte jedoch beachtet werden, dass die gewonnenen Daten bei weiter gehender Determination bis auf Artniveau eine noch größere Aussagekraft erlangen würden.

4.4.3 Herbivorie und Biodiversität

Der HIRSCHBERG zeichnete sich durch eine erhöhte Biodiversität sowie ein ausgeglicheneres Verhältnis von Phytophagen und deren Prädatoren aus; insofern könnte man dort also einen geringeren Blattschaden erwarten. JACTEL & BROCKERHOFF (2007) stellen in einem Review fest, dass Herbivorie durch eine stärkere Baumartenmischung reduziert wird. Dies wurde erneut in einer Studie von GUYOT et al. (2015) bestätigt, die besagt, dass die Baumartenvielfalt den Einfluss von Herbivoren limitiert, da auch eine höhere Biodiversität der Biozöosen vorliegt. Tendenziell bedingt eine erhöhte Biodiversität also eine stärkere Fraßregulierung. Auch KORICHEVA et al. (2006) bestätigen, dass der Netzeffekt von diversifizierten Baumartenmischungen in Wäldern zu einer höheren Stabilität führt und damit großflächigen Insektenfraß reduzieren kann. Die höhere Baumartenvielfalt lag im Vergleich der beiden Standorte am HIRSCHBERG vor (vgl. Kap. 2.3).

Die Annahme, dass aufgrund höherer Biodiversität der Kronengemeinschaften ein geringerer Blattschaden entsteht, muss für die vorliegenden Untersuchungen allerdings modifiziert werden, da zwischen den beiden Standorten auffällige Unterschiede in der Blattdicke und dem spezifischen Blattgewicht der Untersuchungsbäume vorliegen (vgl. Kap. 4.4.5). Auf Grund ihrer deutlich dünneren Cuticula sind die Elsbeer-Blätter am HIRSCHBERG anfälliger für Schäden; zudem müssen die Bäume dort mit weniger Wasser auskommen als an der PLANTAGE (vgl. Kap. 2.1).

Vergleicht man das Ausmaß der Blattschäden an beiden Standorten, so besteht kein signifikanter Unterschied. Allerdings kam es an der PLANTAGE zu einer stärkeren Vermehrung der Läuse und Milben und somit zu einem größeren Ausmaß der Saugschäden. Der Lochfraß

durch Raupen ist allerdings am Standort HIRSCHBERG umfangreicher, da dort die Habitatqualität für Nachtfalter besser ist (MEINEKE, 1995). Ebenfalls am HIRSCHBERG war vor allem im Jahr 2012 der Dürreschaden größer, da es dort bei längerer Regenspauze zu den dargestellten expositionsbedingten Trockenheitsproblemen kam.

Der Fraßschaden von Säugetieren war nur äußerst vereinzelt an jungen Blättern zu beobachten. Dies bestätigt auch die Studie von BOULANGER et al. (2009) mit der Aussage, dass die Elsbeere zu den Baumarten gehört, die von Rehwild nicht verbissen werden.

Unter Einbeziehung der statistischen Analysen kann die zweite Fragestellung dieses Teils der Arbeit – *Sinkt Herbivorie bei zunehmender Diversität der Lebensgemeinschaften in der Baumkrone?* – nicht eindeutig beantwortet werden. Aufgrund der geringeren Blattdicke am HIRSCHBERG wäre dort ein höherer Blattschaden zu erwarten; allerdings ist anzunehmen, dass dieser wiederum durch die höhere Diversität und ausgeprägtere Gleichverteilung der trophischen Gruppen reguliert wird. Der Gesamtschaden ist an beiden Standorten ähnlich hoch. Von welchen Faktoren die Ausmaße der Blattschäden letztendlich verursacht werden, lässt anhand dieser Studie mit nur zwei Untersuchungsstandorten nicht abschließend beurteilen, da weitere, hier nicht untersuchte Faktoren dafür verantwortlich sein können.

LEPIDOPTERA

Insbesondere die Lepidoptera, die im Versuch mit Elsbeer-Blattmaterial von Raupen zu Imagines herangezogen wurden, verdienen weitere Beachtung, weil bei ihnen nicht nur zwei gefährdete Arten festgestellt wurden sondern auch noch zwei Arten, die oligophag an die Elsbeere gebunden sind. Da in der vorliegenden Studie auch eine verstärkte forstwirtschaftliche Nutzung dieser Baumart unter sich wandelnden klimatischen Bedingungen thematisiert wird, kann der Nachweis dieser Falter durchaus als Anregung für weitere Untersuchungen verstanden werden.

4.4.4 Die Elsbeerlaus, *Dysaphis aucupariae*

Mit der Elsbeerlaus *Dysaphis aucupariae* (Sternorrhyncha, Aphidoidea) wurde die einzige Tierart bestimmt, die stenophag und vermutlich ausschließlich an die Elsbeere gebunden ist. Je nach Ausmaß des Befalls stellen die Läuse eine sekundäre Ressource bereit, indem sie als Beutetiere und durch die Absonderung von Honigtau mehreren anderen Tiergruppen reichhaltige Nahrung bieten. Außerdem schaffen sie durch die Bildung von Pseudogallen Schutz- und Jagdräume, die von anderen Tieren genutzt werden.

Manchmal jedoch stellt *D. aucupariae* eine Bedrohung für Elsbeer-Vorkommen dar. Landwirte und Förster, die Elsbeeren kultivieren und nutzen, berichteten von teils so starkem Befall durch Blattläuse, dass es zu einem Totalverlust der Blätter, Blüten und somit Früchte kommen kann (mündliche Mitteilungen Ludwig Albrecht, Remagen, 17.09.2015 und Norbert Mayer, Michelbach, 09.10.2011). Da diese Herbivorieschäden jedoch häufig an den noch jungen Elsbeerblättern auftreten, können die Bäume meist noch Johannistriebe schieben und die Verluste von Wasser, Nährstoffen und photosynthetisch aktiver Blattfläche zumindest teilweise ausgleichen.

Mögen Blattläuse für die Elsbeere auch auf den ersten Blick hauptsächlich Schaden bedeuten, so bringen sie doch vielen Tieren erheblichen Nutzen. So konnte eine starke Interaktion zwischen *D. aucupariae* und Ameisen beobachtet werden. Letztere wurden häufig beim Betrillern der Läuse beobachtet; zudem waren sie häufig in den Pseudogallen zu finden. Wie STYRSKY & EUBANKS (2007) in ihrem umfassenden Review feststellen, haben die auf den ersten Blick rein trophischen Beziehungen zwischen Pflanzenläusen und Ameisen potenziell starke ökologische Effekte, weil die Anwesenheit von Honigtau-produzierenden Hemiptera drastisch Abundanz und Verhalten von Ameisen zum Vorteil für die Pflanze verändert. Um ihre Nahrungsquelle zu schützen, bedrängen oder vernichten Ameisen häufig andere Prädatoren der Blattläuse sowie Herbivoren – oft zum Nutzen der Pflanze.

Bei der Analyse der von *D. aucupariae* befallenen Blätter sowie der Pseudogallen wurde eine Reihe von Tieren gefunden, die als Nutzer des Honigtaus oder als Prädatoren fungierten sowie eine Reihe von Tiergruppen, die Pseudogallen als Schutzraum oder Jagdplatz nutzten. Diese Beobachtungen werden mit der vorliegenden Studie erstmalig dokumentiert.

Als Prädatoren der Läuse traten hauptsächlich Coccinellidae sowie einige räuberische Heteroptera auf. Außerdem wurde eine hohe Abundanz diverser Syrphidae-Larven festgestellt, die alle auch aus der einschlägigen Literatur bekannt sind (DRANSFIELD, 2017; GOßNER et al., 2005; BLACKMAN & EASTOP, 2011). Araneae wurden mehrfach in Pseudogallen beobachtet; vermutlich nutzten sie diese als gut geschützte Jagdwarte.

An beiden Standorten war festzustellen, dass die Populationsdichte der Läuse ab Juni immer deutlich abnahm. Dies entspricht jedoch dem regulären Entwicklungszyklus der Frühjahrsgeneration von *D. aucupariae* und ist weniger auf die Reduzierung durch Parasiten oder Prädatoren zurückzuführen. Am HIRSCHBERG trat der Sommerwirt der Läuse *Plantago lanceolata* in direkter Nähe nicht auf, jedoch befindet sich in ca. 200 m Entfernung extensiv bewirtschaftetes Grünland, wo *P. lanceolata* nachgewiesen werden konnte. An der PLANTAGE ist *P. lanceolata* mit Deckungsgraden zwischen 1 und 2a vertreten. Ob die Zunahme der Dicke der Blatt-Cuticula mit Fortschreiten der Vegetationsperiode eine Rolle für *D. aucupariae* spielt, bedarf weiterer Untersuchungen.

Die dritte Fragestellung – *Stellt die Elsbeerlaus eine sekundäre Nahrungs- und Lebensraumressource auf der Elsbeere dar und wenn ja, für welche bzw. wieviele Taxa?* – kann somit uneingeschränkt für mind. 11 Taxa (unterschiedlicher Determinationsgrade) bejaht werden. Zur Nahrungssicherung verwenden die Läuse Pflanzensaft, den sie durch ihre Saugtätigkeit an den Elsbeerblättern gewinnen. Von dem massenhaften Vorkommen der Läuse profitieren sowohl Nutzer des Honigtaus als auch Prädatoren und Parasiten sowie Tiere, welche die entstehenden Pseudogallen als physikalischen Schutzraum und Jagdrevier verwenden.

4.4.5 Umsatz der Laubstreu

Die Umsetzung der Laubstreu benötigte am HIRSCHBERG erheblich weniger Zeit als an der PLANTAGE. Dieses Phänomen könnte auf den ersten Blick als weiterer Hinweis auf den geringeren Hemerobiegrad im Siebengebirge gelten, also auf einen höheren Grad an

„Natürlichkeit“ an diesem Standort. Diese direkte Schlussfolgerung ist jedoch unzulässig, da an den beiden Standorten unterschiedliche Verhältnisse vorliegen. Die Elsbeerblätter am HIRSCHBERG sind erheblich dünner als an der PLANTAGE, sodass sie schneller von der Zersetzerfauna angegriffen werden können. Dieser Unterschied ist vermutlich der konkurrenzbedingt starken Beschattung der Elsbeeren am Hirschberg geschuldet; unter derartigen Bedingungen entwickeln Laubbäume sog. *Schattenblätter* mit dünnerer Cuticula. Unter diesem Aspekt kann mithin von den signifikant differierenden Umsetzungsraten sowie einer verminderten Anzahl nachgewiesener Taxa nicht direkt auf eine höhere biologische Bodenaktivität der Meso- und Makrofauna am HIRSCHBERG geschlossen werden.

Auch lässt die dickere Laubstreuerschicht am HIRSCHBERG nicht unbedingt den Schluss zu, dass die Mikrofauna dort aktiver und effektiver arbeitet als an der PLANTAGE (SAYER, 2006). Die Laubstreuersetzungsraten hängen nämlich stark von der Laubstreuqualität ab; vor allem vom Gehalt der Streu an schwer zersetzbaren Substanzen wie Lignin und Polyphenolen bzw. Stoffen, die vorrangig als Nahrung von den Zersetzern genutzt werden und leicht verdaulich sind, nämlich Stickstoff- und Phosphorverbindungen sowie lösliche Kohlenhydrate (HEAL et al., 1978; SWIFT et al., 1979). WELAND (2009) stellte einen positiven Effekt des Laubstreuabbaus der Bodenfauna fest, wenn das Laub stickstoffreich und kohlenstoffarm war. Zudem folgerte sie, dass die signifikant höhere Laubstreuabbaurate in diversen Laubholzbeständen durch einen höheren Regenwurmbesatz, höhere Laubstreuqualität sowie höhere Boden-pH-Werte bedingt ist. JABIN et al. (2004) stellen in einer Untersuchung in einem naturbelassenen Wald fest, dass sich Totholz (ca. 10 m³/ha, ebenfalls kohlenstoffreich) als wichtige Strukturkomponente für die Makrofauna des Bodens erweist. So verfügen die dünneren Schattenblätter der Elsbeere, wie sie am HIRSCHBERG vorkommen, über einen geringeren Ligningehalt und somit Kohlenstoffvorrat (TUOMI et al., 1991) als die dickeren Sonnenblätter der PLANTAGE; aus diesem Grund sind die Schattenblätter für die detritivore Fauna auch besser verwertbar.

WELAND (2009) wies in einer Untersuchung der Laubstreu unterschiedlicher Baumartenmischungen nach, dass mit steigender Baumartenvielfalt auch die Biodiversität der Detritivoren anstieg. Am Hirschberg mit höherer Baumartenmischung wurde eine geringere Anzahl an Taxa nachgewiesen (die Bestimmung bis zur Art fand allerdings nicht statt). Die Begründung für die höhere Anzahl der Taxa an der PLANTAGE könnte sein, dass die an den Boden fixierten Litterbags eine Art Attraktionswirkung für eine Vielzahl von Tieren der Bodenfauna darstellten; denn aufgrund des erheblich geringeren Baumbesatzes und der umgebenden Felder sind dort erheblich weniger Laubstreu und somit auch Nährstoffe als am HIRSCHBERG vorhanden.

Der Umsatz der Laubstreu gilt unbestritten als eine notwendige Ökosystemdienstleistung. Dabei spielen trophische Gruppen in den Nahrungsnetzen der Laubstreubesiedler und ihre Interaktionen eine Schlüsselrolle für das Funktionieren von Ökosystemen (MIKOLA et al., 2002; WARDLE et al., 2006).

Analog zur ersten Fragestellung wurde die vierte Fragestellung dieses Thementails für die Laubstreu aufgestellt: *Findet am natürlichen Standort HIRSCHBERG die Umsetzung der*

Laubstreu aufgrund höherer biologischer Aktivität in einem kürzeren Zeitraum statt? Anhand der gewonnenen Datenlage lässt sich aufgrund der vielen nicht untersuchten Einflussfaktoren keine eindeutige Position zu dieser Frage beziehen. Für belastbare Schlussfolgerungen bedarf es zumindest weiterer Analysen der Mikro- und Mesofauna, der Analytik der physikalischen Blattbeschaffenheit sowie der chemischen Zusammensetzung der Blattmasse sowie des Bodens (z. B. pH-Wert).

4.4.6 Ausblick

Bei der Durchsicht der Forschungsarbeiten zur Elsbeere wird deutlich, dass bislang nur wenige ökologische Parameter dieses Baums untersucht wurden. Insbesondere das vorliegende Kapitel kann als Basis für weitere und spezifischere Fragestellungen dienen, die sich z. B. mit Herbivoren, Parasiten und Räubern sowie den Toleranzen und Resistenzen der Elsbeere gegenüber ihren tierischen Nutzern befassen – mithin Fragestellungen zu jenem interaktiven Netzwerk, in dem die Elsbeere die zentrale Rolle spielt.

So sind hinsichtlich der Funktionen, die *D. aucupariae* sowie Heteroptera und Lepidoptera an Elsbeeren wahrnehmen, weitere Untersuchungen nötig, um die Rolle dieses Baums als Habitat für seltene Arten genauer zu analysieren. Die bereits angesprochene mögliche Determination weiterer Tiergruppen bis auf Artniveau kann Aufschluss über das Habitatpotenzial der Elsbeere geben.

Auch unter dem Aspekt des Klimawandels ist Herbivorie ein Faktor, der bei Planung und Weiterentwicklung von Wäldern berücksichtigt werden muss. Da sich herbivore Arthropoden durch den Klimawandel nach Norden ausbreiten (LECKEY et al., 2014), werden sie voraussichtlich für sie neue Baum-Genotypen besiedeln können, sodass mit neuen Fraß- und Schadbildern sowie einer dynamischen Veränderung von diversen Baumkronen-Lebensgemeinschaften zu rechnen ist (vgl. HEIMONEN et al., 2015; ELSTNER & ORWALD, 2008). In ganz besonderem Maße ist die Forstwirtschaft sowohl heute wie auch in naher Zukunft gefordert, Strategien gegen die durch den Klimawandel offensichtlich zunehmenden Befallsraten durch herbivore Insekten zu entwickeln (NETHERER & SCHOPF, 2010).

So bleiben für Ökologie, Naturschutz und Forstwirtschaft viele Fragen zu klären, die auf der Basis der vorliegenden Untersuchung nun deutlicher gefasst und formuliert werden können. So wird der Themenkomplex von Standort, Naturnähe und forstlichem Management diskutiert werden müssen, wenn die Elsbeere – so wie es sich nach dem gegenwärtigen Stand der Forschung darstellt – als „Zukunftsbaum“ in die Strategiepläne für den Klimawandel einbezogen werden soll. Insbesondere wird hier die Tierökologie gefordert sein, da die umfangreichen Blattschäden in den Untersuchungsgebieten darauf verweisen, dass die Elsbeere unter bestimmten Umständen durchaus anfällig für Kalamitäten sein kann.

5 Reproduktion der Elsbeere und daran beteiligte Tiere

5.1 Einleitung: Anlockung von Blütenbesuchern und frugivoren Tieren

Sogenannte ökosystemare Dienstleistungen (*ecosystem services*) von Tieren sind unverzichtbar für das Funktionieren und den Fortbestand von Ökosystemen. So nehmen bei Pflanzen die Bestäubung und Samenverbreitung durch Tiere klar definierbare Schlüsselrollen ein, die auch auf den Skalen von Habitaten, Ökosystemen etc. von zentraler Bedeutung sind. Bestäubung und Samenverbreitung gehören als mutualistische Beziehungen zwischen Pflanzen und Tieren zu den wichtigsten dieser Dienstleistungen (SEKERCIOGLU, 2006; BASCOMPTE & JORDANO, 2007). Die Tiere erhalten Nahrung, während die Pflanzen von einem höheren Fortpflanzungserfolg profitieren. So schaffen lichte Wälder mit blühenden Waldbaumarten diversifizierte Nahrungs- und Lebensraumressourcen für eine Fülle verschiedener Tierarten, die u. a. die Blüten als Pollen- und Nektarquelle sowie als Paarungsplatz nutzen (FUHRMANN, 2007; OLLERTON et al., 2011).

ÖKOSYSTEMDIENSTLEISTUNG BESTÄUBUNG

Insbesondere Bestäuber zählen zu den Schlüsselorganismen, die für die Funktion zentraler Prozesse in unterschiedlichen Ökosystemen unverzichtbar sind, um z. B. Inzuchtdepression zu vermeiden und vitale Samen zu produzieren (CORBET et al., 1991; BIESMEIJER et al., 2006). Immerhin sind ca. zwei Drittel aller Blütenpflanzen von der Bestäubung durch Insekten abhängig (KEARNS & INOUE, 1997; SCHINDLER et al., 2013). Die Biodiversität hat einen positiven Einfluss auf die funktionelle Stabilität eines Bestäubernetzwerks – und damit letztendlich auf dessen Kontinuität. Wenn unterschiedliche Arten dieselbe Funktion ausüben (funktionelle Redundanz), erhöht sich die Stabilität dieser Funktion (BLÜTHGEN, 2014).

Viele Blütenpflanzen haben im Zuge einer Co-Evolution spezialisierte und auch generalisierte Bestäuber an sich gebunden – u. a. indem sie Merkmale entwickelt haben, die für Insekten attraktiv sind. So ist die Ausstattung von Blüten mit UV-absorbierenden oder -reflektierenden Farbstoffen insbesondere für Bienen ein Attraktions- und Navigationsfaktor (DUSTMANN & GEFFCKEN, 2000); auch die Elsbeerblüte ist damit ausgestattet.

Die Bestäubungssysteme von angiospermen Pflanzen erstrecken sich in einem Kontinuum von extremer Generalisierung bis hin zu extremer Spezialisierung (JOHNSON & STEINER, 2000). Die offenen Rosaceenblüten der Elsbeere bieten vielen Besuchern Nahrungsressourcen in Form von Pollen und Nektar an. Weil für den Zugang zu dem Nektar bei Insekten eine kurze Rüssellänge ausreicht und zudem die Antheren frei liegen, erwartet man bei der Elsbeere ein breites Nutzerspektrum von Insekten, insbesondere von solchen, die meist unspezifisch bezüglich ihrer Pollenquelle sind.

Die Elsbeere sichert ihren Fortbestand hauptsächlich durch Fremdbestäubung. Wie in der vorliegenden Untersuchung nachgewiesen, bildet die Elsbeere gerade bei Xenogamie tatsächlich die meisten Samen je Frucht aus (Kap. 3.3.4, Bestäubungsversuche).

Die Hauptbestäubergruppen in Mitteleuropa sind Hymenoptera (insb. Apoidea), Diptera – bei denen vor allem die Syrphidae gut bearbeitet sind – sowie die Gruppe der blütenbesuchenden Coleoptera.

Über die autökologischen Charakterisierungen der blütenbesuchenden Insekten und ihre Larvalbiologie lassen sich sowohl die Habitatausstattung und -qualität als auch die Rolle der Elsbeere als Nahrungsressource für die Blütenbesucher erfassen. Die folgenden Abschnitte geben einen detaillierten Überblick über die an den beiden Standorten erfassten Blütenbesucher.

HYMENOPTERA: APIFORMES

Ihr dicht behaarter Körper und die Beständigkeit ihres Verhaltens in Bezug auf Blütenbesuche machen Bienen zu den effizientesten Bestäubern blühender Pflanzen, die sich nicht durch Anemogamie vermehren (BATRA, 1995). Als wichtigste und erfolgreichste Bestäubergruppe besetzen Wildbienen dabei die Schlüsselrolle (KEVAN & BAKER, 1983), und es besteht Einigkeit darüber, dass ihre Leistungen für den Reproduktionserfolg vieler Wild- und Kulturpflanzen unentbehrlich sind (CORBET et al., 1991). Ihre hohe Effizienz bei der Bestäubung hängt ursächlich mit ihrem eigenen Nahrungsbedarf zusammen, der sich aus Blütenprodukten zusammensetzt (KEARNS & INOUE, 1997). Eine Abnahme der Wildbienen-Populationen kann demnach zu einem Rückgang der Artenvielfalt bei insektenbestäubten Pflanzen führen (BIESMEIJER et al., 2006; BURKLE et al., 2013; SCHINDLER et al., 2013).

Während sie mit ihren Mundwerkzeugen Nektar als Energiequelle aufnehmen, sammeln und verbreiten sie mit ihrem behaarten Körper den für Blütenpflanzen überlebenswichtigen proteinreichen Pollen. Beides – Nektar und Pollen – dient auch den Bienenlarven als Aufzuchtnahrung. Die Apiformes sind taxonomisch, strukturell und in ihrem Verhalten hoch diversifiziert. Im Zuge einer Co-Evolution wurden ihre Sinne genau auf die jeweiligen Blütensyndrome abgestimmt und umgekehrt (BRISCOE & CHITKA, 2001). Über ihr Komplexauge nehmen sie UV ab 300 nm wahr (PEITSCH et al., 1992) – ein Spektralbereich, in dem auch die Elsbeerblüte stark reflektiert (BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ, 2017). Zusätzlich helfen Geruch, Geschmack und taktile Sinne sowie ein innerer Zeitgeber, u. a. Eignung, Alter und Ergiebigkeit von Blüten zu erkennen (KEVAN & BAKER, 1983).

In lichten Wäldern ist die Anzahl oligolektischer und somit spezialisierter Bienenarten vergleichsweise hoch, da mit zunehmendem Lichteinfall die Artenzahl allgemein ansteigt (FUHRMANN, 2007). Auch Strukturvielfalt durch Gebüsche, Totholz, Krautfluren, offene Bodenstellen durch Wühlaktivitäten von Wildschweinen etc. führen zu einer Erhöhung der Artenvielfalt.

Mehr als 80% der europäischen Wildbienen nisten solitär, und viele solitäre Wildbienen legen zwischen 150 – 600 Meter vom Nest bis zur Nahrungsquelle zurück. Diese Distanzbegrenzung legt nahe, dass der Erhalt überlebensfähiger Solitärbienen-Populationen vom Vorhandensein einer intakten lokalen Habitatstruktur abhängt (GATHMANN & TSCHARNTKE, 2002). Insofern ist von größter Bedeutung, die Verfügbarkeit von Nist- und Nahrungsressourcen für Wildbienen

immer auch auf der übergeordneten Skala der regionalen Landschaftsmatrix zu analysieren (CHACOFF & AIZEN, 2006).

Seit geraumer Zeit mehren sich die Studien, die einen teils drastischen Rückgang der Apiformes verzeichnen, hauptsächlich hervorgerufen durch die Degradierung, Fragmentierung oder den Verlust von Habitaten (BIESMEIJER et al., 2006a; GHAZOUL, 2005; KREMEN et al., 2002; KREMEN et al., 2004; LENNARTSSON, 2002; STEFFAN-DEWENTER & TSCHARNTKE, 1999). So benötigt jede Art eine Erfüllung ihrer individuellen Lebensraum-Ansprüche wie z. B. Totholz, Höhlen von Kleinsäugetern, hohle Pflanzenstängel, südexponierte Hänge mit lichter Vegetation oder ihre spezifische Trachtpflanze. Die Umwidmung oder Zerstörung derartiger Landschaftselemente kann zu einem drastischen Rückgang der entsprechenden Populationen führen (SCHINDLER et al., 2013). Von der UNEP (United Nations Environment Programme) werden als einige dafür mögliche Gründe Habitatzerstörung und -fragmentierung genannt. KLUSER et al. (2010) führen Luftverschmutzung und Beeinträchtigungen durch Herbizide und Pestizide als mögliche Gründe an. POTTS et al. (2010) vermuten Faktoren wie Agrochemikalien, Pathogene, invasive Spezies und Klimawandel als Ursachen und sehen einen Kausalzusammenhang mit dem Rückgang von Wildpflanzen-Habitaten. Auch die ohnehin gefährdete Elsbeere könnte durch das Fortschreiten einer derartigen Entwicklung in manchen Habitaten zusätzlich in ihrem Reproduktionserfolg eingeschränkt werden.

Weil Wildbienen in ihren Lebensraum-Ansprüchen spezialisiert sind, können anhand einer Bestimmung der Wildbienengemeinschaften sowohl Standort als auch zeitliche Veränderungen der Habitate charakterisiert werden.

DIPTERA: SYRPHIDAE

Die Ökosystemdienstleistungen von Schwebfliegen zählen zu den wichtigsten, die Insekten erbringen. Syrphidae-Larven begrenzen das Auftreten landwirtschaftlicher Schädlinge wie Blattläuse, während die Imagines umfangreiche Bestäuberleistungen vollbringen, die denen der Apoidea nur wenig nachstehen oder diese sogar übertreffen (THOMPSON & VOCKEROTH, 1989). Sie können für die genetische Ausbreitung – und damit den Bestandserhalt – der Elsbeere eine wichtige Rolle spielen, da sie häufig weite Strecken von dutzenden oder sogar mehr als 100 Kilometer zurücklegen (AUBERT & GOELDLIN DE TIEFENAU, 1981). Mit teilweise hohen Populationsdichten zählen sie zu den wichtigsten Bestäubern für die Vegetation von Wäldern (SSYMANK, 2001).

Auch eignen sich die hochmobilen Schwebfliegen als Indikatoren zur Beschreibung des Standorts, da sie sowohl durch ihre Larvalbiologie als auch die Lebensraumanprüche der Imagines mit kurzen Entwicklungszyklen Veränderungen in Ökosystemen zeitnah anzeigen können (SOMMAGGIO, 1999). Einige Autoren schlagen sogar vor, Syrphidae als Monitororganismen für Ökosysteme und Umweltbedingungen einzusetzen (BURGIO & SOMMAGGIO, 2007; SOMMAGGIO, 1999; SPEIGHT & CASTELLA, 2001).

Auch Schwebfliegen sind durch den Wandel der Landschaftsnutzung betroffen, allerdings nicht so drastisch wie Wildbienen; jedoch vermuten POTTS et al. (2010) auch einen kausalen

Zusammenhang zwischen dem Rückgang von spezialisierten Syrphidae und der Vernichtung von Wildpflanzen-Habitaten.

Als mögliche Bestäuber fungieren auch weitere Diptera wie Nematocera (Mücken) und Brachycera (Fliegen). Von allen Zweiflüglern sind allerdings die Schwebfliegen (Syrphidae) die erfolgreichsten Bestäuber, die neben Nektar häufig auch Pollen als Nahrung nutzen (KEVAN & BAKER, 1983).

COLEOPTERA

Käfer gelten evolutionsbiologisch als die primitivsten Bestäuber. Beim Aufkommen von Bedecktsamern am Übergang von Jura zu Kreide waren Coleoptera bereits ziemlich weit differenziert. Die physiologischen Adaptionen anthophiler Käfer beschränken sich hauptsächlich auf die Verlängerung von Mundwerkzeugen, um an Nektar zu gelangen (KEVAN & BAKER, 1983). Viele Käferarten können durch den Blütenbesuch und die anschließende Pollenverbreitung sowohl den Bestäubungserfolg erhöhen, können ihn aber auch – je nach ihrer Nahrungsspezialisierung – mindern, indem sie die Pollen bzw. noch geschlossenen Antheren mitsamt den enthaltenen Pollenpaketen verzehren. Die Funktion von Coleoptera als Bestäuber ist bislang noch weitaus weniger bearbeitet (KUGLER, 1984) als die der Apiformes oder Syrphidae.

Nach MUNK (2009) und KUGLER (1984) sind Käfer wenig blütenspezifisch und dementsprechend wenig effektiv bei der Bestäubung. Cantharophile Pflanzen, die hauptsächlich durch Käfer bestäubt werden, zeichnen sich durch ihre evolutionäre Anpassung an ihre Bestäuber und durch eine hohe mechanische Stabilität sowie ein großes Pollenangebot aus (BUCHMANN & NABHAN, 2012).

Der Duft von Käferblumen ist meist intensiv und erinnert an überreife Früchte bis hin zu Aas. POINTNER (2011) analysierte die Düfte diverser Sorbus-Arten und kommt u. a. zu dem Schluss, dass Bestäuber unterschiedliche Arten aufgrund ihrer ebenfalls unterschiedlichen Duftbouquets selektiv bevorzugen bzw. jede *Sorbus*-Art ihre spezifischen Bestäuber hat.

Vor allem xylobionte Käfer sind u. a. durch die Anfälligkeit ihres Habitats für Klimaveränderungen bedroht, und so zählen insbesondere Totholz-Bewohner zu der am meisten gefährdeten Gruppe der Coleoptera (BUSE, 2008).

FRUGIVORIE UND ENDOZOOCHORIE

Pflanzen können ihren Reproduktionserfolg sichern oder steigern, indem sie zoophile Merkmale ausbilden, mit denen sie u. a. frugivore Tiere anlocken. In der Fortpflanzungs- und Ausbreitungsbiologie sind für die Aufrechterhaltung eines diversifizierten Genpools neben den Insekten deshalb auch hochmobile Samenverbreiter wie Vögel und Säugetiere notwendig (KEARNS & INOUE, 1997). Ab dem Spätsommer ergänzen viele Baumarten mit ihren Früchten das Nahrungsspektrum von Säugetieren und Vögeln; gleichzeitig sorgen diese Tiere z. T. für die Verbreitung der Samen. Vögel üben durch ihre Nutzung fleischiger Früchte als Nahrungsressource eine zentrale Funktion bei der Samenverbreitung vieler Pflanzenarten aus (SNOW & SNOW, 1988; STIEBEL & BAIRLEIN, 2008) – so auch bei der Elsbeere (SNOW & SNOW,

1988). Darüber hinaus ist es möglich, dass die Früchte auch spezialisierten Insekten als Larvalhabitat dienen (vgl. Kap. 5.3.7, Erfassung von Fruchtschädigungen und Fruchtschädlingen).

Analog zu den Blütenbesuchern können auch frugivore Tiere den Fortpflanzungserfolg der Elsbeere mindern, indem sie nur das Fruchtfleisch verzehren – und somit einseitig als Fruchtfleischprädatoren fungieren oder aber den Samen beim Fressen zerstören (Samenprädatoren).

Endozoochorie ist von vielen Faktoren abhängig, z. B. von evolutionär bedingten Anpassungen der Vertebraten und ihres Gastro-Intestinaltrakts an die Gegebenheiten der Früchte (und umgekehrt), der Befreiung der Samen aus dem häufig ihre Keimung inhibierenden Fruchtfleisch, der Deposition der Samen in ihrem Kot sowie den dort für die Samen auftretenden Bedrohungen durch Pilze sowie durch antagonistische, abiotische Faktoren wie Lichtmangel, Extremtemperaturen etc. (TRAVESET et al., 2007) – insgesamt also ein komplexes und auf größeren Zeit- und Raumskalen ablaufendes Geschehen.

VÖGEL

Die Fernausbreitung von Samen durch Vögel – häufig abgekürzt mit LDD (long-distance-dispersal) – hängt von den räumlichen und zeitlichen Ausbreitungsmustern ab, über die nach wie vor wenig bekannt ist (NATHAN & MULLER-LANDAU, 2000). Auch die Angaben darüber, ab welcher Distanz der Begriff LDD verwendet werden kann, ist je nach Autor sehr unterschiedlich und so variieren die Distanzen ab 37,5 m nach dem Fruchterwerb (STIEBEL, 2003) über Distanzen ab 100 m (CAIN et al., 2000), wohingegen bei PROCTOR (1968) LDD bei 1600 km beginnt. In der letztgenannten Studie untersuchte der Autor die maximale Verweilzeit der Samen im Magen der Tiere und berechnete die weiten Distanzen auf Basis der Flugleistung von Zugvögeln. In der vorliegenden Studie können allerdings Rückschlüsse auf die Verweildauer im Magen nur über die Kenntnis der Vogelart gezogen werden.

SÄUGETIERE

Auch die Verbreitung von Samen fleischiger Früchte durch bodenlebende Säugetiere wurde in Europa bislang nur wenig dokumentiert. Für die Vogelkirsche *Prunus avium* identifizierten GRÜNEWALD et al. (2010) als Ausbreiter Fuchs, Rehwild, Dachs, Marder und Wildschwein. HEINKEN et al. (2001) untersuchten die endozoochore Ausbreitung von Pflanzen an wildlebenden herbi- und omnivoren Säugetieren, u. a. auch Reh und Wildschwein. Sie kommen zu dem Ergebnis, dass Endozoochorie einen zwar messbaren aber nur geringen Beitrag zur Fernausbreitung von Waldpflanzen leistet.

ZIELE UND FRAGESTELLUNGEN

Mit der vorliegenden Untersuchung wurde erstmalig eine systematische Aufnahme der Blütenbesucher und potenziellen Bestäuber der Elsbeere und der anschließenden Samenverbreitung durch Vertebraten durchgeführt.

Im Hinblick auf die ökosystemaren Dienstleistungen *Bestäubung* und *Samenverbreitung*, die für das Fortbestehen und die Aufrechterhaltung genetisch diverser und stabiler Populationen unerlässlich sind, wurde der Frage nachgegangen, welche Tiere effektiv zu diesen Dienstleistungen beitragen und welche diese ggf. hemmen. Unter diesen Aspekten wird hier erneut das Blütensyndrom (vgl. Kap. 5.4.1) anhand der Spezialisierungen der gefangenen Blütenbesucher analysiert. Die Frage, welchen Einfluss der Standort auf die Zusammensetzung und auch funktionalen Merkmale der Blütenbesucher hat, ist bei der Gesamtbetrachtung von großer Wichtigkeit, kann jedoch aufgrund der unzureichenden Datenlage nicht zufriedenstellend beantwortet werden. So befasst sich dieser Teil der Arbeit auch mit einer tierökologischen Analyse um zu eruieren, welchen Einfluss der Standort auf die Zusammensetzung der Blütenbesuchergemeinschaften und ihre funktionalen Merkmale hat.

Im Laufe dieses Kapitels sollen deshalb die folgenden beiden Fragen beantwortet werden:

1. Ist das Blütensyndrom der Elsbeere hauptsächlich auf unspezialisierte Bestäuber ausgerichtet?

Aus der ermittelten geringen Spezialisierung ergibt sich die zweite Fragestellung:

2. Haben die Habitate der Elsbeere einen größeren Einfluss auf die Zusammensetzung der Tiergemeinschaften als der Primärproduzent Elsbeere?

5.2 Material und Methoden

5.2.1 Erfassung der Blütenbesuchergemeinschaften

Die Blütenbesucher wurden mit den im Folgenden beschriebenen Methoden erfasst.

SICHTFANG, BEOBACHTUNG

In Intervallen von je einer halben Stunde wurden die blütenbesuchenden Arthropoden an je einem Baum mit einem gebräuchlichen Kescher (Klappnetz, 40 cm Ø) direkt von der Blüte gefangen und zusammen mit einer Nummerierung in Rollrandgläser mit Essigäther überführt. Zusätzlich wurden alle anderen Beobachtungen von Blütenbesuchern notiert und diese bis zu einem möglichst niedrigen taxonomischen Rang bestimmt (Ordnungs- bzw. Gattungs- und Artniveau). Beobachtungen zum Verhalten der Tiere auf der Blüte sowie ihrer Ressourcenwahl – Pollen und/oder Nektar – wurde bei allen Individuen vermerkt soweit es möglich war. Arten, die häufig vorkamen und sicher durch Sichtsprache determiniert werden konnten, wurden lediglich notiert.

Zusätzlich wurden Abundanzaufnahmen durchgeführt um herauszufinden, mit welcher Frequenz Blüten besucht wurden und wie hoch die Blütenbesuchsrate ist. Dazu wurde ein Rahmen von einem Quadratmeter Größe an eine blütenreiche Stelle in den Baum gehängt und für 20 Minuten nur Tiere innerhalb des Rahmens detektiert. Aufgrund der hohen Bäume am HIRSCHBERG und der dort zu geringen Blütenzahl konnten diese Aufnahmen nur am Standort PLANTAGE erfolgreich durchgeführt werden.

Aufgrund des kurzen Blühzeitraums der Elsbeere von 1-2 Wochen konnte auf standardisierte Zeiten und ungefähr gleichbleibende gute Witterung bei der Erfassung (ohne Niederschläge, mit ausreichend hoher Temperatur für fliegende Bestäuber) keine Rücksicht genommen werden; die Erfassungszeiten richteten sich somit nach dem Wetter.

FLUGFENSTERFALLEN (LUFTEKLEKTOREN)

Wie Tab. 23 zu entnehmen ist, wurden zum Zeitpunkt der Blüte Flugfensterfallen in variierender Anzahl in die blühenden Bäume gehängt und mit Glykol (Mischungsverhältnis 1:1 mit destilliertem Wasser) befüllt. Die Flugfensterfallen wurden begleitend zu den Erfassungen der Blütenbesucher ca. eine Woche lang aufgehängt, um zusätzlich Tiere in der Krone zu fangen, die mit dem Kescher nicht erreichbar waren. Ca. eine Woche nach der Blüte wurden die Flugeklektoren wiederum an dieselben Stellen gehängt und wieder eine Woche lang Tiere gefangen, um die Artenspektren miteinander vergleichen zu können und zu eruieren, ob es sich um Blütenbesucher oder zufällige Besucher, sog. Touristen handelt. Im Untersuchungsjahr 2013 konnte aufgrund des andauernden Regens nach der Blüte keine Referenzintervall-Untersuchung durchgeführt werden.

Tab. 23 Zeiträume der Nutzung der Flugfensterfallen an beiden Standorten (d = Tage)

Startdatum	Enddatum	Dauer (d)	Standort	Baumnummer
26.04.2011	01.05.2011	5	HIRSCHBERG	1
26.04.2011	03.05.2011	7	HIRSCHBERG	27
26.04.2011	05.05.2011	9	PLANTAGE	4
26.04.2011	05.05.2011	9	PLANTAGE	2
17.05.2011	24.05.2011	7	HIRSCHBERG	1
17.05.2011	24.05.2011	7	HIRSCHBERG	27
18.05.2011	25.05.2011	7	PLANTAGE	4
18.05.2011	25.05.2011	7	PLANTAGE	2
04.05.2012	13.05.2012	9	PLANTAGE	23
07.05.2012	14.05.2012	7	PLANTAGE	85
07.05.2012	14.05.2012	7	PLANTAGE	101
23.05.2012	30.05.2012	7	PLANTAGE	23
23.05.2012	30.05.2012	7	PLANTAGE	85
23.05.2012	30.05.2012	7	PLANTAGE	101
15.05.2013	25.05.2013	10	HIRSCHBERG	31
12.05.2013	21.05.2013	9	HIRSCHBERG	1
18.05.2013	25.05.2013	7	HIRSCHBERG	27

Der Plan, die Auswertungen mit einer Principal Component Analysis (PCA) durchzuführen, musste verworfen werden, da die Daten nominalskaliert und nicht normalverteilt sind. Die Auswertung der Zusammenhänge zwischen Standort und autökologischen Einordnungen der Arten erfolgte deshalb mit einem χ^2 -Test. Zudem lag die erwartete Häufigkeit unter 5, was den

exakten Test nach Fisher erforderte. Zur Überprüfung der Effektstärke wurde Cramérs V verwendet.

5.2.2 Standortbeschreibung

STANDORTE: HIRSCHBERG, PLANTAGE

Die Beschreibungen der beiden Standorte in Deutschland sind Kap. 2.1 zu entnehmen.

STANDORT WIESENWIENERWALD, ÖSTERREICH

Zur Dokumentation der frugivoren Vögel wurde vom 07.-14.10.2011 ein dritter Standort in Österreich hinzugefügt – und zwar in der Gemeinde Michelbach ca. 50 km östlich von Wien im sog. *Elsbeer-Reich* im Wiesenwienerwald in Niederösterreich.

In dieser Region findet heute noch eine anderswo kaum noch praktizierte, landwirtschaftliche Nutzung der Elsbeer-Früchte (und auch des Holzes) statt. Die solitär auf Wiesen und an Feldrainen stehenden, gepflegten Bäume haben mit ihren 20 m hohen, ausladenden Kronen häufig beeindruckende Dimensionen und sind teils vermutlich weit über 200 Jahre alt.

WITTERUNG WÄHREND DER UNTERSUCHUNGSZEITRÄUME

Die Witterung während der Untersuchungszeiträume ist Kap. 2.2 zu entnehmen.

5.2.3 Die Erfassung weiterer blühender und fruchtender Pflanzen

Die Dokumentation der anderen verfügbaren Nahrungsressourcen während Blütezeit und Fruchtreife wurden jeweils drei Wochen vor sowie nach der Blütezeit bzw. Fruchtreife durchgeführt, um weitere potenzielle Nahrungsquellen für Blütenbesucher und Frugivore zu identifizieren und ggf. die Präsenz/Absenz sowie die Abundanz verschiedener Arten besser einordnen zu können.

Dazu wurden diese Nahrungsquellen erfasst und nach dem Deckungsgrad nach BRAUN-BLANQUET, verändert nach WILMANN (1998), kartiert (Anh. 4, 5, 6 und 7).

5.2.4 Aufbereitung, Determination, Ökologie, Biologie und Gefährdung der Blütenbesucher

Die blütenbesuchenden Insekten wurden nach dem Fang präpariert und etikettiert. Die Determination erfolgte mithilfe eines Binokulars (100x) bis auf Artniveau, bis auf einige Ausnahmen, die nur bis zur Gattung, Familie oder Ordnung bestimmt wurden. Die verwendete Bestimmungsliteratur ist Tab. 24 zu entnehmen. Die Tiere befinden sich gegenwärtig in der Sammlung des Instituts für Nutzpflanzenwissenschaften und Ressourcenschutz – Abteilung Agrar- und Produktionsökologie, Auf dem Hügel 6, 53121 Bonn.

Bei den Apiformes erfolgte die Nachbestimmung durch Dr. Matthias Schindler (Biologische Station Bonn / Rhein-Erft; vorher Universität Bonn) bei den Syrphidae durch Dr. Axel Ssymank, (Bundesamt für Naturschutz, Bonn). Bei der Nachbestimmung der Schmetterlinge war die Unterstützung des Lepiforums (RENNWALD & RODELAND, 2017) hilfreich.

Tab. 24 Determination und Gefährdung blütenbesuchender Insekten von *S. torminalis*. Verwendete Literatur für systematische Einordnung und Angaben des Gefährdungszustands. Die bei „Gefährdung“ erstgenannte Literaturangabe bezieht sich auf NRW, die zweite auf Deutschland

Taxa	Determination	Nomenklatur/ Systematik	Gefährdung
Wildbienen (Apiformes)	AMIET et al. (2010) AMIET et al. (2001) SCHEUCHL (1997)	WESTRICH (1989)	ESSER et al. (2009) WESTRICH et al. (2011)
Käfer (Coleoptera)	SCHAEFER & BOHLKEN (2000) FREUDE ET AL. (1964-1983):		
Schwebfliegen (Syrphidae)	VAN VEEN (2004) BOTHE (1996)	SSYMANK ET AL. (2011) VAN VEEN (2004)	SSYMANK ET AL. (2011)
Schmetterlinge (Lepidoptera)	KOCH (1984)	KOCH (1984)	SCHUMACHER (2011)

ÖKOLOGIE, BIOLOGIE UND GEFÄHRDUNG DER BLÜTENBESUCHENDEN BIENEN

Ökologische Verbreitungstypen

Um die Arten nach ihren ökologischen Präferenzen einzuordnen, haben PITTIONI & SCHMIDT (1942) sie nach ihren Lebensraumsansprüchen im Hinblick auf die Parameter *Temperatur* und *Feuchtegrad* in fünf Verbreitungstypen eingeteilt. Diese Einteilung wurde von verschiedenen Autoren (WESTRICH, 1979; MAUSS & SCHINDLER, 2002) nochmals überarbeitet. Arten ohne Zuordnung wurden anhand der Beschreibungen in WESTRICH (1989) eingeteilt.

- *Stenök-eremophil* – streng auf trocken-warme Biotope und häufig auf niederschlagsarme Gebiete beschränkt
- *Euryök-eremophil* – zwar wärmebedürftig, aber nicht so ausschließlich wie die Arten der vorigen Gruppe
- *Hypereuryök-intermediär* – Ubiquisten, d. h. Arten mit breiter ökologischer Valenz
- *Euryök-hylophil* – Bevorzugung mäßig kühler und feuchter Biotope
- *Stenök-hylophil* – auf kühle und feuchte Gebiete beschränkt

Wahl der Pollenquelle

Bienen sammeln Pollen hauptsächlich als Larvennahrung. Dabei existieren bemerkenswerte Unterschiede bzgl. Auswahl und Anzahl der Pflanzenarten. So gibt es Pollengeneralisten

(polylektische Bienen), die ein breites Blütenspektrum verschiedener Pflanzenfamilien nutzen (z. B. CANE & SNIPES, 2007) bis hin zu Pollenspezialisten, die ausschließlich auf eine einzige Pflanzenfamilie oder -gattung spezialisiert sind (oligolektische Bienen). Der Grad der Spezialisierung ist je nach Art sehr unterschiedlich ausgeprägt. Nach LINSLEY & MACSWAIN (1957) werden Bienenarten dann als oligolektisch bezeichnet, wenn sämtliche Weibchen im gesamten Verbreitungsgebiet auch beim Vorhandensein anderer Pollenquellen ausschließlich Pollen einer Pflanzenart oder nah verwandter Pflanzenarten sammeln. In dieser Arbeit wird auf eine genauere Einteilung verzichtet und nur zwischen Oligo- und Polylektie unterschieden.

Rüssellänge

Die Rüssellänge ist durch die phylogenetische Entwicklung der Bienen begründet. Durch die Koevolution von Blüten und Bienen haben sich beispielsweise langrüsselige Bienen an Blüten mit einem langen Blütenkelch angepasst – und umgekehrt. Für die vorliegende Arbeit reicht die einfache Unterscheidung aus, ob es sich um lang- (> 8 mm) oder kurzrüsselige Arten handelt.

Nistverhalten

Wildbienen sind hochspezialisiert bei der Wahl ihrer Nistplätze (WESTRICH, 1989). Die Nistplatzwahl lässt somit auch Rückschlüsse auf den Lebensraum zu. Die hypergäisch (oberirdisch) nistenden Arten nutzen z. B. hohle Pflanzenstängel, Totholz, leere Schneckenhäuser oder Mauerhohlräume. Die meisten Bienen nisten jedoch endogäisch (unterirdisch) (CANE, 1991); nach MICHENER (2007) nisten etwa 70% der Solitärbienen in temperierten Klimazonen endogäisch.

Sozialverhalten

Wildbienen lassen sich anhand ihres Sozialverhaltens wie folgt klassifizieren:

- *Solitär* – Jedes Weibchen baut sein eigenes Nest und versorgt die Brutzellen eigenständig.
- *Kommunal* – Verhält sich wie eine solitäre Bienenart, allerdings nutzen die Bienenweibchen einen gemeinsamen Nesteingang.
- *Eusozial (primitiv eusozial)* – Kolonie adulter Weibchen zweier Generationen, mit einjährigem Volkszyklus und einer geringfügigen morphologischen Differenzierung der Kasten. Futteraustausch ist meist fehlend, allerdings gibt es nur ein einziges fertiles Weibchen. Hoch eusozial ist nur die Honigbiene (*Apis mellifera*).
- *Parasiten* – Bauen keine eigenen Nester sondern legen ihre Eier in Brutzellen der Wirtsart. Die Brut wird entweder von der Wirtsart versorgt (Sozialparasiten, Schmarotzer) oder sie ernährt sich von der Brut der Wirte (Kleptoparasiten, Kuckucksbienen).

Nach WESTRICH (2017) lassen sich diese Begriffe jedoch nicht immer eindeutig verwenden, da sie zum einen häufig nicht identisch angewendet werden und zum anderen viele

Bienenarten verschiedene Ebenen der Sozialität durchlaufen oder in dieser Hinsicht sehr variabel sind. In dieser Arbeit wird jeweils auf das in Deutschland am häufigsten beobachtete Verhalten Bezug genommen.

ÖKOLOGIE, BIOLOGIE UND GEFÄHRDUNG DER BLÜTENBESUCHENDEN SCHWEBFLIEGEN

Habitatpräferenzen

Die Habitatpräferenzen der Syrphidae wurden nach RÖDER (1990) eingeteilt. Es werden nur die Habitatpräferenzen aufgeführt, die bei den vorkommenden Schwebfliegenarten auftraten.

- eurytope Art
- feuchtigkeitsliebende, hygrobionte/-phile Art
- xerobionte/ -phile Art
- waldliebende Art
- Gebirgsart

Larvalernährungstypen

Es werden nur die Ernährungsarten nach SSYMANK (2001) und SPEIGHT & CASTELLA (2006) aufgezählt, die bei den vorkommenden Schwebfliegenarten auftraten; bei der statistischen Auswertung wird nur nach Sapro- und Zoophagen unterschieden.

Zoophage

- aphidophag, myrmekophil (Wurzelblattläuse)
- aphidophag, in der Streuschicht oder Vegetation
- arboricol (Strauch- und Baumschicht, meist spezialisiert)
- herboricol (Kraut- und Streuschicht) meist polyphag, fakultativ aphidophag

Saprophage

- aquatisch saprophag (microphag, Detritusfresser)
- terrestrisch saprophag
- in zersetztem krautigem Pflanzenmaterial
- xylophag
- in Schleimflüssen von Bäumen
- Kommensalen in Hymenopterenestern (Bombus, Vespidae)

Kriterienklasse

Die Kriterienklasse (Häufigkeit) wurde nach der Roten Liste Deutschland (SSYMANK et al., 2011) eingeteilt:

- extrem selten
- sehr selten
- selten
- mäßig häufig
- häufig
- sehr häufig

ÖKOLOGIE, BIOLOGIE UND GEFÄHRDUNG DER BLÜTENBESUCHENDEN COLEOPTERA

Die Angaben zur Larvalernährung, der Ernährung der Imagines und der Habitatpräferenzen wurden der folgenden Literatur entnommen: MÖLLER et al. (2006); ALFORD (2007); EATON & KAUFMAN (2007); BLEICH et al. (2017) und FREUDE et al. (1964-1983).

Larvalernährung und Ernährungsweise der Imagines

Die folgenden ökologischen Einteilungen der Coleoptera sind jeweils als Präferenzen aufzufassen, die der o. g. Literatur entnommen sind. Sie dienen in ihrer abstrahierten Form zur Bildung ökologischer Gilden, die eine Beschreibung und statistische Auswertung des Datenmaterials ermöglichen (KÖHLER, 2010). Zu der Gruppe der saprophag Xylophagen, die sich direkt von Holz- oder Rindenmaterial ernähren, gehören zahlreiche Pilzfresser, die sich in den Fruchtkörpern von Holzpilzen oder in Pilzmycel-durchzogenem Holz entwickeln; deshalb ist die systemische Trennung bei den Saprophagen nicht immer eindeutig. So werden teilweise räuberische Holzbewohner, Baumsaftfresser und an Totholz gebundene Abfallfresser den xylophagen Käfern zugeordnet (KÖHLER, 1996).

Unter Berücksichtigung der obigen Aspekte wurden die Larven und auch die Imagines anhand der Nahrung klassifiziert:

- zoophag
- zoophag, aphidophag
- phytophag
- saprophag, xylophag
- saprophag, mycetophag
- omnivor

Habitatpräferenz

Bei der Habitatpräferenz wurde nur nach eurytopen Arten (Ubiquisten), Waldarten, Offenlandarten und Waldrandarten unterschieden. Die Waldrandarten beziehen auch die Arten mit ein, die eine offene Waldstruktur bevorzugen.

ARTENTURNOVER

Zum einfachen Vergleich der Arteninventare zweier Untersuchungsperioden verwendet man den Artenturnover nach MÜHLENBERG (1989) nach folgender Formel:

Formel 9 Berechnung des Artenturnovers nach MÜHLENBERG (1989)

$$T = \frac{J + E}{S1 + S2}$$

J = Zahl der zwischen Saison 1 und 2 hinzu gekommenen Arten

E = Zahl der zwischen Saison 1 und 2 verschwundenen Arten

S1 = Zahl der Arten aus Saison 1

S2 = Zahl der Arten aus Saison 2

SHANNON-Index, SÖRENSEN-Index und RENKONEN'sche Zahl

Die Berechnung und Deutung der o. g. ökologischen Indices sind Kap. 4.2.2 zu entnehmen.

STATISTIK

Aufgrund der geringen Anzahl an Arten und Individuen am Standort HIRSCHBERG in diesem Teil der Arbeit konnten statistische Verfahren nur in eingeschränktem Maße durchgeführt werden. So wurden zur Analyse der Artengemeinschaften mit ihren ökologischen Ansprüchen die Voraussetzungen für eine Hauptkomponentenanalyse verletzt, da je Variable teilweise erheblich weniger als 10 Fälle vorhanden waren. So fiel die Entscheidung für eine einfache Kontingenzanalyse (Chi-Quadrat-Test mit dem Exakten Test nach Fisher) und die anschließende Berechnung der Effektstärke über Cramérs V; damit kann z. B. ein signifikanter Zusammenhang zwischen dem Standort und den jeweiligen Artengemeinschaften und/oder Larvalernährungstypen ermittelt werden.

5.2.5 Erfassung frugivorer Tiere

ERFASSUNG DER ELSBEER-BESUCHENDEN VÖGEL

Die Vögel wurden an drei Standorten beobachtet: PLANTAGE, HIRSCHBERG und im österreichischen Wiesenwienerwald bei Michelbach.

Zur Reifezeit der Elsbeerfrüchte wurden die Vögel aus einem Versteck oder einer Deckung heraus beobachtet; dabei variierten die Entfernungen je nach beobachtetem Baum. Zur Observierung wurde ein Spektiv der Marke Kowa mit 80-facher Vergrößerung verwendet.

Es wurden jeweils Anfang und Ende des Beobachtungszeitraums notiert, der genaue Standort, die Vogelart, -anzahl und – soweit es erkennbar war – das Verhalten des Vogels an der Frucht sowie sein An- und Rückflugsort.

AUTÖKOLOGISCHE KLASSIFIZIERUNG DER VÖGEL

Anschließend wurden die Arten nach SNOW & SNOW (1988) nach ihrer Fruchtbearbeitungstechnik in ausbreitungsrelevante Gruppen eingeteilt:

- *Echte Ausbreiter* – Arten, die beim Fressen die Samen aufnehmen und sie unbeschadet wieder ausscheiden
- *Fruchtfleischprädatoren* – Arten, die lediglich das Fruchtfleisch abpicken und die Samen weder beschädigen noch in ihren Gastrointestinaltrakt aufnehmen
- *Samenprädatoren* – Arten, die sich vornehmlich von Samen ernähren und diese zerstören

Die echten Ausbreiter werden wiederum nach STIEBEL (2003) in ökologische Ausbreitungsgilden nach den art eigenen Bewegungsmustern nach dem Fruchtfressen eingeteilt – und zwar nach der zurückgelegten Distanz bis zum erneuten Landen auf dem Boden. Wo die Samen dann ausgeschieden werden, ist jedoch nicht bekannt.

ERFASSUNG DER FRUGIVOREN SÄUGETIERE

Die Elsbeerfrüchte-fressenden Säugetiere wurden mit einer Wildkamera der Marke Dörr, Modell BolyGuard 5.0 erfasst. Die Kamera ist mit einem Bewegungssensor ausgestattet und liefert tagsüber Farb- und nachts Schwarzweissbilder mit einem für Tiere unsichtbaren Infrarotblitz.

Zur Zeit der Fruchtreife wurde die Kamera an allen drei Standorten – HIRSCHBERG, PLANTAGE und Wiesenwienerwald – in verschiedenen langen Intervallen aufgehängt.

Die Kamera wurde dort jeweils in ca. 1 m Höhe in einem kleinen Schutzhäuschen an einer Elsbeere befestigt und aus ca. 1,5 - 2,5 m Entfernung auf den Boden ausgerichtet. Dort wurde eine definierte Anzahl an Früchten ausgelegt, meist 50 Stück. Um eine Geruchskontamination auszuschließen, wurde Hautkontakt mit diesen Beeren vermieden. Nach einigen Tagen (zwischen 1 und 6) wurde die Kamera kontrolliert und die noch ausgelegten Früchte gezählt.

ERFASSUNG VON FRUCHTSCHÄDIGUNGEN UND FRUCHTSCHÄDLINGEN

Zur Erfassung von weiteren Tieren wurden 2013 an 2 Terminen 835 Früchte von Bäumen der PLANTAGE untersucht. Zudem wurde bereits ab 2011 bei den Begehungen und den Bestäubungsversuchen auf Fraßlöcher oder Tiere an der Frucht geachtet und diese ggf. notiert.

5.3 Ergebnisse

5.3.1 Dominanzstruktur und Zusammensetzung der Blütenbesucher-Gemeinschaften

Bei der Aufnahme der Blütenbesucher konnten insgesamt 904 detektierte Tiere 5 Ordnungen zugeordnet werden. Am HIRSCHBERG wurden 5 Ordnungen aus 24 Familien (208 Individuen) beim Blütenbesuch detektiert, an der PLANTAGE hingegen 4 Ordnungen aus 31 Familien (696 Individuen); die Verteilungen sind der Abb. 35 zu entnehmen; zusätzlich sind die Zeiten und Detektierungsmethoden in Tab. 25 aufgeführt.

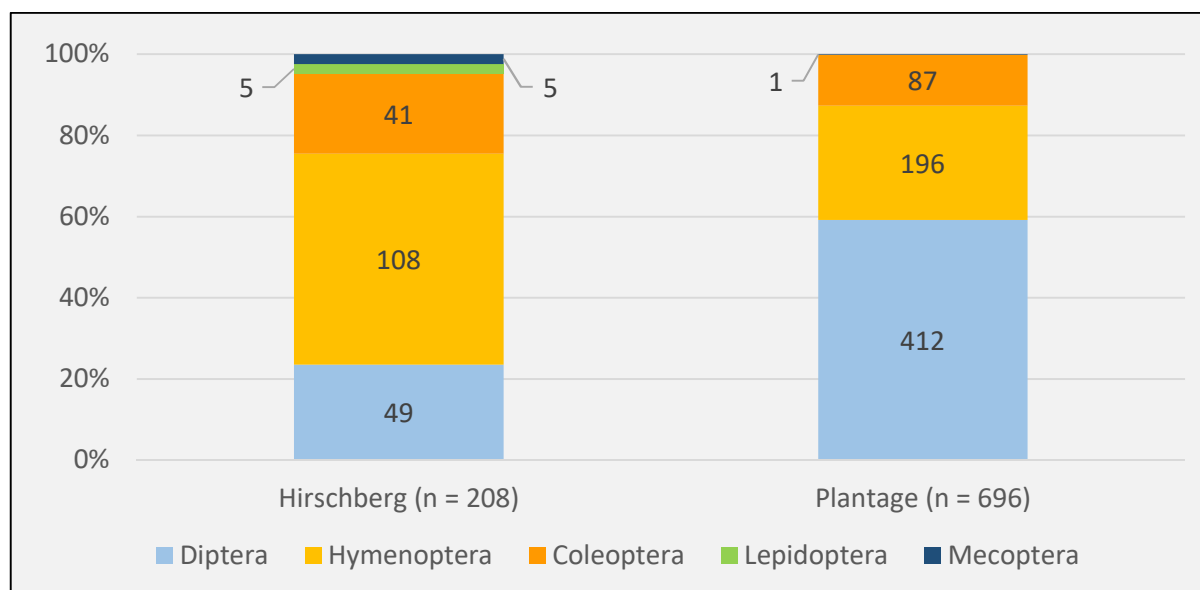


Abb. 35 Ordnungen der Blütenbesucher an *S. torminalis* an den beiden Untersuchungsstandorten in den Untersuchungsjahren 2011-2013 (HIRSCHBERG 2011 und 2013, PLANTAGE 2011 und 2012).

Tab. 25 Blütenbesuchende Insekten von *S. torminalis*, bis zur Art oder Morphospezies bestimmt, auf Ordnungsniveau – je nach Fangmethode und ihrer jeweiligen Dauer (h = Stunde, d = Tag) an den beiden Untersuchungsstandorten HIRSCHBERG und PLANTAGE

Standort	Ordnungen	Kescher (%)	Gesichtete Tiere (%)	Frequenz- aufnahmen (%)	Flugfenster- falle (%)	Σ (%)	Σ abs. (n)
HIRSCHBERG	Diptera	11	13	-	0	24	49
	Hymenoptera	12	11	-	60	52	108
	Coleoptera	12	8	-	0	20	41
	Lepidoptera	0	2	-	0	2	5
	Mecoptera	0	0	-	2	2	5
	Gesamt (%)	35	34	-	31	100	
	Dauer	<i>7,5 h</i>	"	-	<i>38 d</i>		
PLANTAGE	Diptera	19	31	8	2	59	412
	Hymenoptera	12	10	3	3	28	196
	Coleoptera	6	3	2	2	13	87
	Lepidoptera	0	0	0	0	0	0
	Mecoptera	0	0	0	0	0	1
	Gesamt (%)	36	43	14	7	100	
	Dauer	<i>12,5 h</i>	"	<i>2,5 h</i>	<i>41 d</i>		

Es konnten am HIRSCHBERG 37 Arten sowie 9 Morphospezies und an der PLANTAGE sogar 78 Arten sowie 18 Morphospezies als Blütenbesucher bestimmt werden (Anhang 3). Beim Vergleich der Artengemeinschaften an den beiden Untersuchungsstandorten ergab sich nach dem SÖRENSEN-Index eine Übereinstimmung von 44%; die Gesamtartenzahl der Blütenbesucher belief sich auf 88 Arten sowie 23 Morphospezies.

Zusätzlich wurden weitere Insekten beobachtet, die den Ordnungen Diptera, Coleoptera und Hymenoptera zugeordnet werden konnten, die allerdings in diese Auswertung nicht eingehen, da sie nicht bis zu Art- bzw. Morphospezies bestimmt wurden.

5.3.2 Die Wildbienenzönosen (Apiformes: Hymenoptera)

ARTENSPEKTRUM UND DIVERSITÄT DER APIFORMES

Insgesamt wurden an den Standorten PLANTAGE (2011, 2012) und HIRSCHBERG (2011, 2013) 291 Individuen mit 22 Bienenarten auf Elsbeerblüten bestimmt; 54 weitere Exemplare konnten nicht bestimmt werden (Tab. 26). Die determinierten Individuen sind 4 Familien zuzuordnen: 60% Sandbienen (Andrenidae), 38% Echte Bienen (Apidae), 1% Seidenbienen (Colletidae) und 1% Furchenbienen (Halictidae).

Am HIRSCHBERG kam mit *Lasioglossum lativentre* die einzige Art vor, die nicht an der PLANTAGE auftrat, während an der PLANTAGE keine Art vorkam, die nicht auch am HIRSCHBERG erfasst wurde.

Es gab einen sehr signifikanten Zusammenhang zwischen dem Standort und der jeweiligen Zusammensetzung der Artengemeinschaften (291 Individuen, 21 Arten; Chi-Quadrat nach Pearson: $\chi^2(20) = 77,322$, $p \leq 0,001$, zweiseitig). Der Zusammenhang war nach *Cramer-V* (= 0,515, $p \leq 0,001$) auch stark.

DOMINANZSTRUKTUR UND DIVERSITÄT

Die Dominanzen wie auch die Quantitäten der Individuen- und Artenzahlen waren aufgrund der unterschiedlichen Witterung und des unterschiedlichen Blühangebots sehr verschieden zwischen den Standorten und den Untersuchungsjahren.

So konnten an der PLANTAGE aufgrund der freistehenden und blütenreichen Bäume weitaus mehr Tiere gefangen und beobachtet werden als am HIRSCHBERG. Die drei häufigsten Arten insgesamt waren *Andrena haemorrhoa*, *Apis mellifera* und *Bombus terrestris*. Der Artenwechsel am HIRSCHBERG zwischen den Jahren 2011 und 2013 betrug 29% und an der PLANTAGE 45% (zwischen 2011 und 2012). An beiden Standorten war die Artenzahl im jeweils zweiten Untersuchungsjahr höher.

Tab. 26 Blütenbesuchende Apiformes von *S. torminalis*: Abundanzen, Biologie, Ökologie u. Gefährdung an den Standorten HIRSCHBERG und PLANTAGE. RL D = Gefährdung nach Roter Liste Deutschland (WESTRICH et al., 2011), RL NRW = Gefährdung nach Regionaler Rote Liste Nordrhein-Westfalen (ESSER et al., 2009): NRBU = Niederrheinische Bucht, Ei/SG = Eifel/Siebengebirge

Art	PLANTAGE	HIRSCHBERG	Ökotyp	Pollensammelverhalten	Nistverhalten	Sozialverhalten	Generationen	RL D 2007	RL NRW NRBU	RL NRW Ei/SG
Andrenidae										
<i>Andrena chrysoceles</i> (Kirby 1802)	1	0	e.-hyl.	poly	e	sol	uni	*	*	-
<i>Andrena cineraria</i> (Linnaeus 1758)	5	1	h.-inter.	poly	e	sol	uni	*	*	*
<i>Andrena dorsata</i> (Kirby 1802)	2	0	e.-erem.	poly	e	sol	bi	*	*	-
<i>Andrena fulva</i> (Müller 1766)	3	0	e.-hyl.	poly	e	sol	uni	*	*	-
<i>Andrena gravida</i> Imhoff 1832	1	0	h.-inter.	poly	e	sol	uni	*	3	-
<i>Andrena haemorrhoa</i> (Fabricius, 1781)	74	9	h.-inter.	poly	e	sol	uni	*	*	*
<i>Andrena helvola</i> (Linnaeus 1758)	11	12	e.-hyl.	poly	e	sol	uni	*	V	*
<i>Andrena minutula</i> -Gruppe	5	0	-	poly	e	-	-	-	-	-
<i>Andrena nigroaenea</i> (Kirby, 1802)	2	0	h.-inter.	poly	e	kom	uni	*	*	-
<i>Andrena nitida</i> (Müller 1776)	21	4	h.-inter.	poly	e	kom	uni	*	*	*
<i>Andrena scotica</i> Perkins 1916	21	1	e.-hyl.	poly	e	kom	uni	*	*	*
<i>Andrena subopaca</i> Nylander 1848	2	0	e.-hyl.	poly	e	sol	bi	*	*	-
Apidae										
<i>Apis mellifera</i> (Linnaeus, 1758)	39	10	-	poly	h	soz	-	-	-	-
<i>Bombus hortorum</i> (Linnaeus, 1761)	3	0	e.-hyl.	poly	e/h	eu	uni	*	*	-
<i>Bombus lapidarius</i> (Linnaeus, 1758)	2	3	e.-hyl.	poly	e/h	eu	uni	*	*	*
<i>Bombus pascuorum</i> (Scopoli 1763)	5	3	e.-hyl.	poly	e/h	eu	uni	*	*	*
<i>Bombus pratorum</i> (Linnaeus, 1761)	2	12	st.-hyl.	poly	e/h	eu	uni	*	*	*
<i>Bombus terrestris</i> (Linnaeus, 1758)	25	5	e.-erem.	poly	e/h	eu	uni	*	*	*
<i>Nomada succincta</i> Panzer 1798	1	0	h.-inter.	para	Wirt	para	uni	*	*	-
Colletidae										
<i>Colletes cunicularius</i> (Linnaeus 1761)	2	0	e.-hyl.	oligo	e	eu	uni	*	*	-
Halictidae										
<i>Lasioglossum calceatum</i> (Scopoli 1763)	2	0	h.-inter.	poly	e	eu	uni	*	*	-
<i>Lasioglossum lativentre</i> (Schenck 1853)	0	2	h.-inter.	poly	e	sol	uni	V	-	2
Apiformes gesichtet, nicht bestimmt	32	22								
Gesamt	261	84								

Einordnung des Ökotyps: e.-hyl.= euryök-hylophil, e.-erem. = euryök-eremophil, h.-inter. = hypereuryök-intermediär; st.-hyl. = stenök-hylophil; Pollensammelverhalten: oligo = oligolektisch, poly = polylektisch, para = parasitisch; Nistverhalten: e = endogäisch, h = hypergäisch; Sozialverhalten: sol = solitär, kom = kommunal, soz = sozial, eu = eusozial; Generationen: uni = univoltin, bi = bivoltin. Gefährdung: *=ungefährdet, V=Vorwarnliste, 3=gefährdet, 2=stark gefährdet

Die Dominanzverhältnisse der Arten stellen sich in Abb. 36 dar; so war an beiden Standorten eine Sandbienenart am häufigsten – am HIRSCHBERG die ubiquitär verbreitete, polylektische Schlehen-Lockensandbiene *A. helvola* und an der PLANTAGE die ebenfalls ubiquitär verbreitete Rotschopfge Sandbiene *A. haemorrhoa*.

An der PLANTAGE entsprachen die Dominanzverhältnisse der Bienen nach ENGELMANN (1978) einer fast idealen logistischen Regressionslinie. So machten die Hauptarten an diesem Standort 83% aus und R^2 betrug 0,94. Die Kurve am HIRSCHBERG war steiler und hatte ein dementsprechend geringeres R^2 von 0,88, und mit einem Anteil von 97% gehörten fast alle determinierten Tiere zu den Hauptarten.

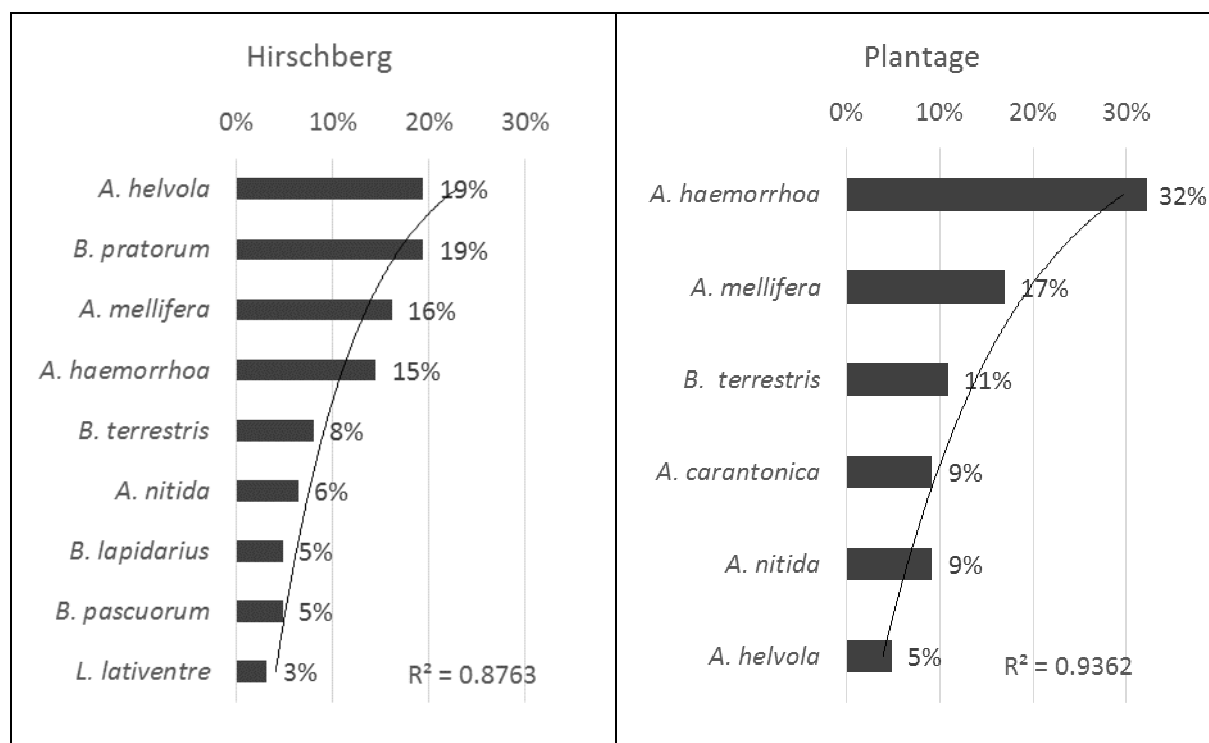


Abb. 36 Dominanzstrukturkurve der Hauptarten der Apiformes als Blütenbesucher von *S. torminalis* nach ENGELMANN (1978) an den Standorten HIRSCHBERG und PLANTAGE mit ihren jeweiligen Dominanzwerten (%).

Bei dem einfachen Vergleich von Artengemeinschaften nach dem SÖRENSEN-Index betrug die Ähnlichkeit 65%. Bezog man jedoch über die RENKONEN'sche Zahl zusätzlich die Dominanzanteile einer Art mit ein, betrug die Ähnlichkeit nur noch 43%. So trat z. B. am Standort PLANTAGE die Art *Andrena haemorrhoea* als einzige eudominant auf, am HIRSCHBERG hingegen waren lediglich dominant auftretende Arten vorhanden.

SHANNON-INDEX

Der SHANNON-Index war trotz der unterschiedlichen Arten- und Individuenanteile an beiden Standorten fast gleich (Tab. 27). Die Gleichverteilung hingegen war am HIRSCHBERG bei geringerer Artenanzahl mit $E_s = 0,90$ viel höher als an der PLANTAGE, da die Dominanzanteile der Arten relativ gleichverteilt waren (Abb. 36).

Tab. 27 Diversität und Evenness der blütenbesuchenden Apiformes von *S. torminalis* an den Standorten HIRSCHBERG (2011, 2013) und PLANTAGE (2011, 2012)

Standort	Shannon-Index (Hs)	Evenness (Es)
PLANTAGE	2,3	0,76
HIRSCHBERG	2,2	0,90

ÖKOTYP

Die Ökotypen bzw. die mikroklimatischen Präferenzen der gefundenen Bienenarten wurden nach Standorten getrennt analysiert, da darüber auch Rückschlüsse auf die Habitatausstattung gezogen werden können. So war an der PLANTAGE der größte Artenanteil

euryök-hylophil, gefolgt von den Ubiquisten und den hypereuryök-intermediären Arten (Abb. 37). Tendenziell gehört der Hauptanteil der Arten an beiden Standorten zum mittleren bis leicht feuchten Bereich. Ein jeweils kleiner Anteil zählt zu den wärmeliebenden (euryök-eremophil) sowie den ausschließlich feuchteliebenden Arten (stenök-hylophil).

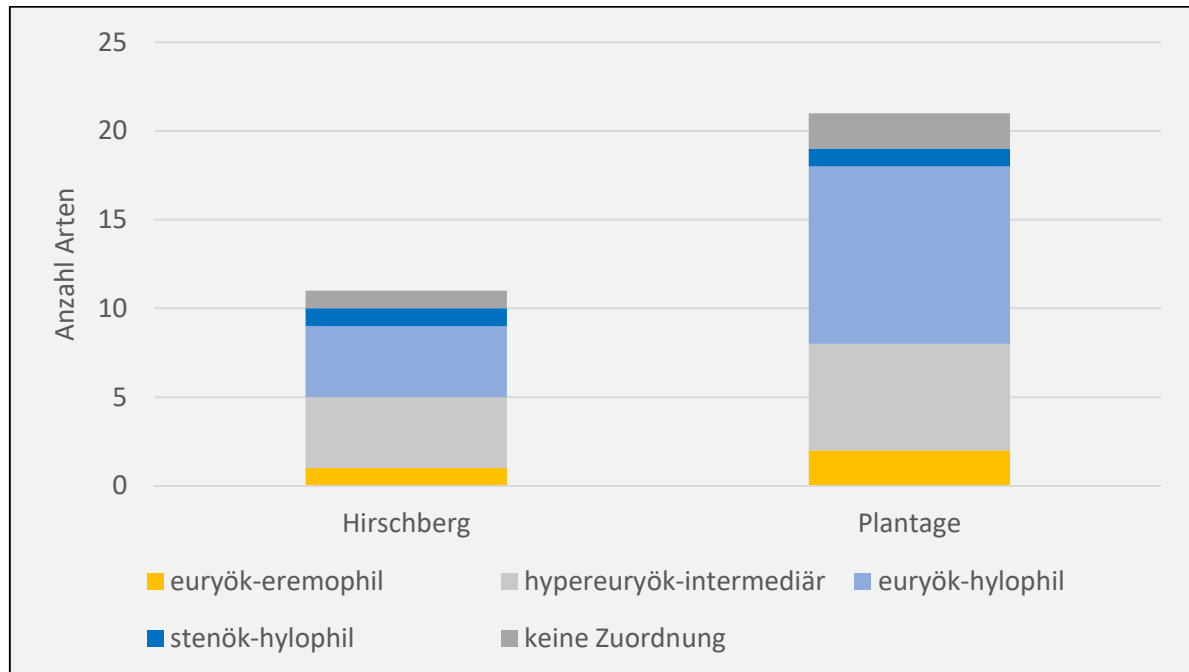


Abb. 37 Apiformes-Arten als Blütenbesucher von *S. torminalis*: Ökotypen.

Es gab einen Zusammenhang zwischen den Ökotypen der Apiformes und dem Standort auf Individuenniveau (291 Individuen; exakter Test nach Fisher: $\chi^2(4) = 33,047$, $p \leq 0,001$, zweiseitig). Allerdings war der Zusammenhang eher schwach ($Cramer-V = 0,377$, $p \leq 0,001$), da die prozentuale Verteilung der Ökotypen an beiden Standorten relativ ähnlich war. Beachtenswert war jedoch, dass der Anteil stenök-hylophiler Individuen am HIRSCHBERG mit 14% weitaus höher war als an der PLANTAGE mit 1%.

POLLENSAMMELVERHALTEN

Am HIRSCHBERG waren alle Arten polylektisch, an der PLANTAGE nur die meisten Arten, denn dort trat noch zusätzlich die oligolektische Seidenbiene *Colletes cunicularius* auf, die zwar auf Weidenpollen spezialisiert ist, jedoch auf der Elsbeerblüte determiniert wurde. Zudem kam an der PLANTAGE die parasitische Art *Nomada succincta* vor, die bei der aufgenommenen Artenzusammensetzung die Sandbienen *Andrena nitida* oder *Andrena nigroaenea* als Wirte nutzen könnte.

RÜSSELLÄNGE

Bei der offenen Elsbeerblüte mit der kurzen Blütenröhre und dem frei zugänglichen Nektar können sowohl kurz- als auch langrüsselige Arten Nektar saugen. Auch bei dem Parameter der Rüssellänge war die prozentuale Verteilung der Arten an beiden Standorten relativ ähnlich – so war der größte Anteil kurzrüsselig, wie auch Abb. 38 zu entnehmen ist.

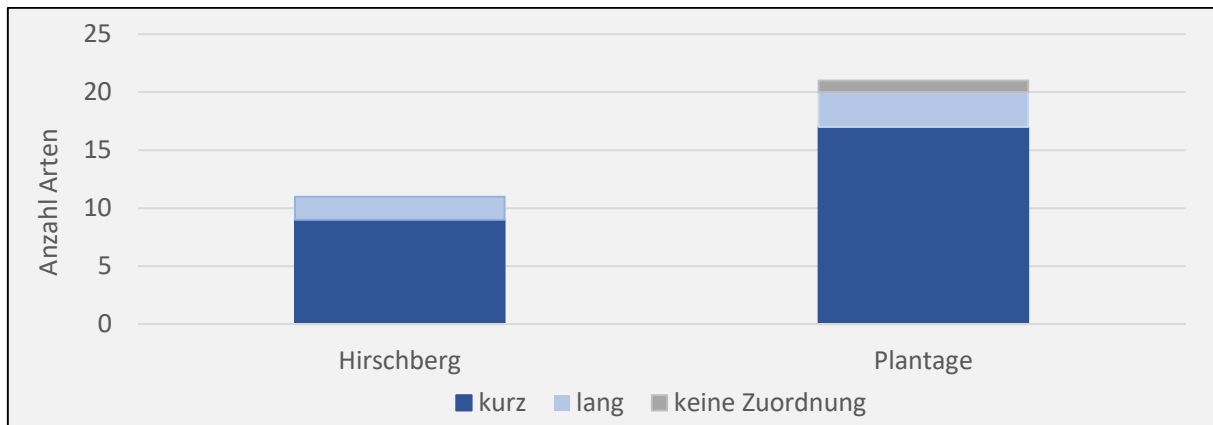


Abb. 38 Apiformes-Arten als Blütenbesucher von *S. torminalis*: Rüssellänge.

NISTVERHALTEN

Das Nistverhalten (Abb. 39) kann ebenfalls Rückschlüsse auf den Standort geben – z. B. auf das vorhandene Bodensubstrat, die Offenheit des Rohbodens sowie das Vorhandensein von hypogäischen Nistmöglichkeiten. Der Hauptanteil der Bienen an beiden Standorten gehörte zu endogäisch nistenden Arten. *Bombus lapidarius*, *Bombus pratorum* und *Apis mellifera* nisten hypergäisch und kamen an beiden Standorten vor – die Anteile der hypergäisch nistenden Wildbienenarten (ohne die Honigbiene) lagen am HIRSCHBERG bei 24% und an der PLANTAGE bei 2%. Die Nistmöglichkeiten für *B. lapidarius* sind Steinhäufen und Mauern, bei *B. pratorum* sind es Gebüsch, Hecken und auch Mauerspalt. An der PLANTAGE kam zusätzlich *Nomada succincta* als parasitische Art vor; dort gab es viele offene Bodenstellen im Grünland, verursacht durch wühlende Wildschweine. Bei einem χ^2 -Test (exakter Test nach Fisher auf Individuenniveau und anschließendem Cramérs V) ließen sich keine starken Zusammenhänge zwischen Standort und Nistverhalten nachweisen.

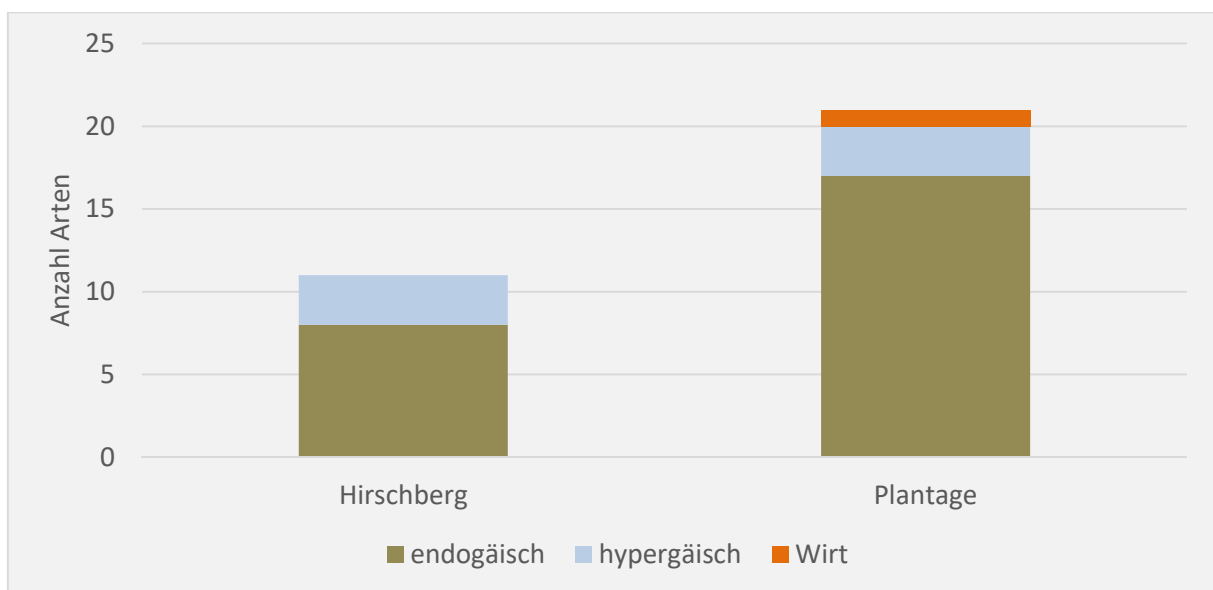


Abb. 39 Apiformes-Arten als Blütenbesucher von *S. torminalis*: Nistverhalten.

SOZIALVERHALTEN

Die prozentualen Verteilungen des Sozialverhaltens waren an beiden Standorten ähnlich (Abb. 40). So waren die Anteile eusozialer Arten und solitärer Arten jeweils ungefähr gleich und machten gemeinsam den größten Anteil aus. Einen jeweils geringeren Anteil hatten die kommunalen *Andrena*-Arten *scotica*, *nigroaenea* und *nitida*. Die eusozialen Arten waren vor allem die Hummeln, die Seidenbiene *C. cunicularius* sowie die Furchenbiene *L. calceatum*; die solitären Arten waren die restlichen *Andrena*-Arten und die Furchenbiene *L. lativentre*.

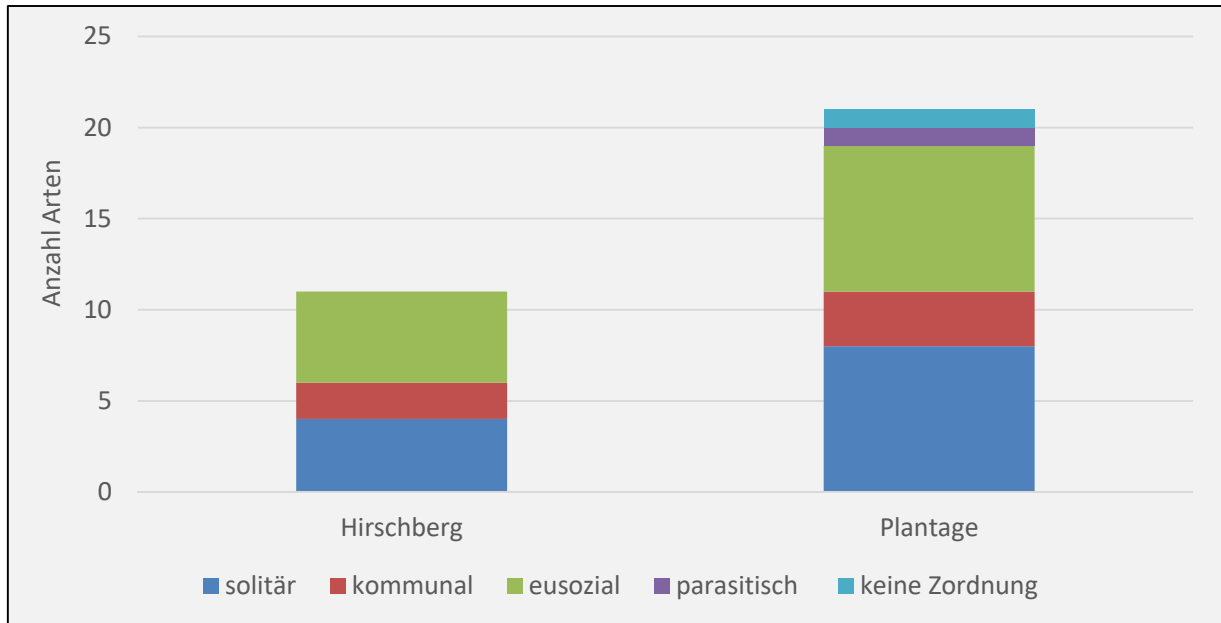


Abb. 40 Apiformes-Arten als Blütenbesucher von *S. torminalis*: Sozialverhalten.

GEFÄHRDETE UND SELTENE ARTEN

Drei der an den Standorten bestimmten Wildbienenarten gelten als gefährdet: *A. grävada* (1 x am HIRSCHBERG), *A. helvola* (11 x am HIRSCHBERG, 12 x an der PLANTAGE) und *L. lativentre* (2 x an der PLANTAGE).

Die polylektische Sandbiene *Andrena grävada* ist mit dem Status „gefährdet“ in der Roten Liste Niederrheinische Bucht verzeichnet. Aus dem Einzelfang am HIRSCHBERG ließen sich keine weiteren Schlüsse bezüglich Habitat-Ausstattung, Naturnähe etc. ziehen.

Andrena helvola, die an beiden Standorten relativ häufig vorkam, ernährt sich auch von Rosaceen-Nektar und -Pollen. Lichte Wälder zählen zu ihren bevorzugten Habitaten, sodass sowohl die PLANTAGE und der Kottenforst wie auch der lichte Baumbestand am HIRSCHBERG als Habitate in Frage kommen. *A. helvola* ist in der Roten Liste Niederrheinische Bucht auf der Vorwarnliste.

Die endogäisch nistende *Lasioglossum lativentre* ist in der RL Deutschland sowie der RL Niederrheinische Bucht als „gefährdet“ aufgeführt. Ihr Vorkommen auf der PLANTAGE deutet auf geeignete Nisthabitate dort bzw. in der näheren Umgebung hin.

5.3.3 Die Schwebfliegenzönosen (Syrphidae: Diptera)

Die blütenbesuchenden Schwebfliegenarten sind der folgenden Tab. 28 zu entnehmen:

Tab. 28 Blütenbesuchende Syrphidae von *S. torminalis*: Abundanzen, Biologie, Ökologie u. Gefährdung. Standort: HB = HIRSCHBERG, P = PLANTAGE, Einordnung des Ökotyps nach RÖDER (1990), RL D = Gefährdung nach der Rote Liste Deutschland (SSYMANK et al., 2011), Kriterienklasse = Einteilung der Häufigkeit der Art nach der RL D 2011

Art	Σ HB	Σ P	Larval- ernährung	Ökotyp	Kriterien- klasse RL D	RL D 2011
<i>Brachymia berberina</i> var. <i>berberina</i> (Fabricius 1805)	0	1	3_2_1	w	h	*
<i>Brachypalpus valgus</i> (Panzer, 1798)	0	1	3_2_1	g	mh	*
<i>Dasysyrphus venustus</i> (Meigen, 1822)	0	1	2_2_1	w	h	*
<i>Epistrophe eligans</i> (Harris, 1780)	13	8	2_2_1	w	h	*
<i>Epistrophe nitidicollis</i> (Meigen, 1822)	0	2	2_2	w	h	*
<i>Epistrophella euchroma</i> (Kowarz, 1885)	0	1	2_2_1	w	s	*
<i>Eristalis arbustorum</i> (Linnaeus, 1758)	0	1	2_2	e	sh	*
<i>Eristalis pertinax</i> (Scopoli, 1763)	0	10	3_1	e	sh	*
<i>Eristalis similis</i> (Fallén, 1817)	0	2	3_1	e	mh	*
<i>Eristalis tenax</i> (Linnaeus, 1758)	0	1	3_1	e	sh	*
<i>Ferdinandea cuprea</i> (Scopoli, 1763)	1	1	3_2_2	w	mh	*
<i>Leucozona lucorum</i> (Linnaeus, 1758)	0	3	2_2	w	h	*
<i>Mallota fuciformis</i> (Fabricius, 1794)	0	1	3_2_1	w	s	3
<i>Melanostoma mellinum</i> (Linnaeus, 1758)	0	1	3_2_1	e	sh	*
<i>Myathropa florea</i> (Linnaeus, 1758)	0	7	3_2_1	e	sh	*
<i>Myolepta vara</i> (Panzer, 1798)	0	2	3_2_1	w	s	3
<i>Parasyrphus annulatus</i> (Zetterstedt, 1838)	1	0	2_2	w	mh	*
<i>Parasyrphus vittiger</i> (Zetterstedt, 1843)	0	1	2_2	g	s	*
<i>Pipiza noctiluca</i> (Linnaeus, 1758)	1	1	2_2	w	mh	*
<i>Pipizella viduata</i> (Linnaeus, 1758)	0	1	2_2	e	h	*
<i>Syrirta pipiens</i> (Linnaeus, 1758)	0	1	3_2_0	e	sh	*
<i>Syrphus ribesii</i> (Linnaeus, 1758)	2	2	2_2_1	e	sh	*
<i>Syrphus torvus</i> Osten Sacken 1875	1	0	2_2	w	h	*
<i>Syrphus vitripennis</i> (Meigen, 1822)	2	0	2_2_1	e	sh	*
<i>Volucella bombylans</i> (Linnaeus, 1758)	0	1	3_2_4	w	h	*
<i>Volucella inflata</i> (Fabricius, 1794)	1	0	3_2_2	w	s	3
<i>Xanthogramma pedissequum</i> (Harris, 1776)	0	1	2_1	x	mh	*
<i>Xylota segnis</i> (Linnaeus, 1758)	0	1	3_2	w	h	*
	Σ 22	Σ 52				

Larvalernährungstyp: 2_1 = aphidophag, myrmekophil (Wurzelblattläuse), 2_2 = aphidophag, in der Streuschicht oder Vegetation, 2_2_1 = arboricol (Strauch- und Baumschicht, meist spezialisiert), 2_2_2 = herboricol (Kraut- und Streuschicht) meist polyphag, fakultativ aphidophag, 3_1 = aquatisch saprophag (microphag, Detritusfresser), 3_2 = terrestrisch saprophag, 3_2_0 = in zersetztem krautigem Pflanzenmaterial, 3_2_1 = xylophag, 3_2_2 = in Schleimflüssen von Bäumen, 3_2_4 = Kommensalen in Hymenopterenestern (Bombus, Vespidae); Ökotyp: e = eurytope Art, f = feuchtigkeitsliebende, hygrobionte/-phile Art, x = xerobionte/-phile Art, w = waldliebende Art, g = Gebirgsart; Häufigkeitsstufen nach RÖDER (1990): H1 = sehr häufig, H2 = häufig, H3 = nicht selten, H4 = vereinzelt, H5 = selten, H6 = sehr selten, H3-4 = nicht selten bis vereinzelt, H3-5 = nicht selten bis selten, aber meist selten

ARTENSPEKTRUM UND DOMINANZ DER SYRPHIDAE IM VERGLEICH BEIDER STANDORTE

Bei einem Nachweis von 28 Arten machten die Syrphidae mit 124 Individuen insgesamt 18% der Blütenbesucher an der Elsbeere aus. Die Tiere wurden beim Blütenbesuch gefangen und zumindest bis auf Gattungsniveau bestimmt, 74 Tiere konnten bis auf Artniveau klassifiziert werden.

Am HIRSCHBERG wurden 8 Arten nachgewiesen, aus 22 bis zur Art bestimmten Individuen; an der PLANTAGE wurden 24 Arten mit 52 Tieren nachgewiesen.

Drei dieser Syrphidae-Arten sind auf der Roten Liste Deutschland (SSYMANK et al., 2011) als gefährdet eingestuft: *Mallota fuciformis* und *Myolepta vara* traten an der PLANTAGE auf und *Volucella inflata* am HIRSCHBERG; die übrigen gelten als ungefährdet.

Es wurden an beiden Standorten deutliche Unterschiede in der Artenzahl wie auch der Artenvielfalt verzeichnet. Am HIRSCHBERG war als einzige Hauptart *Epistrophe eligans* (Harris, 1780) eudominant mit 13 von 22 Tieren vertreten. Der restliche Anteil wurde aufgrund der geringen Anzahl nicht bestimmt. An der PLANTAGE traten folgende drei Arten dominant auf: *Eristalis pertinax* mit 19%, *Epistrophe eligans* mit 15% und *Myathropa florea* mit 13%.

Zwischen den Jahren 2011 und 2012 fand an der PLANTAGE ein Arten turnover von 71% statt; 2011 wurden 11 Arten dokumentiert und 2012 insgesamt 20 Arten; im Vergleich zum Vorjahr wurden 7 Arten nicht mehr nachgewiesen und 15 neue waren hinzugekommen. 20 Arten traten exklusiv an der PLANTAGE auf. Der Arten turnover am HIRSCHBERG wird aufgrund der geringen Fangmenge nicht berechnet. Vier Arten traten exklusiv am Standort HIRSCHBERG auf und jeweils vier Arten waren an beiden Standorten festzustellen.

Es gab einen sehr signifikanten Zusammenhang zwischen dem Standort und der jeweiligen Zusammensetzung der Artengemeinschaften (74 Individuen, 28 Arten; exakter Test nach Fisher: $\chi^2(27) = 38,192$, $p = 0,003$, zweiseitig). Der Zusammenhang war nach *Cramer-V* = 0,732, $p = 0,006$ auch sehr stark. Die Gründe für diese Zusammenhänge zwischen der Artenzusammensetzung und dem Standort werden folgend anhand der autökologischen Charakterisierungen der Artengemeinschaft genauer spezifiziert.

Der SÖRENSEN-Index zum einfachen Vergleich zweier Artengemeinschaften betrug nur 12,5%, und die RENKONEN'sche Zahl lag in diesem Fall bei 22%.

SHANNON-INDEX UND EVENNESS

Es wurden an der PLANTAGE nicht nur weitaus mehr Syrphidae beobachtet, sondern dort auch die weitaus höheren Diversitätsindices erreicht, denn sowohl der SHANNON-Index als auch die Evenness waren auf der PLANTAGE weitaus höher als am HIRSCHBERG (Tab. 29).

Tab. 29 SHANNON-Index und Evenness der Syrphidae als Blütenbesucher von *S. torminalis*

Standort	SHANNON-Index (Hs)	Evenness (Es)
PLANTAGE	2,85	0,89
HIRSCHBERG	1,45	0,70

Mit 0,89 ist die Evenness auf der PLANTAGE sehr hoch und weist auf eine hohe Gleichverteilung der Artenanteile hin. Am HIRSCHBERG war hauptsächlich das eudominante Auftreten von *E. elegans* entscheidend für den geringeren Hs-Wert.

AUTÖKOLOGISCHE CHARAKTERISIERUNGEN DER SYRPHIDAE

Larvalernährungstypen

Die meisten vorkommenden Arten waren aphidophag und xylophag (Abb. 41); phytophage Larvalernährungstypen waren nicht vertreten. Am HIRSCHBERG traten vor allem zoophage Arten auf, die den aphidophagen und arboricolen Larven zuzuordnen waren sowie Larven, die sich von Schleimflüssen an Bäumen ernähren. Auf der PLANTAGE war eine Vielzahl unterschiedlicher Larvalernährungstypen vorhanden, die auch durch die weitaus höhere Artenzahl zu begründen waren. Der Anteil an zoophagen Arten betrug am Hirschberg 5/7 und an der Plantage 11/24; die restlichen Arten sind somit saprophag.

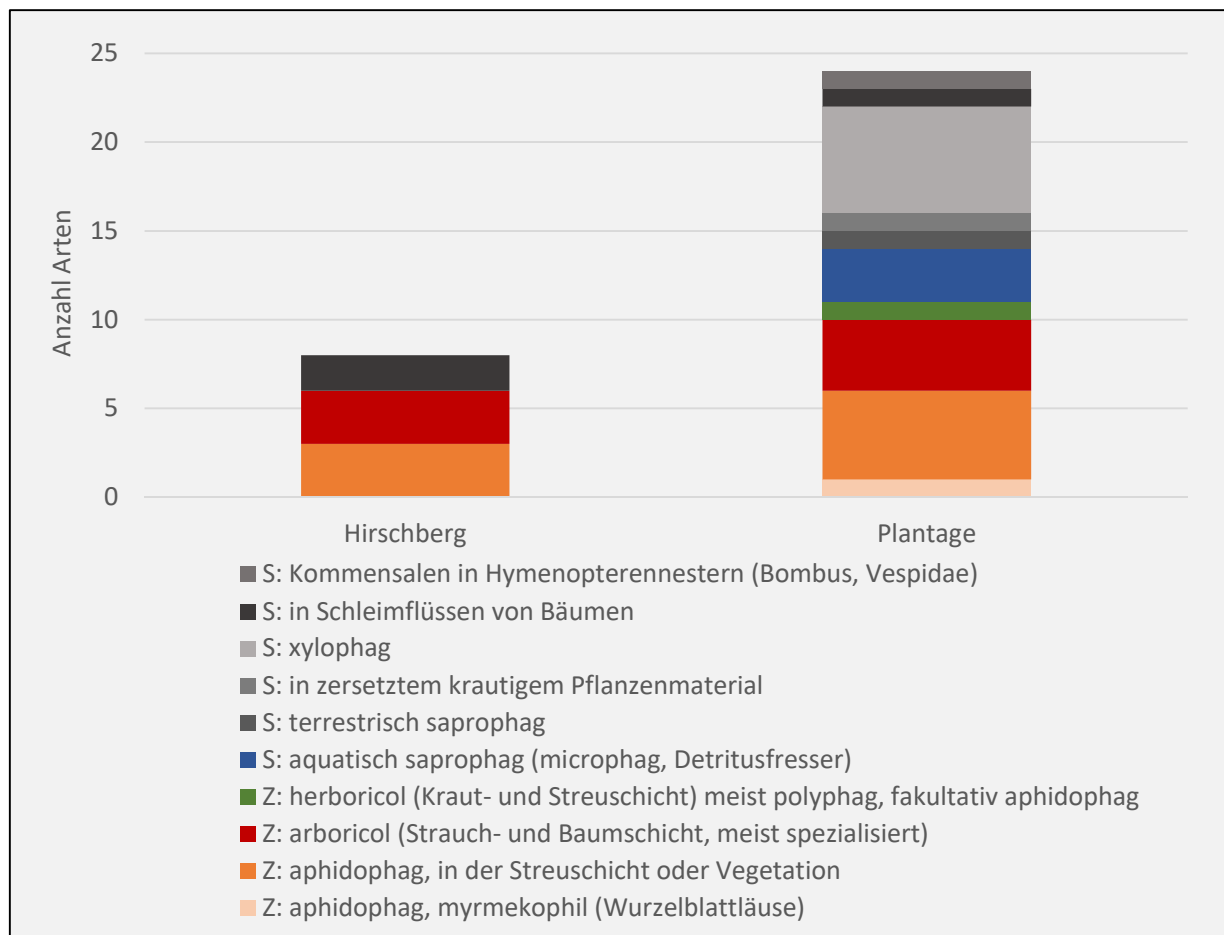


Abb. 41 Syrphidenarten als Blütenbesucher von *S. torminalis*: Larvalernährungstypen; beide Standorte; S = saprophag; Z = zoophag.

Es gab einen höchst signifikanten Zusammenhang zwischen den Larvalernährungstypen der Syrphidae und dem Standort auf Individuenniveau (74 Individuen; exakter Test nach Fisher: $\chi^2(8) = 22,985$, $p \leq 0,001$, zweiseitig). Der Zusammenhang war auch stark (*Cramer-V* = 0,548, $p = 0,001$). Aufgrund der geringen Anzahl der am HIRSCHBERG determinierten Tiere ist diesen Ergebnissen jedoch nicht viel Gewicht beizumessen.

Habitatpräferenz

Die meisten gefangenen Syrphidae waren Waldarten – an der PLANTAGE die Hälfte und am HIRSCHBERG sogar 6 von 8. An der PLANTAGE kamen weiterhin 9 eurytope, zwei Gebirgsarten und eine xerophile Art vor (Abb. 42).

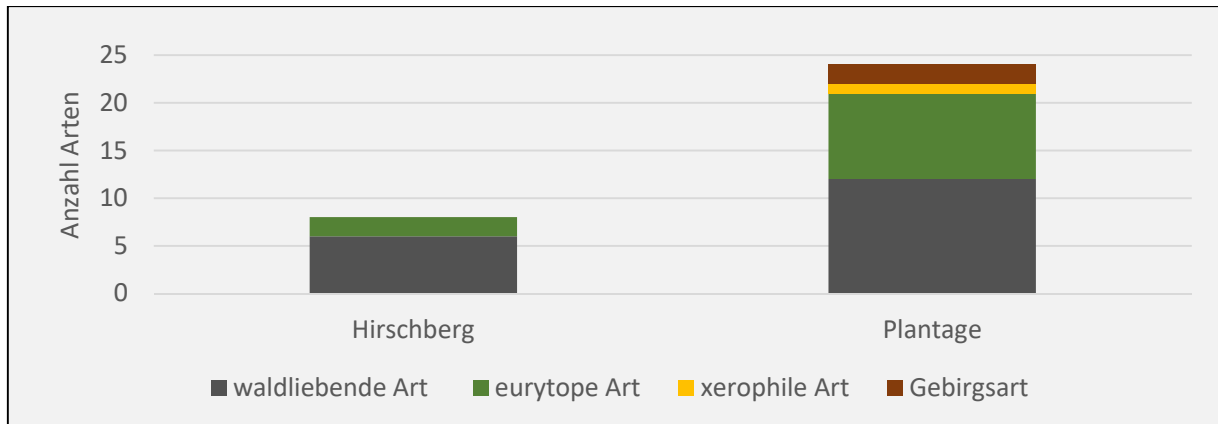


Abb. 42 Syrphidenarten als Blütenbesucher von *S. torminalis*: Habitatpräferenzen; beide Standorte.

Kriterienklassen der Roten Liste

Bei der Einordnung in die Kriterienklasse *Häufigkeit* der Roten Liste traten an beiden Standorten sowohl *sehr häufige* Arten als auch *häufige* und *mäßig häufige* bis hin zu *seltene* Arten auf. Auf Individuenniveau waren am HIRSCHBERG die meisten Arten bei den *häufigen* Arten angesiedelt, die allerdings hauptsächlich durch *E. eligans* vertreten waren. Die *sehr häufigen* Arten hatten am Standort PLANTAGE mit knapp 45% den größten Anteil (Abb. 43).

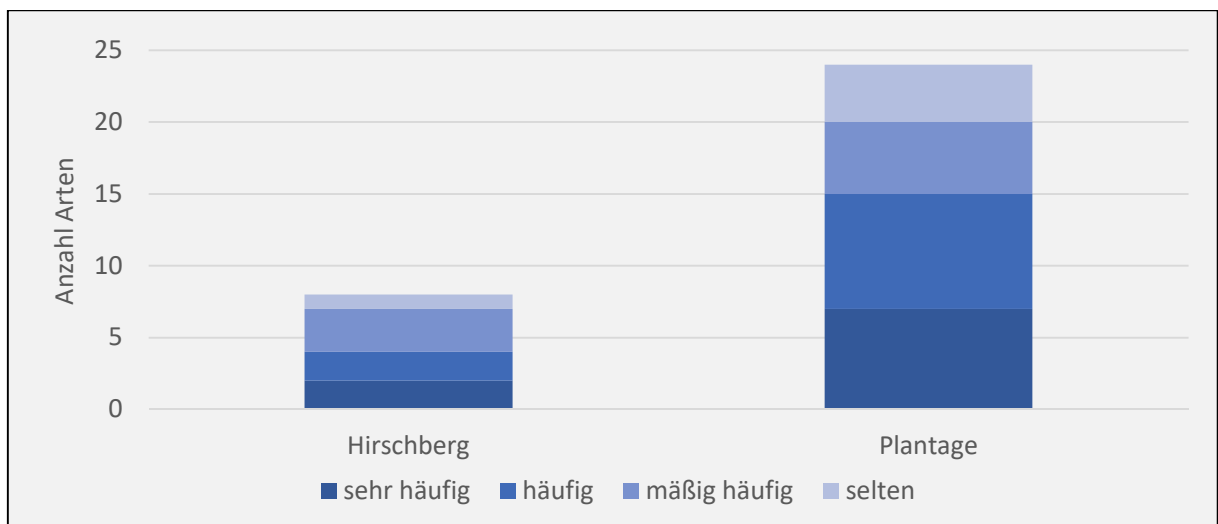


Abb. 43 Syrphidenarten als Blütenbesucher von *S. torminalis*: Kriterienklassen Rote Liste; beide Standorte.

5.3.4 Die Käferzönosen (Coleoptera)

Die blütenbesuchenden Käferarten sind der folgenden Tab. 30 zu entnehmen:

Tab. 30 Blütenbesuchende Coleoptera an *S. torminalis*: Abundanzen, Biologie, Ökologie u. Gefährdung. Standort: HB = HIRSCHBERG, P = PLANTAGE, Einordnung der Gefährdung nach BArtSchV = Bundesartenschutzverordnung; MS = Morphospezies

Art	Σ HB	Σ P	Larval- ernährung	Ernährung Imagines	Habi- tat- präferenz	BArtSchV
<i>Agrypnus murinus</i> (Linnaeus, 1758)	0	0	o	p	O	
<i>Ampedus pomorum</i> (Herbst, 1784)	2	2	x	p	W	
<i>Anaglyptus mysticus</i> (Linnaeus, 1758)	0	1	x	p	WR	1 b
<i>Anoplodera rufipes</i> (Schaller, 1783)	0	1	p	x	W	1 b
<i>Byctiscus betulae</i> (Linnaeus, 1758)	1	1	p	p	e	
<i>Calvia quatuordecimguttata</i> (Linnaeus, 1758)	1	0	z, a	z, a	e	
<i>Cantharis decipiens</i> Baudi, 1871	2	0	z, a	z	e	
<i>Cantharis obscura</i> Linnaeus, 1758	11	0	z, a	z	e	
<i>Cantharis pellucida</i> Fabricius, 1792	13	2	z	o	O	
Cerambycidae, Lepturinae MS1	0	1	k. A.	k. A.	k. A.	
<i>Cetonia aurata</i> (Linnaeus, 1761)	1	24	x	p	O	1 b
Cleridae MS	1	0	k. A.	k. A.	k. A.	
<i>Coccinella septempunctata</i> (Linnaeus, 1758)	0	2	z, a	z, a	e	
<i>Curculio glandium</i> Marsham, 1802	8	1	p	p	W	
Endomychidae MS1	0	1	m	m	k. A.	
<i>Grammoptera ruficornis</i> (Fabricius, 1781)	2	0	x	p	WR	1 b
<i>Grammoptera ustulata</i> (Schaller, 1783)	5	0	x	p	W	1 b
<i>Malachius bipustulatus</i> (Linnaeus, 1758)	3	18	z	p	O	
<i>Melanotus rufipes</i> (Herbst, 1784)	1	0	x	z	W	
<i>Metacantharis discoidea</i> (Ahrens, 1812)	0	1	z	o	W	
<i>Molorchus minor</i> (Linnaeus, 1758)	0	3	x	p	W	
Mordellidae MS1	0	1	k. A.	k. A.	WR	
<i>Oedemera femoralis</i> Olivier, 1803	2	0	p	p	WR	
<i>Phyllobius oblongus</i> (Linnaeus, 1758)	0	1	p	p	WR	
<i>Phyllobius pyri</i> (Linnaeus, 1758)	0	2	p	p	WR	
<i>Phyllobius</i> spec.	0	4	k. A.	k. A.	k. A.	
<i>Phyllobius vespertinus</i> (Fabricius, 1792)	0	1	p	p	WR	
<i>Rhagium mordax</i> (De Geer, 1775)	0	1	x	p	W	1 b
Staphylinidae MS	1	0	k. A.	k. A.	k. A.	
<i>Valgus hemipterus</i> (Linnaeus, 1758)	0	6	x	p	WR	
	54	66				

Larvalernährung, Ernährung Imagines: p = phytophag, z = zoophag, z, a = zoophag, aphidophag, x = xylophag, m = mycetophag, o = omnivor, k. A. = keine Angabe. Habitatpräferenz: W = Waldart, WR = Waldrandart, O = Offenlandart, e = eurytop, k. A. = keine Angabe. BArtSchV: 1b = besonders geschützt nach Anhang 1

ARTENSPEKTRUM UND DIVERSITÄT

Die bis auf Artniveau bestimmten Coleoptera (inkl. Morphospezies) stellten insgesamt 14% und somit 120 Individuen der Blütenbesucher an der Elsbeere. Zusätzlich konnten noch 170

weitere Tiere durch Sichtdetektion den Coleoptera zugeordnet werden, allerdings maximal bis zur Familie oder Gattung. Es wurden insgesamt 23 Arten und 5 Morphospezies als Blütenbesucher nachgewiesen, die aus 10 Familien stammen.

Am HIRSCHBERG wurden 54 Individuen (26%) aus 15 Arten nachgewiesen, an der PLANTAGE konnten 69 Individuen (10%) aus 19 Arten bestimmt werden.

Wie bei den Bienen und Schwebfliegen, so bestanden auch bei den Coleoptera bezüglich Artenzahl und Artenvielfalt große Unterschiede zwischen den Standorten. Zwischen den Jahren 2011 und 2012 fand an der PLANTAGE ein Arten turnover von 60% statt; im Jahr 2011 waren 5 Arten festgestellt worden und im Jahr 2012 insgesamt 20 Arten; davon waren im Vergleich zum Vorjahr keine verschwunden aber 15 neu hinzugekommen. 14 Arten traten exklusiv an der PLANTAGE auf. Der Arten turnover am HIRSCHBERG betrug sogar 78%, wobei im ersten Jahr nur 3 Arten zweifelsfrei festgestellt werden konnten. Im Jahr 2013 hingegen konnten 15 Arten detektiert werden. 10 Arten traten exklusiv am HIRSCHBERG auf; insgesamt kamen 4 Arten an beiden Standorten vor.

SHANNON-INDEX UND EVENNESS

Die Unterschiede der Individuenanzahlen zwischen den Standorten sind bei den Käfern erheblich geringer als bei den Bienen und Schwebfliegen. Umso mehr unterschieden sich aber die Biodiversitätsindices bei dieser Bestäubergruppe (Tab. 31). So betrug die Evenness an der PLANTAGE nur 0,4; dieser sehr geringe Wert wurde durch die Eudominanz der Arten *Cetonia aurata* (36%) und *Malachius bispustulatus* (27%) bedingt. Sowohl der SHANNON-Index als auch die Evenness waren am HIRSCHBERG höher, da dort die Gleichverteilung der Artanteile höher war.

Tab. 31 SHANNON-Index und Evenness der Coleoptera als Blütenbesucher von *S. torminalis*

Standort	SHANNON-Index (Hs)	Evenness (Es)
PLANTAGE	1,17	0,40
HIRSCHBERG	2,07	0,76

ARTIDENTITÄT UND DOMINANZIDENTITÄT (SÖRENSEN-INDEX UND RENKONEN´SCHE ZAHL)

Der Grad der Übereinstimmung der blütenbesuchenden Käferarten zwischen den Standorten betrug nach dem SÖRENSEN-Index 16% und ist somit relativ gering. Die Dominanzidentität, die die Anteile der unterschiedlichen Arten miteinbezieht, war mit 13% noch niedriger. Diese Unterschiede dürften vor allem durch die unterschiedlichen Habitatausstattungen der Elsbeerstandorte zu begründen sein, worauf auch die autökologische Charakterisierung der Gemeinschaften hindeutet.

GEFÄHRDUNG

Keine der Spezies steht auf der Roten Liste. Sechs der erfassten Coleoptera-Arten gelten nach der BArtSchV als besonders geschützt (Tab. 30).

AUTÖKOLOGISCHE CHARAKTERISIERUNGEN DER COLEOPTERA

Larvalernährung

An beiden Elsbeerstandorten kamen sowohl zoophage (inkl. aphidophage), phytophage wie auch xylophage Käferarten vor. An der PLANTAGE wurden zusätzlich mycetophage und omnivore Arten kartiert, wie auch der folgenden Abb. 44 zu entnehmen ist. Der Anteil aphidophager Arten lag am HIRSCHBERG bei 20%, an der PLANTAGE jedoch nur bei 5%; dort war allerdings der Anteil phytophager Larvalernährungstypen mit 32% weitaus höher als am HIRSCHBERG, wo er 20% ausmachte.

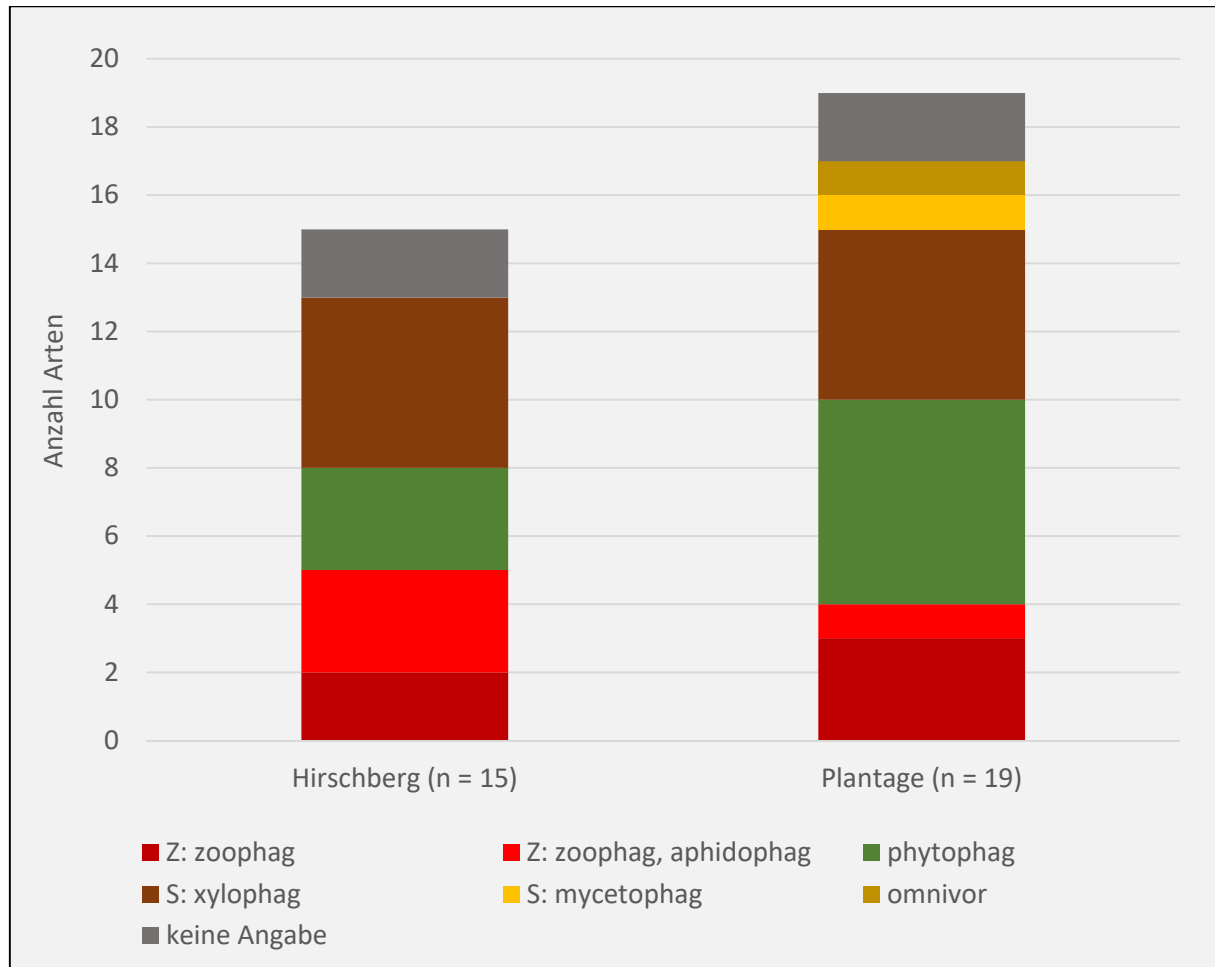


Abb. 44 Coleoptera-Arten als Blütenbesucher von *S. torminalis*: Larvalernährungstypen; beide Standorte; Z = zoophag; S = saprophag.

Auf Individuenniveau ließ sich ein starker Zusammenhang zwischen dem Larvalernährungstyp der Coleoptera und dem Standort feststellen. So ergab sich nach dem exakten Test nach Fisher mit anschließender Messung der Effektstärke mit Cramérs V ein sehr starker und höchst signifikanter Zusammenhang ($\chi^2(6) = 32,28$, $p \leq 0,001$, zweiseitig und $V = 0,505$, $p \leq 0,001$).

Ernährung der Imagines

Das Nahrungsspektrum der Imagines war größtenteils phytophag geprägt, was allerdings beim Fang blütenbesuchender Coleoptera auch zu erwarten ist; so beträgt der Anteil Phytophager am HIRSCHBERG 53% und an der PLANTAGE 63%. Andererseits findet sich bei den

blütenbesuchenden Käfern aber auch ein großer Anteil von hauptsächlich zoophagen Arten, insbesondere am HIRSCHBERG (Abb. 45).

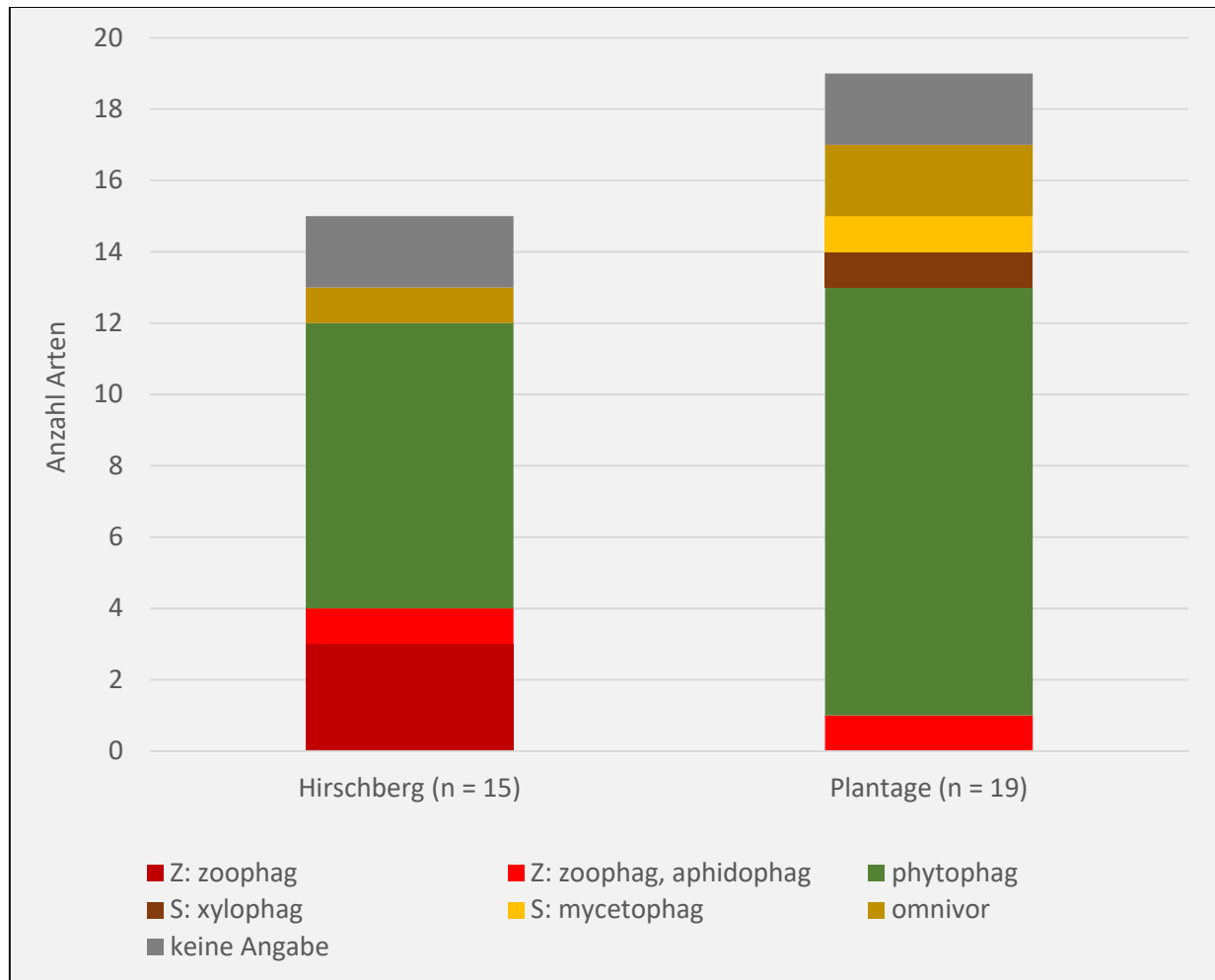


Abb. 45 Coleoptera-Arten als Blütenbesucher von *S. torminalis*: Ernährungstypen der Imagines; beide Standorte; Z = zoophag; S = saprophag.

Es gab einen höchst signifikanten Zusammenhang zwischen der Hauptnahrung der Coleoptera und dem Standort auf Individuenniveau (123 Individuen; exakter Test nach Fisher: $\chi^2(6) = 57,799$, $p \leq 0,001$, zweiseitig). Der Zusammenhang war auch stark (*Cramer-V* = 0,662, $p \leq 0,001$).

Habitatpräferenz

Die Anteile der unterschiedlichen Habitatpräferenzen einzelner Arten waren an beiden Standorten relativ ähnlich verteilt. Allerdings waren am Standort PLANTAGE erstaunlicherweise weitaus weniger eurytope Arten vorhanden als am natürlichen Standort (Abb. 46).

Auf Individuenniveau gab es einen höchst signifikanten Zusammenhang zwischen den Habitatpräferenzen der Coleoptera und dem Standort (123 Individuen; exakter Test nach Fisher: $\chi^2(4) = 27,111$, $p \leq 0,001$, zweiseitig). Nach Cramers *V* ist dies ein mittlerer Zusammenhang (*Cramer-V* = 0,463, $p \leq 0,001$).

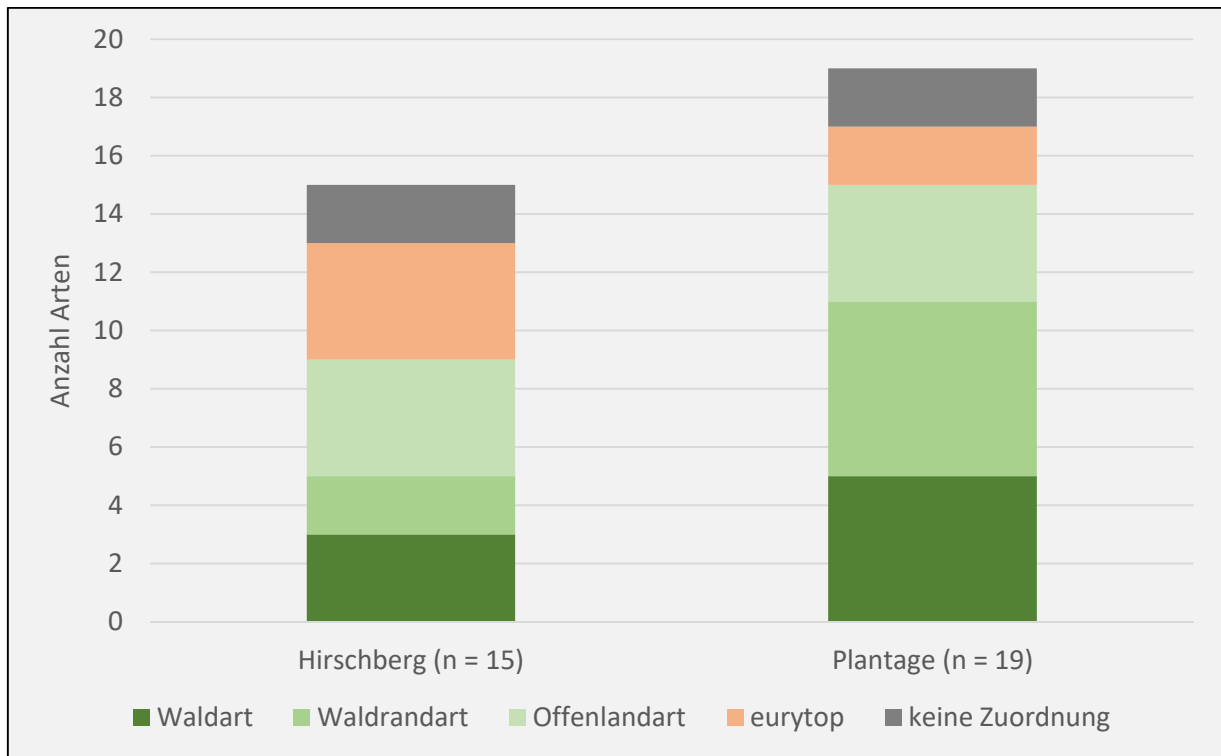


Abb. 46 Coleoptera-Arten als Blütenbesucher von *S. torminalis*: Habitatpräferenzen; beide Standorte.

5.3.5 Blütenbesucher, die nicht den genauer analysierten Gruppen zugeordnet wurden

***EMPIS TESSELATA*, EMPIDIDAE, DIPTERA**

Diese weitverbreiteten Blütennektar-Sauger sind u. a. für ihre teils spektakulären Hochzeitsbräuche bekannt. So töten die Männchen von *E. tessellata* zur Paarungszeit im Frühsommer andere Insekten oder Männchen der eigenen Art, um sie anschließend den Weibchen als Geschenk anzubieten (BELLMANN, 2009).

Auf der PLANTAGE waren *E. tessellata* mit 32% der Individuen die häufigsten Blütenbesucher und zeigten dort an den Blüten das oben beschriebene Balz- und Paarungsverhalten. Offenbar dient ihnen auch die Elsbeerblüte als Nahrungsressource, Tanz- und Copulaplatz, was fotografisch dokumentiert werden konnte (Abb. 47a + d). Die weiteren Bilder belegen die potenzielle Bestäubungsleistung dieser Fliege. Am wärmeren Standort HIRSCHBERG wurde *E. tessellata* nicht nachgewiesen, vermutlich deshalb, da diese Art eher feuchte Wälder und Waldränder als Lebensraum präferiert.

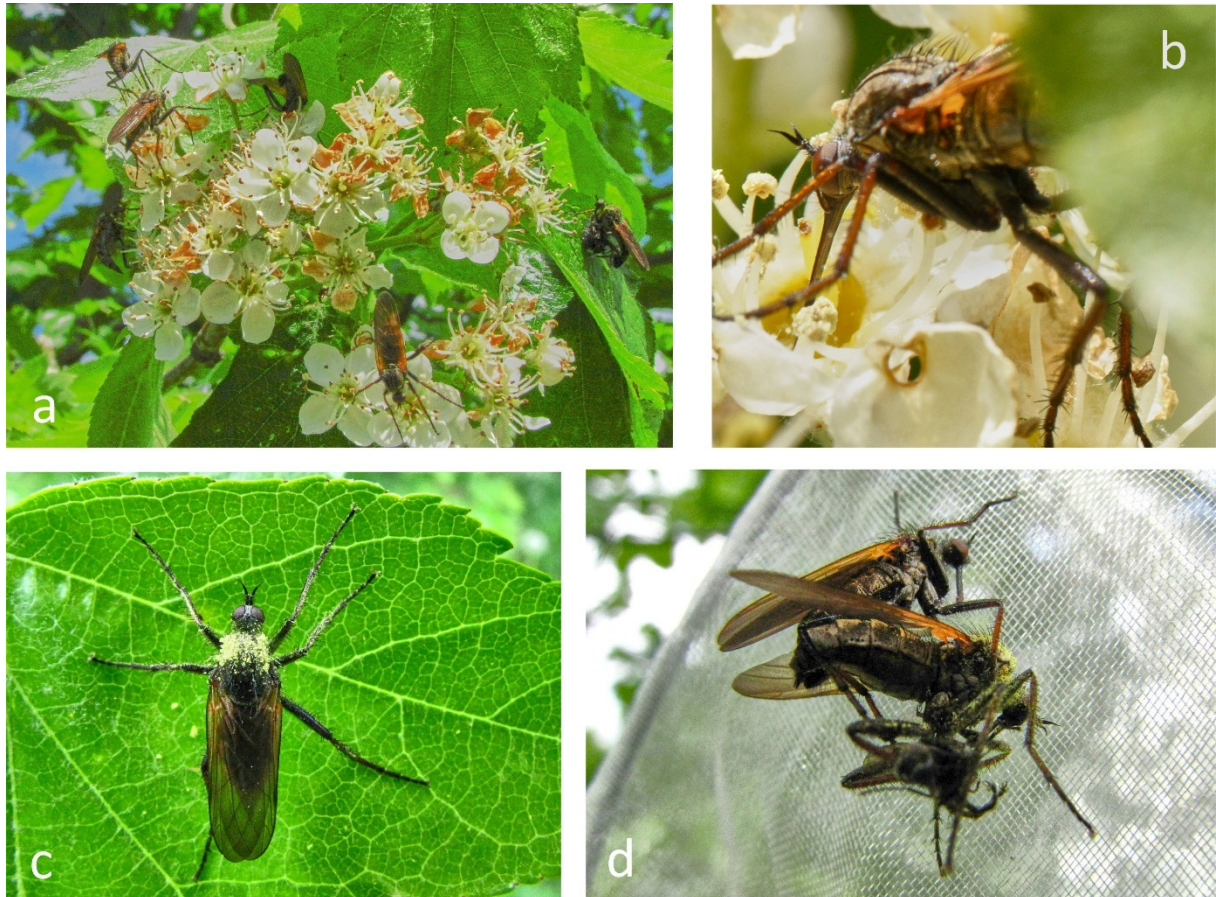


Abb. 47 *Empis tessellata* als Blütenbesucher von *S. torminalis*: a) an der Blüte, b) nektarsaugend, c) mit Pollen bestäubt, d) Männchen befruchtet Weibchen, welches das Brautgeschenk aussaugt.

BOMBYLIUS MAJOR, BOMBYLIIDAE, DIPTERA

Ein an beiden Standorten vorkommender Blütenbesucher war der Wollschweber, *B. major* (HIRSCHBERG 10%, PLANTAGE 3%). Er besitzt einen 6-7 mm langen Rüssel, mit dem er in einem kolibri-ähnlichen Schwirrflug vor den Blüten Nektar saugt. Die Larven parasitieren insbesondere Wildbienen der Gattung *Andrena* und fressen nicht nur deren Nahrungsvorräte sondern später auch die Larven. Die Bestäubungsleistung dürfte nicht sehr hoch sein, da der Rüssel länger als die Blütenröhre inkl. der Stamina sein kann und deshalb eher weniger Kontakt mit den Pollen entsteht.

VESPA CRABRO, VESPIDAE, HYMENOPTERA

An beiden Standorten wurden jeweils zwei Exemplare der staatenbildenden *Vespa crabro* beim Blütenbesuch beobachtet. Zudem konnte festgestellt werden, dass *V. crabro* mit den Mandibeln die Pflanzenhaare der jungen Elsbeerlaubblätter abschabt, wahrscheinlich um sie beim Nestbau zu verwenden. Diese Art ist besonders geschützt nach der Bundesartenschutzverordnung und der Roten Liste NRW (ESSER et al., 2009). Das hauptsächliche Beutespektrum dieser Art sind andere Insekten wie Wespen und Bienen

(WOYDAK, 2006). Am HIRSCHBERG wurde außerdem eine Hornissenkönigin an einer Elsbeere beobachtet.

5.3.6 Frequenzaufnahmen und Aktivitätsdichte

FREQUENZAUFNAHMEN

Es wurden insgesamt 12 Frequenzaufnahmen von je 20 Minuten an der PLANTAGE durchgeführt. Die geschätzte Blütenmenge lag zwischen 1500 -1700 Blüten pro Quadratmeter. Am HIRSCHBERG wurden diese Aufnahmen aufgrund der geringen Blütendichte und der Nicht-Erreichbarkeit (Steilhang; Limitierung der zur Verfügung stehenden Mittel) nicht durchgeführt. An der PLANTAGE konnten die determinierten Blütenbesucher in 3 Ordnungen eingeteilt werden: So machten Diptera mit 192 Tieren insgesamt 62% der Blütenbesucher aus, Hymenoptera mit 77 Tieren 25% und Coleoptera kamen mit 41 Individuen auf 13%. Die Verteilungen sind auch der Abb. 48 zu entnehmen.

Bei den oben erwähnten Frequenzaufnahmen wurden bis zu 1,16 Tiere/Minute auf einem blütenreichen Quadratmeter mit geschätzten 1600 Blüten aufgenommen.

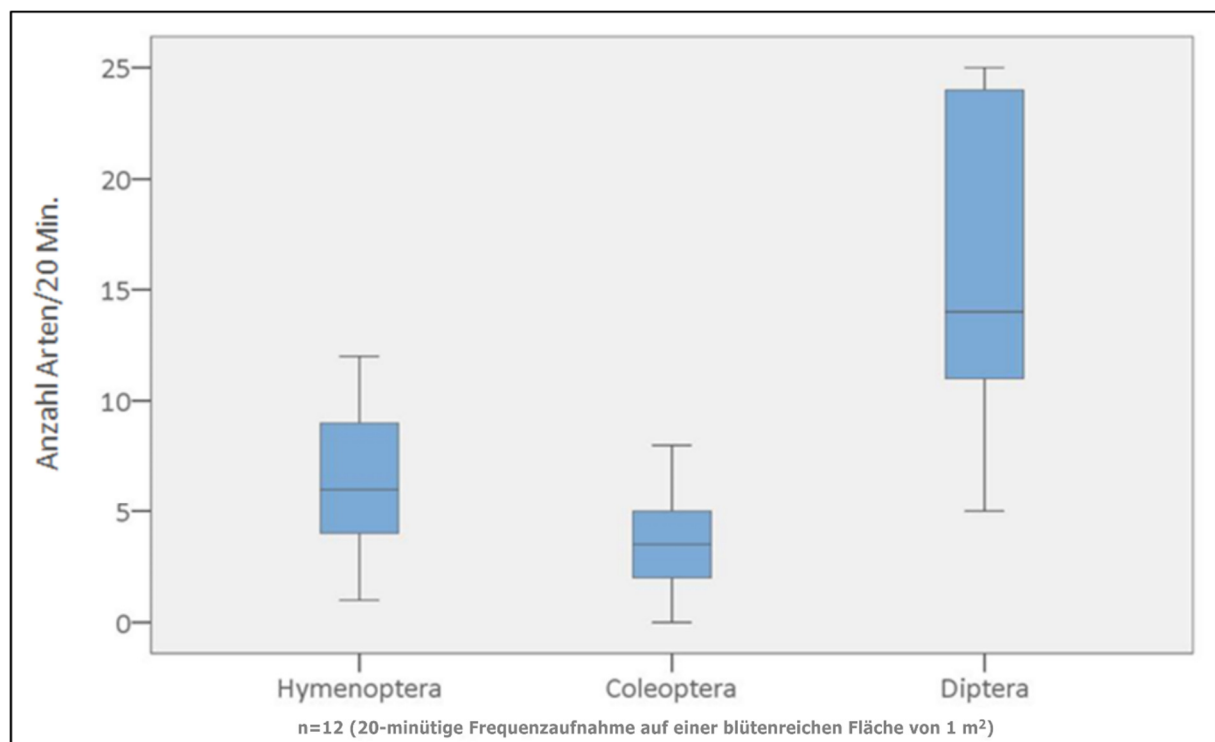


Abb. 48 Blütenbesucher (n=310) eingeteilt nach Ordnungen aus 12 Frequenzaufnahmen (à 20 Minuten) aus einem Quadratmeter Fläche mit 1500-1700 geschätzten Blüten von *S. torminalis* am Standort PLANTAGE in den Jahren 2011 und 2012.

AKTIVITÄTSDICHTE

Der Durchschnitt an gefangenen und gesichteten Tieren/Minute betrug 2011 am HIRSCHBERG 0,23 und 2013 dann 0,42. Auf der PLANTAGE lagen diese Werte durchweg höher: 2011 bei 0,42 Tieren/Min und 2012 bei sogar 1,0 Tieren/Minute. Die aufgewendete Zeit für Erfassungen konnte aufgrund der Witterung an beiden Standorten nicht gleich verteilt und somit auch nicht

standardisiert werden. Bei der Interpretation dieser Werte muss ebenfalls mit einbezogen werden, dass an den beiden Standorten unterschiedliche Mengen an Blütenressourcen (vgl. Abb. 9) für die Blütenbesucher zur Verfügung standen und zudem die Erreichbarkeit der Blüten mit dem Kescher variierte.

5.3.7 Erfassung frugivorer Tiere (Samenverbreitung)

FRUGIVORIE VÖGEL (AVES)

Insgesamt wurden zwischen 2010 und 2013 an allen drei Standorten in 34 Beobachtungsstunden mindestens 9 elsbeerefressende Vogelarten mit über 400 Individuen beobachtet (Tab. 32). Diese Arten ließen sich folgenden Familien zuordnen: Drosseln (Turdidae) mit 66%, Starenvögel (Sturnidae) mit 27%, Meisen (Paridae) mit 5%, Rabenvögel (Corvidae) mit 2% und Kleiber (Sittidae) mit 1%.

Die drei häufigsten Arten waren Star (*Sturnus vulgaris* 27%), Amsel (*Turdus merula* 21%) und Rotdrossel (*Turdus philomelos* 16,3%), die alle den Singvögeln (Passeri) angehören.

Tab. 32 Frugivore Vogelarten an *S. torminalis* an allen Untersuchungsstandorten

Art	PLANTAGE	ÖSTERREICH	HIRSCHBERG	Summe
<i>Corvus corone</i> Linnaeus, 1758	0	1	0	1
<i>Garrulus glandarius</i> Linnaeus, 1758	5	0	0	5
<i>Parus major</i> Linnaeus, 1758	4	12	6	22
<i>Sitta europaea</i> Linnaeus, 1758	2	1	0	3
<i>Sturnus vulgaris</i> Linnaeus, 1758	*90	*20	0	110
<i>Turdus iliacus</i> Linnaeus, 1758	10	0	0	10
<i>Turdus merula</i> Linnaeus, 1758	9	71	8	88
<i>Turdus philomelos</i> Brehm, 1831	0	67	0	67
<i>Turdus pilaris</i> Linnaeus, 1758	*20	*25	0	45
<i>Turdus spec.</i> (nicht näher bestimmt)	0	61	0	61
Summe	140	258	14	412
Beobachtungsstunden 2011-2013	3,8	26,2	4	34
Anflüge/Stunde	36,6	9,9	3,5	12,1

* = im Schwarm beobachtet

Am HIRSCHBERG, der einen hohen Grad an natürlicher Vegetationsstruktur aufwies, wurden in 4 h Beobachtungszeit nur 2 Vogelarten beobachtet – Kohlmeise (*Parus major*) und Amsel. Auffallend war jedoch, dass im Herbst 2011 in den oberen Kronenbereichen viele Früchte hingen, die jedoch zwischen dem 28. und 30.09. um 60-70% reduziert wurden, was vermutlich von durchziehenden Staren, Mistel- oder Wacholderdrosseln verursacht wurde. Am HIRSCHBERG waren zu dieser Zeit in der Strauchschicht die Ligusterbeeren und die Früchte des Pfaffenhütchens reif, an der PLANTAGE gab es Hagebutten, Ligusterbeeren und Weißdornfrüchte – allerdings allesamt in nur geringen Mengen. Wegen dieses Mangels an

Fruchtressourcen stellten die Elsbeeren vermutlich eine attraktive Nahrungsquelle für frugivore Tiere an beiden Standorten dar.

Im Hinblick auf die Ausbreitungsökologie der Elsbeere ergab sich folgende ökologische Einteilung der beobachteten Vogelarten. Abgesehen von den Fruchtfleischprädatoren Kleiber (*Sitta europaea*) und Kohlmeise waren 94% der Individuen echte Ausbreiter. Bei ihnen war die Aufteilung mit je ca. 40% in Nah- und Fernausbreiter etwa gleich groß. Nur der Eichelhäher (*Garrulus glandarius* 1%) gehörte zu der intermediären Gruppe. Die restlichen 16% konnten aufgrund der schwierigen Beobachtungsbedingungen im Wiesenwienerwald nur bis zur Gattung *Turdus* bestimmt werden, die sowohl als Nah- wie auch als Fernausbreiter fungieren können. Dass die Fernausbreiter zu 70% durch den Star vertreten sind, lag an den im Vergleich zu anderen Arten dort beobachteten großen Schwärmen.

ERFASSUNG DER FRUGIVOREN SÄUGETIERE (MAMMALIA)

An insgesamt 43 Tagen erfasste die Wildkamera 4 Tiergruppen, die eindeutig an den ausgelegten Elsbeeren fraßen: Wildschwein (*Sus scrofa*), Steinmarder (*Martes foina*), Mäuse (*Mus spec.*) und Rehwild (*Capreolus capreolus*).

Häufig trat jedoch der Fall ein, dass bei einer erneuten Kontrolle Früchte fehlten, allerdings die Kamera nicht ausgelöst hatte. So ist zu vermuten, dass weitaus mehr frugivore Säuger die Elsbeere nutzten als dokumentiert werden konnte.

Von insgesamt 452 ausgelegten Früchten fehlten letztendlich 302. Insgesamt konnten lediglich 12 Sichtungen von Individuen am HIRSCHBERG 2011 zweifelsfrei erfasst werden, sodass sich eine statistische Auswertung erübrigte: 5 x *Mus spec.*, 2 x *Martes foina*, 2 x *Capreolus capreolus* sowie 3 x *Sus scrofa*. Bis auf die Mäuse, die vermutlich auf Grund ihrer geringen Größe nur als Fruchtfleischprädatoren auftraten, sind die anderen 3 Tierarten potenzielle Samenverbreiter.

An dem Standort in Österreich wurde die Kamera für je drei Tage vom 08.10.-14.10.2011 an zwei verschiedenen Bäumen angebracht, doch wurden dort keine Früchte gefressen.

Vom 29.09.-03.10.2013 wurde die Kamera erneut am HIRSCHBERG installiert und vom 26.10.-04.11.2013 auf der PLANTAGE. An beiden Standorten löste die Kamera nicht aus, jedoch fehlten am Standort PLANTAGE beim Einholen der Kamera alle Früchte.

In allen Fällen, in denen die Kamera nicht auslöste aber Früchte fehlten, wurden Trittsuren von Paarhufern festgestellt – in der PLANTAGE von Wildschweinen und am HIRSCHBERG sowohl von Rehen als auch von Wildschweinen.

ERFASSUNG VON FRUCHTSCHÄDIGUNGEN UND FRUCHTSCHÄDLINGEN

Zur Erfassung von weiteren Tieren (außer Vögeln und Säugern) wurden 2013 an 2 Terminen Früchte von Bäumen der PLANTAGE untersucht. Bei der Zählung der Samen je Frucht wurde auch auf mögliche weitere Fruchtschädigungen und Fruchtschädlinge geachtet, wobei am 19.09.2013 in 10 von insgesamt 473 Früchten die Larven von *Cydia pomonella* (Apfelwickler) nachgewiesen wurden. In einer weiteren Durchsicht am 04.11.2013 wurden in 6 von 362

Früchten nur noch Fraßgänge mit Kot gefunden, die ebenfalls auf die Larve des Apfelwicklers schließen lassen.

Hierbei handelt es sich um Nachkommen der 2. Generation von *Cydia pomonella*, die bis ca. Anfang September fliegen, wobei die Weibchen ihre Eier in der Nähe der Früchte ablegen. Nach einigen Tagen bis zwei Wochen schlüpfen die Larven, bohren sich bis ins Kerngehäuse der Früchte vor und fressen dort für ca. 3-4 Wochen. Anschließend verlassen sie die Frucht, um sich im Boden oder unter Borkenschuppen in einen Kokon einzuspinnen. Das erklärt, warum Anfang November lediglich noch Fraßgänge in den Früchten nachgewiesen werden konnten.

2011 wurde zwei Mal die Larve eines Weichkäfers (Cantharidae) beobachtet, die an den Früchten fraß. Bei einigen Arten der Cantharidae ist das Nahrungsverhalten noch unbekannt (LESCHEN et al., 2010). Weitere Tiere an oder in der Frucht wurden nicht nachgewiesen.

5.4 Diskussion

5.4.1 Generalismus im Blütensyndrom für eine erfolgreiche Bestäubung

Aus den ermittelten Daten lässt sich die Schlussfolgerung ableiten, dass das generalistische Blütensyndrom der Elsbeere ebenfalls tendenziell unspezialisierte Bestäuber anlockt.

Die Blüte der Elsbeere ist eindeutig auf Zoophilie ausgerichtet; sie bietet reichlich Pollen und Nektar, trägt UV-reflektierende Saftmale und hat eine sehr kurze Blütenröhre. Es konnte mit den Ergebnissen der vorliegenden Untersuchungen gezeigt werden, dass die Elsbeere eine Vielzahl von Blütenbesuchern anlockt: Diptera, Hymenoptera, Coleoptera, Lepidoptera und Mecoptera. So wurden an beiden Standorten insgesamt 88 Arten und 23 Morphospezies von Blütenbesuchern erfasst.

Diese dokumentierte Diversität legt die Schlussfolgerung nahe, dass Fortpflanzung, Erhaltung und Ausbreitung der Elsbeere maßgeblich auf die Tätigkeit von Insekten zurückzuführen sind. Gestützt wird diese These auch durch die in Kap. 3.3.4 dargestellten Bestäubungsversuche, mit denen nachgewiesen werden konnte, dass Fremdbestäubung bei der Elsbeere zum größten Fortpflanzungserfolg führt – womit die zentrale Rolle von Insekten als Blütenbesucher der Elsbeere und ihre Funktion als Garanten für eine erfolgreiche generative Fortpflanzungsstrategie bestätigt wird. Hingegen spielt der Wind für die Bestäubung von Obstplantagen (mit Rosaceen wie Apfel- und Kirschbäumen) nur eine untergeordnete Rolle (PICKHARDT & FLURI, 2000), was vermutlich auch für die Elsbeere gilt.

Die Bedeutung von Insekten für den Fortpflanzungserfolg einer anderen *Sorbus*-Art wird von KAMM et al. (2009) hervorgehoben: Der Speierling (*Sorbus domestica*) wird von einer Vielzahl verschiedener, nicht spezialisierter Insekten wie Schwebfliegen, Hummeln und Honigbienen bestäubt. Bei ihren genetischen Untersuchungen stellten die Autoren 67% Fremdbestäubung fest. Zudem wurde belegt, dass spezialisierte Bestäuber ihre Nahrungsquellen über weite Distanzen aufspüren können. So wurden Speierling-Vaterbäume in >16 km Entfernung vom Mutterbaum nachgewiesen – Distanzen, die von den o. g. Generalisten unter den Bestäubern

zurückgelegt worden sind. Dieses Ergebnis kann auch deshalb als bemerkenswert eingestuft werden, da auch die beiden Untersuchungs-Standorte HIRSCHBERG und PLANTAGE mit 24 km (Luftlinie) nur knapp außerhalb dieser Distanz liegen; sie könnten also durchaus gegenseitig von Genfluss durch Fremdbestäubung profitieren. Weitere Elsbeervorkommen zwischen dem Siebengebirge und der PLANTAGE sind nicht bekannt.

Von den fünf an der Elsbeere dokumentierten Insekten-Ordnungen sind Diptera mit den meisten Individuen vertreten, gefolgt von Hymenoptera – diese vor allem mit den Familien Andrenidae und Apidae. Würde man allerdings bei den Dipteren die Art *E. tesselata*, die an der PLANTAGE die Elsbeere massenweise als Rendezvous-Platz nutzte, nicht berücksichtigen, wären Hymenoptera die häufigsten Blütenbesucher. Auf Artniveau bleiben allerdings Diptera in der Anzahl der Arten führend.

Insgesamt wurden an beiden Standorten 22 Bienenarten bestimmt; gut die Hälfte davon waren Sandbienen. Zum Vergleich: In ca. 18 km Luftlinie von dem Untersuchungsstandort PLANTAGE entfernt wurden von WITTMANN et al. (2005) auf der Obstplantage Klein-Altendorf an Kirsch- und Apfelblüten 21 Wildbienenarten nachgewiesen, davon waren 6 *Andrena*-Arten, wobei auch hier die Sandbienen dominierten.

SCHRECK & SCHEDL (1979) hingegen haben nur 7 *Andrena*-Arten auf einer Apfelplantage nachgewiesen, während an den Elsbeeren der Untersuchungs-Standorte 12 *Andrena*-Arten dokumentiert wurden. An der Vogelkirsche wurden in der freien Landschaft hingegen 21 Arten dieser Familie nachgewiesen (TILLMANN, 2008). *Andrenidae* benötigen zum Nisten offene Bodenstellen, die sie an beiden Untersuchungs-Standorten vorfinden, an der PLANTAGE vor allem durch die Wühltätigkeit von Wildschweinen an der Grasnarbe.

Nach MARINI et al. (2012) hängen die Abundanzen und Individuenzahlen der lokalen Bestäubergemeinschaften deutlich von der umgebenden Landschaft ab (s.a. Kap. 5.4.2), d. h. wo im Umland Wald oder Grasland vorherrschen, profitieren Wildbienen. An beiden Standorten wurde eine Reihe weiterer Blütenpflanzen kartiert, die den hauptsächlich oligolektischen Bienen als zusätzliche Nahrungsquelle dienen können (Anhang 1 u. 2). In einer anderen Studie, in welcher Gemeinschaften von Wildbienen in unterschiedlich genutzten Agrarlandschaften untersucht wurden, kommen LE FÉON et al. (2010) zu dem Schluss, dass mit zunehmender Intensivierung und Landnutzung sowohl Artenreichtum als auch Abundanz der Wildbienen abnehmen. Die Ergebnisse der vorliegenden Studie bestätigen diese Einschätzung.

Auch die meist kurze Rüssellänge und das hauptsächlich polylektische Pollensammelverhalten der dokumentierten Apiformes deuten auf den starken Generalismus der Bestäubungs- und damit Fortpflanzungsstrategien der Elsbeere hin. Ihr generalistisches Blütensyndrom ist auf Arten ausgerichtet, die häufig vorkommen und mit teils hohen Individuenzahlen vertreten sind. Damit sichert sich die konkurrenzschwache Elsbeere in allen für sie besiedelbaren Habitaten den größtmöglichen und von Umwelteinflüssen weitgehend unabhängigen Bestäubungserfolg (vgl. WASER et al., 1996). Zudem sind Generalisten weniger anfällig für Störungen oder Änderungen in ihrem Habitat; so stellt GHAZOUL (2005) fest, dass

unspezialisierte Bestäuber wie z. B. viele Hummeln nicht oder kaum vom europäischen Artenrückgang betroffen sind – viele der spezialisierten hingegen sehr deutlich.

Weitere Hinweise auf die Generalisierung der blütenbesuchenden Bienen finden sich in den Untersuchungen und Ergebnissen der Ökotypen. An beiden Standorten präferiert der Hauptanteil der Arten den in Westeuropa weit verbreiteten *mittleren bis leicht feuchten Ökotyp-Bereich*, und nur kleinere Anteile zählen zu den *wärmeliebenden* sowie den ausschließlich *feuchteliebenden Arten*. Die sechsmal höhere Anzahl *feuchteliebender Individuen* von *B. pratorum* am HIRSCHBERG ist vermutlich dem höheren Beschattungsgrad an diesem Standort geschuldet.

In der vermutlich umfassendsten Vergleichsstudie zur Bestäubungsleistung von Wild- und Honigbienen auf 5 Kontinenten und 600 Flächen kommen GARIBALDI et al. (2013) sogar zu dem Schluss, dass die Bestäubungsleistung von Wildbienen mit der von gezüchteten Bienen durchaus vergleichbar ist, wobei die Wildbienen-Bestäubung meist ertragreichere Ernten zur Folge hat.

Die insgesamt hohe Individuenzahl an Diptera, die am HIRSCHBERG 24%, an der PLANTAGE jedoch 59% der Blütenbesucher stellten, weist zusätzlich auf den hohen Anteil unspezialisierter Bestäuber hin. Als potenzielle Bestäuber fungieren die Diptera, die mit ihrem Saugrüssel an den Nektar der Elsbeerblüte gelangen können, darunter auch einige Nematocera (Mücken) und viele Brachycera (Fliegen). Ob dadurch auch Pollen erreicht und transportiert wird, hängt von dem individuellen Verhalten auf der Blüte ab.

Zu beachten ist hier die Dominanz von *E. tesselata* an der PLANTAGE, welche dort 32% aller Blütenbesucher ausmachte. Diese Art nutzte dort die Elsbeerblüte auch als Rendezvous-Platz und war neben der Jagd auf sog. „Brautgaben“ auch häufig als Nektartrinker zu beobachten (Abb. 47). Die Hochzeitsflüge von *E. tesselata* werden häufig an weißen Doldenblütlern beobachtet (PRESTON-MAFHAM, 1999), die wahrscheinlich jedoch keine Apiaceae im engeren Sinne sein müssen; vermutlich kommen auch doldige Blütenstände wie bei der Elsbeere infrage. Auch SCHRECK & SCHEDL (1979) beobachteten in Apfelplantagen Empididae als zweithäufigste Blütenbesuchergruppe nach den Wildbienen.

Knapp 10% aller Schwebfliegenarten, die in NRW vorkommen, wurden in dieser Studie als Blütenbesucher der Elsbeere festgestellt. Diese hohe Zahl ist vermutlich darauf zurückzuführen, dass Schwebfliegen hochmobil sind; ein Grund, warum sie sich auch gut als Indikatorarten eignen. So ist z. B. die hohe Populationsdichte von *E. balteatus* am HIRSCHBERG ein Indikator für die Offenheit des Bestandes; auch stellt diese Art einen wichtigen Bestäuber für die Vegetation von Wäldern dar.

Die Syrphidae machten einen relativ kleinen aber wichtigen Anteil der Blütenbesucher aus – 11% am HIRSCHBERG und 7% an der PLANTAGE. Auffällig ist der Syrphidae-Arten turnover an der PLANTAGE, der von dem ersten zum zweiten Untersuchungsjahr sogar 71% betrug. Diese hohe Zahl kann auch auf die bereits erwähnte beachtliche Mobilität der Fliegen hinweisen. Sie können Pollenquellen aus weiter Entfernung anfliegen und damit auch diejenigen Ressourcen nutzen, die am besten verfügbar sind. In einer Studie von SSYMANK (2001) wurden auf der

Rheinseite gegenüber dem HIRSCHBERG Schwebfliegen mit ihrem Blütenbesuchsverhalten dokumentiert; die einzig tatsächlich euryanthen Arten waren dabei *Episyrphus balteatus* und *Syrirta pipiens*, die beide auch an der Elsbeere nachgewiesen wurden. Die restlichen Arten waren meist oligolektisch. Allerdings zeigte sich, dass manche Schwebfliegenarten die Blütenbesuchspräferenz wechseln können: Sie können lernen, eine neue Ressource zu nutzen, müssen sich aber nicht auf diese beschränken. RADER et al. (2016) betonen, dass Schwebfliegen gute Bestäuber für landwirtschaftliche Produkte sind, da sie – anders als Bienen – auch Monokulturen und den dadurch eingeschränkten Lebensraum gut tolerieren. Sie sind also bezüglich ihrer Lebensraumsprüche spezialisiert, allerdings weniger als Wildbienen. Zudem suchen sie die Blüte häufiger auf als Bienen und erbringen dadurch eine vergleichbare Bestäubungsleistung (RADER et al., 2016). THOMPSON & VOCKEROTH (1989) stellen sogar fest, dass Schwebfliegen bei der Bestäubungsleistung nicht selten sogar Bienen übertreffen.

Dass also *Diptera* bei der Elsbeere – zumindest in der vorliegenden Untersuchung – mit deutlich höheren Anteilen vorkommen als z. B. an den artverwandten Rosaceenblüten von Apfelplantagen, liegt vermutlich auch an dem für Zweiflügler und Käfer offenbar attraktiven Geruch (Kap. 5.1, Coleoptera) des Elsbeer-Nektars (vgl. AAS, 2011).

Zu der Bestäubungsleistung von Käfern ist – wie eingangs erwähnt – wenig bekannt. Beobachtet wurde, dass Käfer teilweise auch Blütenteile mitfressen; somit besteht die Gefahr, dass diese von deren kräftigen Mundwerkzeugen zerkleinert werden und dadurch ihre ursprüngliche Funktionalität verlieren. Cantharophile Pflanzen bilden deshalb ihre reproduktiven Organe wie die Styli mehrfach aus, um damit die Wahrscheinlichkeit einer Bestäubung zu erhöhen. Vermutlich ist dies einer der Gründe, warum auch die Elsbeere ihre Styli dreifach ausbildet.

Die erste Fragestellung dieses Kapitels „Ist das Blütensyndrom der Elsbeere auf unspezialisierte Bestäuber ausgerichtet?“ kann unter Berücksichtigung der Kategorisierung und vorangegangenen Interpretation der Blütenbesuchsdaten in Verbindung mit dem Blütensyndrom der Elsbeere bejaht werden. Die Reproduktionsstrategie der Elsbeere ist somit hauptsächlich auf unspezialisierte Bestäuber ausgerichtet.

5.4.2 Baumart oder Standort: Einfluss auf die Zusammensetzung der Blütenbesucher

Die Fortpflanzungsstrategie der Elsbeere mit Fokus auf die Anlage der Blüten und Früchte hat – wie die obige Diskussion zeigt – insbesondere die Generalisten unter den Insekten als „Zielgruppe“. Unter diesem Aspekt liegt der Umkehrschluss nahe, dass es weniger die speziellen Attraktionen der Elsbeere sind, die diese Insekten zum Blütenbesuch bewegen als vielmehr die Tatsache, dass die Elsbeere in diesem bestimmten Habitat wächst und zur Blühphase ihr Angebot ausbreitet. Dieses Angebot wird als eines unter vielen in der abwechslungsreichen und an weiteren Nahrungsquellen reichen Nachbarschaft entdeckt und genutzt. Die artenreichen Krautschichten am Hirschberg und auch die etwas spärlicheren Blütenquellen unter den Bäumen an der Plantage (Anhang 4, 5, 6 und 7) tragen dazu bei, dass eine hohe Alpha-Diversität an Blütenbesuchern angelockt wird.

Bei allen drei analysierten Hauptbesuchergruppen der Blüten – Apiformes, Syrphidae und Coleoptera – wurde statistisch ein sehr starker Zusammenhang zwischen dem Standort und den jeweiligen Blütenbesuchern nachgewiesen.

Die Artidentität ist eher gering, was darauf hindeuten kann, dass die Tiere eines Habitats die eher zufällig vorhandene Elsbeere nutzen. Interessanterweise wurde bei den Bienen noch die höchste Artidentität nachgewiesen, wahrscheinlich da diese die am meisten spezialisierte Blütenbesuchsgruppe bilden. Bei den Syrphidae und Coleoptera war nur noch eine sehr geringe Übereinstimmung zwischen den Artengemeinschaften beider Standorte nachweisbar.

Bei einer differenzierten Betrachtung wird deutlich, dass die Autökologie und die Lebensraumsprüche der verschiedenen Bestäubergruppen das Vorkommen oder Fernbleiben von dem jeweiligen Standort bedingen. So wurde beispielsweise bei den Käfern eine höchst signifikante und starke Bindung sowohl der Larven als auch der Imagines mit dem Standort und der Nahrungswahl nachgewiesen. Bei beiden wurden am HIRSCHBERG anteilig mehr zoophage Arten als an der PLANTAGE dokumentiert; dort dominierten die phytophagen Arten. Der Anteil xylophager Larven war am HIRSCHBERG ein Drittel höher als an der PLANTAGE.

Dieser starke Zusammenhang wurde z. B. auch für die Larvalernährung der Syrphidae nachgewiesen. An der PLANTAGE konnten insgesamt 10 verschiedene Larvalernährungstypen aufgenommen werden, was auf die stark differenzierte Strukturierung der Lebensraumtypen an diesem Standort hinweist. Am HIRSCHBERG hingegen wurden nur drei Larvalernährungstypen ermittelt, u. a. „aphidophag“, „arboricol“ und „in Schleimflüssen von Bäumen“. Entgegen aller Erwartungen wurde jedoch keine einzige Schwebfliege nachgewiesen, deren Larve sich in Totholz entwickelt – obwohl auf den Flächen am HIRSCHBERG immerhin 260 m³ Totholz/ha dokumentiert wurden (Kap. 2.3.1 PCQ-Methode, Totholz). Waldlandschaften mit ausreichend Totholz sind in Deutschland jedoch aufgrund der langen Nutzungsgeschichte eher eine Seltenheit; daher sind Arten mit Bindung an Totholz häufig hochgradig gefährdet. Natürlicherweise findet man in naturnahen Wäldern bis 200 m³ Totholz pro Hektar, in Wirtschaftswäldern hingegen meist 1-5 m³/ha (ALBRECHT, 1991). An der PLANTAGE dagegen wurden 6 Arten nachgewiesen, deren Larven sich xylophag in Totholz entwickeln. Auf der PLANTAGE selber und im nach Westen angrenzenden Umland ist kein Totholz vorhanden, allerdings ist im angrenzenden Kottenforst laut Biotopkartierung schwaches, stehendes Totholz vorhanden (LANDESAMT FÜR NATUR, 2017).

In diesem Zusammenhang ist auch die Analyse des Nistverhaltens der Apiformes als Unterscheidungsmerkmal zwischen den Habitat-Strukturen der beiden Standorte aufschlussreich. Die weitaus meisten Arten und Individuen nisten endogäisch, bis auf *B. lapidarius*, *B. pratorum* sowie *A. mellifera*, die hypergäisch nisten. Die relativ höhere Anzahl hypergäisch nistender Arten am HIRSCHBERG ist vermutlich durch die dort vorhandenen Nistmöglichkeiten für die Hummeln begründbar: Das Siebengebirge stellt z. B. für *B. lapidarius* eine Vielzahl von Steinhäufen und (teils verfallenen) Mauern als Nistplätze bereit, während *B. pratorum* in unmittelbarer Nachbarschaft in den fast überall vorhandenen Gebüsch, Hecken und auch Mauerspalt nisten kann. Obwohl die statistische Analyse nur einen schwachen

Zusammenhang ergab, da die Zahl der hypergäisch nistenden Individuen sehr gering war, zeigt sich auch hier, dass der Standort die Zusammensetzung der Blütenbesucher wahrscheinlich stärker prägt als die Attraktionen des Primärproduzenten Elsbeere.

ZUSAMMENHANG ZWISCHEN HABITATQUALITÄT UND FAUNISTISCHER BIODIVERSITÄT BZW. ÖKOSYSTEMDIENSTLEISTUNGEN

Ein Zusammenhang zwischen der Biodiversität von Bienen und der Ökosystemdienstleistung „Bestäubung“ in Agrarökosystemen wurde in vielen Studien bestätigt (RICKETTS et al., 2008). Auch KENNEDY et al. (2013) stellten fest, dass die Bienen-Vielfalt und -Abundanz in diversifizierten und biologisch bewirtschafteten Feldern sowie in Landschaften mit hoher Naturnähe höher sind als in konventionell bewirtschafteten Feldern. So war auch die Evenness (Gleichverteilung der Arten) am naturnahen HIRSCHBERG bei den Bienen weitaus höher als an der PLANTAGE, obwohl weniger Tiere als auch Arten nachgewiesen wurden.

Die in den letzten Jahrzehnten zunehmende Zerstückelung der Landschaft (*landscape fragmentation*) führt zudem häufig zu verringerten Blütenbesuchsraten (GOVERDE et al., 2002). Ein Rückgang an Bienen könnte somit zu einer reduzierten Diversität an insektenbestäubten Pflanzen führen (KLEIN et al., 2007). Besonders kleine Pflanzenpopulationen und selbstinkompatible Arten, zu denen in gewissem Maße auch die Elsbeere gehört, könnten dann durch den verringerten Samenansatz einen reduzierten Reproduktionserfolg aufweisen (KRAUSS et al., 2010; MATSUMURA & WASHITANI, 2000; TOMIMATSU & OHARA, 2002; WAGENIUS, 2006). Dadurch erhöht sich auch das Aussterberisiko (LENNARTSSON, 2002). Hierbei sind sowohl generalistische wie auch spezialisierte Pflanzen gleichermaßen gefährdet (ASHWORTH et al., 2004). Aber auch bei fremdbestäubten Arten erhöht sich das Risiko, dass mutualistische Bestäubungsinteraktionen und co-abhängige Interaktionen beeinflusst und ggf. zerstört werden (AIZEN et al., 2012). So werden vermutlich auch die zerstreuten Populationen der Elsbeere mit zunehmender Habitatfragmentierung sowie der Abnahme seminatürlicher Habitate und dem damit verbundenen Bestäuberrückgang zunehmend gefährdet; Tendenzen dazu konnten in dieser Arbeit bestätigt werden (vgl. Kapitel 3.4.2, Pollenlimitierung).

Die zweite Fragestellung dieses Kapitels: „*Haben die Habitate der Elsbeere einen größeren Einfluss auf die Zusammensetzung der Tiergemeinschaften als der Primärproduzent Elsbeere?*“ kann unter Einbeziehung der obigen Diskussionspunkte somit bejaht werden.

BLÜTENBESUCHSRATEN

Auffällig war, dass in den Jahren mit schlechtem Wetter und weniger Blüten teilweise mehr Blütenbesucher nachgewiesen wurden. Einen direkten Bezug zu der Menge an Blüten je Standort (Kap. 3.2.2) und der Anzahl der Blütenbesucher (s. u. Aktivitätsdichte) scheint es auf den ersten Blick nicht zu geben. So waren im Jahr 2011 an der PLANTAGE mehr geschätzte Blüten vorhanden als im Folgejahr, allerdings wurden im Schnitt weniger Tiere/Minute aufgenommen als 2012. Am HIRSCHBERG korrelierten diese Parameter besser, denn dort wurde 2013, dem Jahr mit den meisten Blüten, auch eine höhere Aktivitätsdichte festgestellt.

Auch das Wetter zum Zeitpunkt der Untersuchungen liefert keine Erklärungen zur Aktivitätsdichte, da 2011 Sonnenschein und Wärme vorherrschten, in den Folgejahren jedoch an beiden Standorten schlechteres Wetter dominierte (Kap. 2.2). Dass dabei höhere Aktivitätsdichten nachgewiesen wurden, steht im Gegensatz zu vielen Untersuchungen, die in Jahren mit kühleren und feuchteren Perioden eine geringere Aktivitätsdichte bestimmter Arten ermittelten. Jedoch ist zu beachten, dass die hier erfolgten Erfassungen nicht standardisiert und von nur einer Person per Hand und teils nur mittels Sichtbeobachtungen durchgeführt wurden.

Die unterschiedlichen Aktivitätsdichten der Blütenbesucher können jedoch auch durch Störungen in den langfristigen Fortpflanzungszyklen bedingt sein, die wiederum auch durch kurzfristige Wetterereignisse wie Frosteinbruch oder Starkregenereignisse beeinflusst werden können. Zudem spielen die standörtlichen Gegebenheiten eine große Rolle: So stand beispielsweise in 2011 in ca. 50 m Entfernung von der PLANTAGE zur Zeit der Elsbeerblüte ein Rapsfeld in Blüte, das ebenfalls eine Massentracht für Blütenbesucher darstellt und diese von anderen Ressourcen abziehen konnte. So wurden 2011 ca. 60 % weniger Bienen als Blütenbesucher nachgewiesen als 2012, obwohl das Blütenangebot höher war (vgl. Tab. 6 u. 7). Denn auch der Raps ist für eine Vielzahl von ebenfalls generalisierten Bestäubern zugänglich; so fand KRISTEN (2008) ausschließlich generalistische Wildbienenarten bei der Dokumentation der Entomofauna an Winterraps. JAUKE & WOLTERS (2008) stellten fest, dass Schwebfliegen ebenfalls sehr effektive Bestäuber im Raps sind. Allerdings kamen KOVÁCS-HOSTYÁNSZKI et al. (2013) zu dem Ergebnis, dass die Nähe zu einem Rapsfeld sowohl den Samenansatz als auch das Fruchtgewicht bei *Crataegus spp.* erhöhten, wobei jedoch die Kräuter in der Weißdornhecke weniger besucht wurden als ohne blühendes Rapsfeld.

Die Effekte einer solchen Massentracht untersuchten RIEDINGER et al. (2015) und kamen in einer mehrjährigen Studie zu dem Ergebnis, dass Massentrachten wie Raps positive langfristige Effekte auf das Reproduktionsverhalten von Bienen ausüben (außer für *Bombus*-Generalisten) – unter der Voraussetzung, dass z. B. Nistmöglichkeiten vorhanden sind oder die Populationen nicht durch natürliche Feinde reduziert werden. Dieser positive Effekt wirkt sich ggf. auch auf andere Organismen aus. So besteht die Möglichkeit, dass das an die PLANTAGE angrenzende Rapsfeld im Jahr 2011 einen positiven Effekt auf das Reproduktionsverhalten der lokalen Blütenbesucher an der PLANTAGE ausübte, der sich dann im Jahr 2012 in einer höheren Aktivitätsdichte bemerkbar machte.

Bei den Bestäubungsversuchen wurde an der PLANTAGE ein Bestäubermangel festgestellt: Für eine erfolgreiche Bestäubung hätte weitaus mehr an Bestäubungsleistung aufgebracht werden müssen. Dieser Umstand ist multifaktoriell bedingt und kann u. a. auf die Habitatqualität zurückzuführen sein. Hier kann z. B. ein Mangel an Nistmöglichkeiten vorliegen, bedingt durch Strukturarmut in den angrenzenden Agrarlandschaften. Auch der Einsatz von Herbiziden sowie Pollenmangel durch regelmäßige Mahd in der PLANTAGE in den folgenden Vegetationsmonaten haben vermutlich die Bestäubungsleistung limitiert.

5.4.3 Samenverbreitung

BEDBUR et al. (2010) bewerten die Ausbreitungsfähigkeit der Elsbeere durch Samen als „gut“. Kolonisierung durch Samenverbreitung ist für die Elsbeere die Regel (ODDOU-MOURATORIO et al., 2004). Frugivore und omnivore Vertebraten sind mithin der bestimmende Faktor für die Verbreitung der Elsbeersamen. Dass sogar Carnivoren als Verbreiter der Elsbeer-Samen fungieren, legt HERRERA (1989) in seiner 10-jährigen Untersuchung von Carnivoren-Kot in Spanien dar, wo er u. a. 556 Elsbeer-Samen entdeckte, von denen ca. 95% unbeschädigt waren. Durch ihre Samenselektion und die Wahl des Zielhabitats prägen Vertebraten mithin die räumliche Verteilung der Samen, den sog. Samenschatten (ALCANTARA et al., 2000). Beide Untersuchungs-Standorte sind Habitat-Bestandteil von verschiedenen Mammalia und Aves, die durch den Fraß der Elsbeerfrüchte und ihre Wanderbewegungen für die Verbreitung der Samen sorgen können.

Bei den Säugetieren wurden Wildschweine, Steinmarder und Rehe als potenzielle Ausbreiter mehrfach dokumentiert. Immerhin wurden zwei Drittel der ausgelegten Früchte gefressen (vermutlich alle von Säugetieren), womit eine hohe Wahrscheinlichkeit einer erfolgreichen Samenausbreitung belegt wird. Bei Untersuchungen der Baumbesuchsrate der Vogelkirsche stellten GRÜNEWALD et al. (2010) fest, dass diese umso geringer wurde, je mehr die Intensität der Landnutzung zunahm. Dieses Phänomen konnte hier bestätigt werden, da am HIRSCHBERG die meisten Tiere nachgewiesen wurden. Wichtig – auch für den Ausbreitungserfolg der Elsbeere – sind die Zielorte der Samen und die ökologischen Bedingungen, die sie dort vorfinden (WILLSON, 1993).

Frugivore Vögel sind die Hauptverbreiter von Elsbeer-Samen, und sie legen auch die längsten Distanzen zurück. Die in der Literatur genannten Vögel, die an der Elsbeere beobachtet wurden (ANGELONE et al., 2007; RASMUSSEN & KOLLMANN, 2004b; SNOW & SNOW, 1988), decken sich in großen Teilen mit den hier erfassten Arten. Star, Amsel und Rotdrossel sind die zahlenmäßig häufigsten Vertreter, die unter den mehr als 400 dokumentierten Individuen bestimmt werden konnten. Von allen erfassten Vögeln sind 94% echte Ausbreiter, die zu gleichen Anteilen sowohl die Nah- wie auch die Fernverbreitung der Elsbeersamen übernehmen.

Durch den Klimawandel aber auch durch andere Faktoren wie Veränderungen in der Landwirtschaft (FIEDLER, 2017), kommt es zu Änderungen im Zugverhalten mancher Vogelarten und somit ggf. auch zu einer Änderung der Transportdistanzen der Samen. Gesichert ist auf jeden Fall, dass die meisten Zugvögel ihren Aufenthalt in Mitteleuropa verlängern – manche um bis zu 18 Tage (HÜPPOP & HÜPPOP, 2011). In ihrer großen Zusammenfassung der Daten von niederländischen Vogelwarten zeigen VISSER et al. (2009), dass viele dieser Vögel ihre Zugdistanzen in die Überwinterungsgebiete verringert haben, weil durch den Klimawandel nun weitere Habitate attraktiv werden. Einige Arten wie Stare werden zunehmend dabei beobachtet, dass sie nur noch geringe Teilstrecken ziehen und nun sogar in wachsenden Zahlen in Deutschland überwintern (NIPKOW, 2017). So würde bei einer Reduktion der Zugstrecken auch die Samenverbreitung eingeschränkt bzw. die Ausbreitungsdistanz verringert. Somit kann man die Annahme treffen, dass der Klimawandel

auch indirekte Auswirkungen auf den Genfluss der Elsbeere hat. Zudem muss bedacht werden, dass die LDD-Ereignisse immer eher von Norden nach Südosten stattfinden, da dies die tendenzielle Zugroute der Fernausbreiter ist.

Dass Kolonisierung durch Samenverbreitung bei der Elsbeere häufig vorkommt, zeigen neben ODDOU-MOURATORIO et al. (2004) u. a. auch PYTTEL et al. (2013). Diese Ergebnisse legen nahe, dass auch die Elsbeere in Europa an den nacheiszeitlichen Besiedlungswellen der Bäume hauptsächlich durch Samenverbreitung beteiligt war. Projiziert in die Zukunft und insbesondere im Hinblick auf einen Klimawandel und die damit verbundene Verschiebung von Klimazonen kann sich somit ein dynamisches Szenario entwickeln, an dem dann auch die Elsbeere mit der Unterstützung durch ihre Samenverbreiter beteiligt sein kann (vgl. CAIN et al., 2000).

Doch nicht nur die Kolonisierung durch Samen kann sich durch den Klimawandel ändern sondern auch die Standortverhältnisse der gegenwärtigen Wuchsorte der Elsbeere. In einer umfassenden Untersuchung, die mit Modellierungen von sog. Umwelt- und Klimahüllen arbeitet, kommt BITTNER (2011) zu dem Schluss, dass viele Wälder einen Großteil ihres aktuell geeigneten Umweltraums verlieren werden. Zwar sagt das Klimahüllen-Modell u. a. vorher, dass Pflanzen alle für sie geeigneten Habitate besiedeln, also auch die durch Klimawandel neu entstandenen. Für Bayern haben KÖLLING & MÜLLER-KROEHLING (2011) an Hand eines Klimahüllen-Modells eine erhebliche Ausdehnung der für die Elsbeere günstigen Regionen vorhergesagt. Jedoch wird eine solche Kolonisation aller Voraussicht nach erheblich differenzierter und komplexer ablaufen als die derzeit existierenden Modelle es prognostizieren (CAIN et al., 2000).

6 Zusammenfassende Diskussion und Ausblick

6.1 Darstellung neuer Befunde in dieser Studie

Bereits vor Beginn dieser Studie lag umfangreiches Wissen zur Ökologie der Elsbeere vor (vgl. Kap. 1.3). In der vorliegenden Arbeit, deren Datenerhebung sich über 3 Jahre erstreckte, konnten erstmals viele dieser teils wissenschaftlich unbestätigten Informationen mit Datensätzen hinterlegt und ergänzt werden. So wurde z. B. bestätigt, dass die Elsbeere eine zoophile Baumart ist, die sich jedoch auch durch Selbstbestäubung fortpflanzen kann; allem Anschein nach wird dabei das GSI außer Kraft gesetzt. Einige der eigenen Befunde widersprechen jedoch dem jetzigen Wissensstand; so wurde die Aussage von RASMUSSEN & KOLLMANN (2004) widerlegt, dass die Elsbeere sich nicht apomiktisch fortpflanzen kann.

Erstmalig wurde in dieser Studie die Reproduktions- und Blütenbiologie der Elsbeere detaillierter untersucht. Dabei zeigte sich, dass die Elsbeere zur Pollenpräsentation den meisten Nektar produziert und tendenziell proterogyn ist. Die Stigmarezepitivität liegt demnach zeitlich vor der Pollenpräsentation, wodurch Selbstbestäubung weitgehend ausgeschlossen wird. Zudem wurde eine offensichtlich stark ausgeprägte Alternanz festgestellt, wie sie bekanntlich auch bei vielen anderen Rosaceae auftritt (MONSELISE & GOLDSCHMIDT, 1982).

Völlig neue Erkenntnisse wurden über viele Tierarten und -taxa gewonnen, die die jährlich wiederkehrenden Ressourcen der Elsbeere nutzen. So wurden insgesamt 88 Arten sowie 23 Morphospezies als Blütenbesucher nachgewiesen. Zudem wurden 16 Arten von Schmetterlingsraupen detektiert, die bei ausschließlicher Fütterung von Elsbeerlaub schlüpften. Zudem wurde der Apfelwickler *Cydia pomonella* als frugivore Raupe an der Elsbeere nachgewiesen.

In den Klopfschirmproben wurden – neben einer Vielzahl weiterer Taxa – die Heteroptera bis auf Artniveau bestimmt. An beiden Standorten konnten 32 Arten als Teil der Kronengemeinschaft in der Elsbeere nachgewiesen werden, von denen jedoch viele als sogenannte „Touristen“ eingestuft werden, da sie an Eichen gebunden sind, die an beiden Standorten in direkter Nachbarschaft zu den Elsbeeren stocken.

Unter den frugivoren Tieren waren 9 Vogelarten, von denen 7 Arten als *echte Ausbreiter* fungieren. Zudem wurden 4 Arten von Säugetieren festgestellt, von denen wahrscheinlich Steinmarder, Reh und Wildschwein als echte Samenausbreiter gelten können.

Ebenfalls erstmalig wurde in dieser Studie festgestellt, dass nur zwei Arten relativ eng an die Elsbeere gebunden sind, und zwar die Gallmilbe *Eriophyes sorbi* und die Elsbeerlaus *Dysaphis aucupariae*, die beide auf Sorbus-Arten spezialisiert sind. Die Elsbeerlaus ist neben ihrer Spezialisierung auf den Sommerwirt *Plantago lanceolata* offenbar ausschließlich an die Elsbeere als Winterwirt gebunden, zumindest in Deutschland (DRANSFIELD, 2017). *Dysaphis aucupariae* ist eine succivore Art, die einzelne Elsbeeren teils kalamitätenartig befällt, so dass es zu einem Totalverlust der Blätter, Blüten und somit auch der Früchte kommen kann (vgl. Kap. 4.4.4). Insofern kann die Elsbeerlaus durchaus zu einer Schwächung eines

Baumindividuum beitragen. Allerdings wurde im Rahmen dieser Arbeit auch festgestellt, dass eine Reduktion von *D. aucupariae* durch Parasiten und Prädatoren stattfindet.

Ferner wird durch die Elsbeerlaus eine sekundäre Nahrungsressource an der Elsbeere bereitgestellt, da sie für diverse Tiergruppen Nahrung liefert und zudem durch die Formung der Blätter zu Pseudogallen physikalische Schutzräume schafft, die oft von Prädatoren wie z. B. Araneae genutzt werden. Mithin erhöht *D. aucupariae* die Alpha-Diversität innerhalb des komplexen Beziehungsgeflechts der Elsbeere und stellt eine bedeutende sekundäre Nahrungsressource der Elsbeere bereit (Abb. 49).

An beiden hier untersuchten Standorten wurden folgende als gefährdet eingestufte Arten dokumentiert: Als Schmetterlingsraupen, die mit ausschließlicher Elsbeerlaubfütterung schlüpfen, wurde am HIRSCHBERG *Antitype chi* nachgewiesen, die auf der Roten Liste NRW (SCHUMACHER, 2011) im Naturraum Eifel/Siebengebirge als gefährdet gilt sowie *Ennomos quercinaria*, die dort auf der Vorwarnliste steht.

Aus der Überfamilie der Apoidea wurde *Lasioglossum lativentre* nachgewiesen, die in Deutschland auf der Vorwarnliste (WESTRICH et al., 2011) steht und in NRW als stark gefährdet ausgewiesen ist (ESSER et al., 2009). Zudem wurden am HIRSCHBERG drei Coleoptera-Arten bestimmt, die lt. Anhang 1 BartSchV als besonders geschützt gelten: *Grammoptera ruficornis*, *G. ustulata* und *Cetonia aurata*; letztgenannte Art wurde auch an der PLANTAGE nachgewiesen.

Anaglyptus mysticus und *Anoplodera rufipes* sind zwei weitere Käferarten aus Anhang 1 der BartSchV, die an der PLANTAGE nachgewiesen wurden. Bienenarten der Roten Liste NRW (Niederrheinische Bucht) sind *Andrena gravida* (gefährdet) und *Andrena helvola* (Vorwarnliste).

Bei den Syrphiden wurden *Malotta fuciformis* und *Myolepta vara* nachgewiesen, die auf der Roten Liste Deutschland (SSYMANK, 2011) als gefährdet aufgeführt sind.

Eine Reihe weiterer Annahmen wurden in dieser Studie wissenschaftlich belegt; dazu zählt u. a. eine höhere Zoodiversität am natürlichen Standort im Siebengebirge. Allerdings konnte anhand der erhobenen Daten nicht nachgewiesen werden, dass der Umstand der *Naturnähe* ausschlaggebend für dieses Phänomen ist.

6.2 Zusammenfassende Beantwortung der zentralen Forschungsfragen

In Kapitel 1.3.1 wurden die zentralen Forschungsfragen dieser Studie formuliert, die in den vorangegangenen Kapiteln ausführlich beantwortet wurden. Es folgt nun eine zusammenfassende Beantwortung und inhaltliche Verknüpfung der folgend erneut aufgeführten Fragen:

„Von welchen Faktoren wird die Qualität und Quantität der jährlich wiederkehrenden Ressourcen (Blätter, Blüten und Früchte der Elsbeere) beeinflusst?“

Als Begriff zur Beschreibung der Qualität und Quantität dieser annualen Ressourcen wurde „Vitalität“ verwendet. In Kapitel 3.4 wird deutlich, dass andere Primärproduzenten wie z. B. Eichen die Vitalität von Elsbeeren negativ beeinflussen können. Zudem können sich herbivore

Insekten, die Blätter, Blüten und Früchte schädigen sowie Umweltbedingungen wie z. B. Wetter und Bodenqualität einschränkend auf den Fortpflanzungserfolg der Elsbeere auswirken, also mithin alle Bedingungen, die das Source-Sink-Verhältnis negativ beeinflussen.

„Welche Tiere (Arten, Taxa) nutzen welche Ressourcen der Elsbeere?“

Diese Frage konnte bereits größtenteils auf Basis der durchgeführten Aufnahmen beantwortet werden. Als nächste, auf dieser Arbeit aufbauende Untersuchung könnte die taxonomische Bestimmung der Lebensgemeinschaften in der Baumkrone und der Laubstreu bis auf Artniveau erfolgen, um eine detaillierte Aufnahme möglichst vieler Nutzer zu erstellen.

„Wie funktioniert die Fortpflanzungs- und Ausbreitungsstrategie der Elsbeere und welche Rollen übernehmen Tiere dabei?“

„Welche Nutzungen durch Tiere beeinträchtigen die Vitalität des Baumes und welche dienen seinem Fortbestand?“

Diese beiden Fragen sind von zentraler Bedeutung für die vorliegende Arbeit; sie sollen im Folgenden gemeinsam und aus übergeordneten ökologischen Perspektiven heraus beantwortet werden. Dazu ist ein kurzer Exkurs in den Themenkomplex *Seltenheit*, *Gefährdung* und *Generalismus* erforderlich.

Als Primärproduzent stellt die Elsbeere u. a. die Ressourcen Pollen, Nektar und Früchte bereit und erhält dafür auch Gegenleistungen wie Bestäubung und Samenverbreitung. Aufgrund der Vielfalt seiner Nutzer muss der Baum jedoch auch teils massive Schädigungen und Einschränkungen hinnehmen. So wird auch das Pollen- und Nektar-Angebot der Elsbeere nicht nur von bestäubungseffektiven Insekten genutzt, sondern auch von solchen, die nicht zur Pollenverbreitung beitragen. Aufgrund des einfachen Aufbaus ihrer Blüten und des leichten Zugangs zu ihrem Nahrungsangebot müssen die Generalisten unter den Blütenpflanzen große Mengen an Pollen bzw. Nektar produzieren (VOGEL & WESTERKAMP, 1991; HESS, 1983). Im Vergleich zu spezialisierten Pflanzenarten sind die Investitionen für die Produktion dieser Ressourcen mithin höher.

Die Elsbeere gilt als konkurrenzschwach und selten (vgl. Kap. 1.1 - 1.3). Seltenheit und Gefährdung von Blütenpflanzen gehen meist mit einem Generalismus ihrer Bestäuber einher (FUTUYMA, 1990) – ein Phänomen, dass durch die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit auch bei der Elsbeere nachgewiesen wurde.

Auch nach KUNIN (1997) ist die Strategie generalistische Bestäuber anzulocken eines der Merkmale von Seltenheit. Damit können sich fragmentierte Blütenpflanzen eine größere Chance für ihre Pollenausbreitung und damit einen erfolgreichen Genfluss verschaffen. So sind auch viele der an der Elsbeere aufgenommenen Tierarten Generalisten, sowohl bei den Bestäubern als auch den Frugivoren sowie vielen Herbivoren. Lediglich die Elsbeerlaus wurde als dezidierter Spezialist festgestellt. Selbst bei den am stärksten spezialisierten Blütenbesuchern, den Apiformes, wurden als häufigste Taxa vorwiegend oligo- und polylektische Sandbienen sowie Hummeln bestimmt. Auch die Auswertung der Wanzen ergab, dass viele poly- oder mesophag und somit kaum spezialisiert sind (vgl. Kap. 4.3.2); die

wenigen Spezialisten unter ihnen waren Touristen, die hauptsächlich an Eichen gebunden sind.

Der Verlust von genetischer Vielfalt, vereinzelte Vorkommen und geringe Populationsdichten (vgl. u. a. Kap. 3.4) führen bei Lebewesen zu verringerter Fitness (JUMP et al., 2009), so auch bei der Elsbeere. Diese Faktoren können in letzter Konsequenz zu einem Aussterben der betroffenen Spezies führen.

KUNIN (1997) hat eine Reihe von Merkmalen aufgestellt, mit denen Seltenheit und Gefährdung einer Art identifiziert werden können. So tendieren seltene Pflanzenarten zu einem verringerten Grad der Selbst-Inkompatibilität, zu asexueller Reproduktion und zu verminderter Ausbreitungsfähigkeit; auch wirken sie restriktiv auf die Blütenstetigkeit von Insekten.

Bei den hier getätigten Untersuchungen und Bestäubungsversuchen wurden die obigen Seltenheits- bzw. Gefährdungs-Merkmale bei der Elsbeere eindeutig festgestellt – gemeinsam mit dem Generalismus ihrer Bestäuber. Zu diesen Merkmalen zählt auch, dass das GSI der Elsbeere bei ausbleibender Fremdbestäubung häufig aussetzt (vgl. Kap. 3.4.3), dass eine Reproduktion durch Wurzelbrut erfolgen kann (3.4.1) und zudem apomiktische Samenbildung möglich ist (3.3.4). Zudem zeugen Fragmentation und geringe Populationsdichte von der verminderten Ausbreitungsfähigkeit der Elsbeere.

Die Fortpflanzungsstrategie der Elsbeere fällt also durch mehrere biologische Sicherheitsmechanismen auf. So ist die höchste Vitalität ihrer Früchte (= höchste Anzahl an Samen) bei der Bestäubungsvariante *Fremdbestäubung* zu beobachten. Findet Fremdbestäubung nicht statt, erhöht sich die Wahrscheinlichkeit für Selbstbestäubung. Dieser Sicherheitsmechanismus kann einsetzen, wenn wie z. B. an der PLANTAGE eine Pollenlimitierung eintritt, die durch mangelnde Bestäubungsleistungen der Blütenbesucher verursacht wurde (vgl. Kap. 3.1.1., 3.4.2). Kommt es zu keiner Blütenbildung (z. B. aufgrund von Alternanz, Beschattung, etc.), kann sich die Elsbeere immer noch über *Wurzelbrut* vermehren und damit genetische Klone des Mutterbaums produzieren. Eine weitere Sicherheit bei der Fortpflanzung ist die *apomiktische Samenbildung*, bei der genetisch identische Klone als Samen gebildet werden.

Den höchsten Fortpflanzungserfolg kann die Elsbeere jedoch nur erlangen, indem sie von Insekten effektiv fremdbestäubt wird und frugivore Säugetiere und Vögel ihre Samen verbreiten. Durch das generalisierte Blütensyndrom sichert sich die konkurrenzschwache Elsbeere in allen für sie besiedelbaren Habitaten den größtmöglichen und von Umwelteinflüssen weitgehend unabhängigen Bestäubungserfolg (vgl. WASER et al., 1996). Zudem sind Generalisten weniger anfällig für Störungen oder Änderungen in ihrem Habitat. So stellt GHAZOUL (2005) fest, dass unspezialisierte Bestäuber wie z. B. viele Hummeln nicht oder kaum vom europäischen Artenrückgang betroffen sind, viele der spezialisierten hingegen sehr deutlich (vgl. Kap. 5.4.1).

In einer Untersuchung zur Winterlinde (*Tilia cordata*) stellte FROMM (2001) analog zur vorliegenden Studie fest, dass diese als typischer Generalist auf keine Insektengruppe spezialisiert ist und über ein breites Spektrum an effektiven Attraktionen verfügt.

Zusammenfassend lässt sich also feststellen, dass die Blütenbesucher und Frugivoren eine mutualistisch geprägte Beziehung mit der Elsbeere führen, die jedoch viele Abstufungen beinhalten kann (HOWE, 1984). Bedingt durch den Grad der Koevolution der beteiligten Tiere können diese Beziehungen unterschiedlich stark sein. In einem Reviewartikel von BASCOMPTE & JORDANO (2007) wird dargestellt, dass mutualistische Netzwerke sehr heterogen und verschachtelt sind. So interagieren Spezialisten auch mit Teilmengen der Arten, mit denen Generalisten interagieren; zudem sind sie durch schwache und asymmetrische Verbindungen zwischen Arten gekennzeichnet. Je mehr paarweise Beziehungen zwischen Pflanze und Tieren entstehen, desto größer wird zwar die Zahl der Interaktionen, jedoch sinkt damit auch der Verlinkungsgrad („connectance“), also das Verhältnis zwischen real existierenden Verknüpfungen und theoretisch maximal möglichen Verknüpfungen (Spezifität) zwischen Tieren und Pflanze (JORDANO, 1987).

Diese Erkenntnisse werfen die Frage nach dem Verhalten von herbivoren Spezialisten auf, wenn sie auf seltenen Arten geringer Dichte angewiesen sind. Dieser Spezialist ist bei der Elsbeere die Elsbeerlaus (*Dysaphis aucupariae*). Zu diesem Themengebiet liegen nur wenige hier verwendbare Studien vor, darunter die von KÉRY et al. (2001). Bei Untersuchungen an dem seltenen Kreuz-Enzian (*Gentiana cruciana*) und seinem ebenfalls seltenen Spezialisten, dem Kreuzenzian-Ameisenbläuling (*Maculinea rebeli*), kamen sie zu dem Schluss, dass sich mit der Populationsgröße des Enzians auch der Fortpflanzungserfolg des Bläulings erhöht.

Da jedoch die Elsbeerlaus in weitaus größeren Populationsdichten auftritt als der Ameisenbläuling, ist eine Übertragbarkeit der Schlussfolgerungen von KÉRY et al. nur bedingt möglich. Steigende Populationsgrößen der Wirtspflanze erhöhen ihre Anziehungskraft auf Herbivore (BERNAYS & CHAPMAN, 2007). Die hier durchgeführten Untersuchungen ergaben zudem, dass jegliche Herbivore die Elsbeere schwächt, indem sie photosynthetisch aktive Blattmasse konsumieren und/oder den Pflanzensaft saugen und damit das Source-Sink-Verhältnis negativ beeinflussen.

Durch ihre vielfältigen Reproduktionsstrategien gelingt es dieser Baumart, selbst unter schwierigen Umständen seine Fortpflanzung zu sichern. Dazu trägt auch sein Vermögen bei, Einschränkungen seiner Ressourcen selbst auf längeren Zeitskalen erfolgreich zu überstehen.

„Welche trophischen Interaktionen ergeben sich aus dem Zusammenspiel von jahreszeitlich dargebotenen Ressourcen und ihren Nutzern, und wie interagieren die Nutzer untereinander?“

Die Abb. 49 gibt einen Überblick über wichtige trophische Interaktionen verschiedener Tiergruppen mit der Elsbeere als Primärproduzent sowie untereinander. Bereits dieser vereinfachten Darstellung des so entstehenden Netzwerks ist zu entnehmen, dass eine Vielzahl an mutualistischen – aber auch einseitig positiven bzw. negativen Beziehungen verschiedener Stärke (und auch neutralen Beziehungen, in Abb. 49 nicht dargestellt) – das ökologische Beziehungsgeflecht rund um die Elsbeere charakterisiert. Bei dieser Form der grafischen Darstellung ist jedoch zu beachten, dass die Dynamiken von Nahrungsnetzen oder

Gemeinschaften zu komplex sind, als dass sie adäquat erfasst werden können (POLIS & STRONG, 1996).

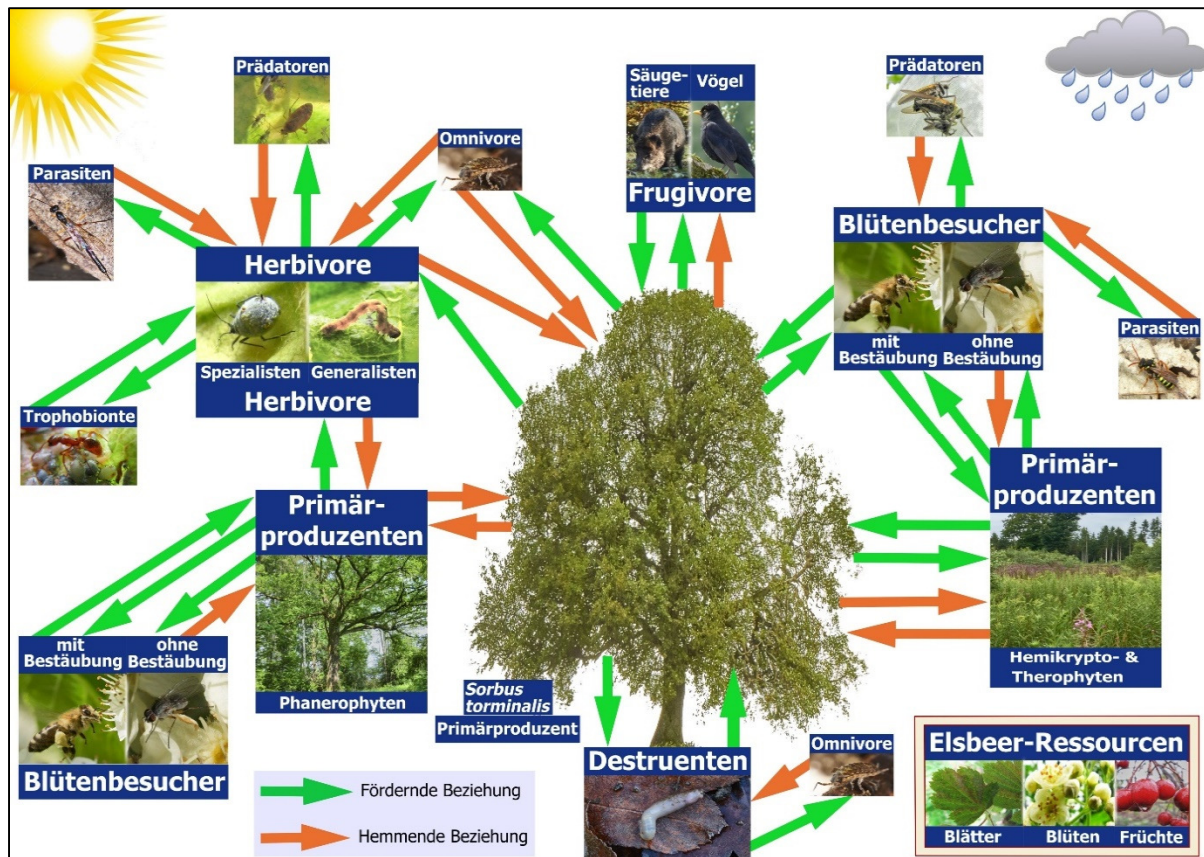


Abb. 49 Ausgewählte trophische Beziehungen der wichtigsten Nahrungsgilden und Taxa zu *S. torminalis* und der umgebenden Vegetation (Nahrungsnetz). Die abgebildeten Organismen stehen stellvertretend für diese Gruppen. Die Farbe der Pfeile kennzeichnet die Art der Beziehung: Fördernd oder hemmend für die Biota in Pfeilrichtung. Die dargestellten Beziehungen sind eine Auswahl aus den in der Natur erheblich komplexeren Nahrungs- und Beziehungsnetzen; nur ansatzweise dargestellt ist die intra- und interspezifische Konkurrenz.

Viele der tatsächlichen Beziehungen können aufgrund der Komplexität gar nicht dargestellt werden oder sind nicht bekannt. So ist der Einfluss der Blütenbesucher vermutlich größtenteils positiv für die Elsbeere (vgl. Kap. 6.2.3), da die meisten zur Bestäubung und damit zur Fortpflanzung des Baums beitragen. Vergleichbares gilt für die meisten frugivoren Tiere, die als Samenverbreiter fungieren. Somit sind die Beziehungen zwischen diesen beiden Gruppen einerseits und der Elsbeere andererseits durchaus mutualistisch geprägt.

Das Verhalten einiger Blütenbesucher und Frugivoren ist jedoch auch nachteilig für die Elsbeere, da es z. B. Fruchtfleischräuber und Blütenbesucher gibt, die weder mit Samenverbreitung noch mit Bestäubung einen Gegendienst erweisen.

Die aufgenommenen Herbivoren hingegen wirken einschränkend auf die Vitalität der Elsbeere. Dies gilt ebenso für andere, konkurrierende Primärproduzenten wie z.B. die Eiche, was sich eindrucksvoll in der geminderten Ressourcenbereitstellung der Elsbeeren am HIRSCHBERG zeigte; Prädatoren und Parasiten der Herbivoren wirken sich hingegen indirekt positiv auf die Vitalität der Elsbeere aus.

6.3 Schlussfolgerungen: Konsequenzen für Forstwissenschaft und Naturschutz

Klimawandel und Biodiversitätsverlust zählen zu den wichtigsten Herausforderungen der Zukunft, die auch auf Land- und Forstwirtschaft in wachsendem Ausmaß zukommen und auch teilweise von beiden mit verursacht werden. So sind intensiv genutzte Wälder und landwirtschaftliche Flächen langfristig verstärkt der Gefahr des Biodiversitätsverlusts ausgesetzt (FOLEY et al., 2005).

Wie in der Diskussion in Kapitel 5 belegt, wird die Zahl und Artendiversität unspezialisierter Hummeln und Honigbienen durch den Verlust natürlicher Habitate nicht oder kaum reduziert. Dies könnte sich auch für den Fortpflanzungs- und Ausbreitungserfolg der konkurrenzschwachen Elsbeere zu einem positiven Faktor entwickeln, da ihr unspezialisiertes Blütensyndrom insbesondere für diese Bestäubergilden attraktiv ist. Dabei sollte jedoch nicht außer Acht gelassen werden, dass die Elsbeere erst in Regionen wie dem Wiesenwienerwald mit seinem hohen Hemerobiegrad zu ihrer besten Ausprägung kommt.

Die Auswertung der gewonnenen Tierdaten führt zu einer für den Naturschutz positiv zu bewertenden Erkenntnis: Die auf der Elsbeere gefundene Biodiversität an Tieren lässt den Schluss zu, dass diese blühende und fruktifizierende Baumart einen wichtigen Beitrag sowohl zum Artenhalt als auch zur Diversität vieler Insekten und frugivoren Vertebraten in Wäldern leisten kann.

Doch nicht nur unter ökologisch-wissenschaftlichen Aspekten ist die Elsbeere als „Zukunftsbäum“ einzustufen – auch die Forstwirtschaft interessiert sich zunehmend für sie. Welche Wuchskraft der eigentlich als konkurrenzschwach eingestufte Baum entwickeln kann, beweisen die vielen mächtigen und bis zu 30 m hohen Elsbeeren, die dort vorkommen, wo sie günstige klimatische Bedingungen, ausreichende Wasser- und optimale Nährstoffversorgung antreffen. Aber auch an diesen Standorten benötigt die Elsbeere nach KÖLLING & MÜLLER-KROEHLING (2011) nachhaltige Förderstrategien gegen die Konkurrenz durch Baumarten mit höherer Wuchsleistung, um in die Liga der Bäume erster Ordnung oder zumindest mitherrschender Bäume aufzusteigen.

So plädieren immer mehr Forscher und Forstwirte für eine deutliche Ausweitung der Elsbeer-Bestockungsflächen, und zwar insbesondere dort, wo die Klimahüllen-Prognose einen Jahresdurchschnitt von 11° C und mehr ausweist. In ihrem Reviewartikel für den Anbau der Elsbeere in Rheinland-Pfalz zeigen BEDBUR et al. (2010), dass die untersuchten Pionierbaumarten – inkl. der Elsbeere – überwiegend gut in der Lage sind, sich an mögliche Standortveränderungen anzupassen und mit klimatisch extremen Situationen zurecht zu kommen. Geeignete Pionierbaumarten wie die Elsbeere können die Risiken der forstlichen Planung vermindern. Die Entscheidung über die forstwirtschaftliche Standortwahl bestimmt wiederum auch die Zusammensetzung der Tiergemeinschaften und auch den Fortpflanzungserfolg der Elsbeere.

Zudem fördert die Freistellung von Elsbeerpopulationen oder die Schaffung lichterere Wälder sowohl die generative Fitness der Elsbeere als auch die Holzproduktion dieses Baums. Damit

würde sich ebenfalls das Angebot von Pollen und Nektar für Blütenbesucher vergrößern sowie im Herbst die Menge an Früchten. Diese vielfältigen Wirkungen erhöhen die Ökosystemdienstleistungen von Bestäubern und Samenverbreitern sowie allgemein die Biodiversität in Wäldern.

Ob Naturschutz oder Forstwirtschaft, beide sollten mithin die Elsbeere als durchaus ernstzunehmende Kandidatin für den Mix eines zukünftigen Nutzwaldes in ihre Planungen einbeziehen.

7 Zusammenfassung – Abstract

Mit der vorliegenden Dissertation soll das ökologische Beziehungsgeflecht der Elsbeere (*Sorbus torminalis*) erfasst werden, einer in Deutschland seltenen, in zerstreuten, kleinen Populationen vorkommenden Baumart (Fam. Rosaceae). In den Jahren 2011 bis 2013 wurden Versuche zur Blüten- und Fortpflanzungsbiologie durchgeführt; auch wurden erstmalig die Tiere erfasst, welche die Ressourcen *Blüten*, *Blätter* und *Früchte* nutzen. Hauptziel dieser Arbeit ist es, die wechselseitigen Beziehungen zwischen Fortpflanzungssystem und Morphologie der Elsbeere einerseits und den Blütenbesuchern, Frugivoren und Herbivoren andererseits zu erfassen. Die Tiere wurden taxonomisch und autökologisch kategorisiert. Bei den Untersuchungsstandorten bei Bonn handelt es sich um eine Baumsamen-Plantage mit unbedrängten, gepropften Elsbeeren und um einen seit Jahrzehnten forstlich nicht mehr genutzten Berghang des FFH-Gebiets Siebengebirge.

Durch ihr generalisiertes Blütensyndrom sichert sich die konkurrenzschwache Elsbeere in allen für sie besiedelbaren Habitaten den größtmöglichen und von Umwelteinflüssen weitgehend unabhängigen Bestäubungserfolg. Die morphologischen und quantitativen Ausprägungen ihrer generativen Organe unterschieden sich signifikant je nach Standort.

Die Bestäubungsversuche ergaben, dass durch Fremdbestäubung die höchste Anzahl an Samen je Frucht produziert wurde und somit die erfolgreichste von allen Bestäubungsvarianten war. Es gab Hinweise auf ein nicht vollständig funktionierendes gametophytisches Selbstinkompatibilitäts-System (GSI), welches zu einer Erhöhung des Homozygotiegrades führen kann, und entgegen früherer Erkenntnisse scheinen Apomixis und Autogamie bei der Elsbeere möglich zu sein.

An der Plantage mit einer weitaus höheren Blütendichte wurden 78 Arten als Blütenbesucher dokumentiert, im Siebengebirge 37 Arten.

Die Klopfschirmproben ergaben eine Phytophagen-Dominanz an beiden Standorten. Im Siebengebirge deutete der hohe Anteil parasitischer Hymenopteren auf eine höhere Spezialisierung dieser Gruppe hin sowie auf stabilere ökologische Verhältnisse und eine höhere strukturelle und floristische Biodiversität. In Folge des starken Befalls wurde die Elsbeerlaus (*Dysaphis aucupariae*) als sekundäre Nutzungsressource identifiziert, mit deren Auftreten die Zoodiversität in der Baumkrone erhöht wird. Durch die Züchtung von Schmetterlingsraupen mit Elsbeerlaub wurde ermittelt, dass 17 Lepidoptera-Arten die Elsbeere als Raupenfutterpflanze nutzen.

Bei den frugivoren Vögeln konnten Stare und Drosseln als Haupt-Samenausbreiter bestätigt werden. Bei den Säugetieren wurden als potenzielle Samenverbreiter Rehe, Wildschweine und der Steinmarder mit einer Wildkamera eindeutig identifiziert.

Die vorliegenden Untersuchungen führen zu einer für den Naturschutz positiven Erkenntnis: Die Elsbeere kann einen wertvollen Beitrag zu Arterhalt und Diversität einer Vielzahl von Insekten und frugivoren Vertebraten leisten und beim prognostizierten Klimawandel zur ökologischen Stabilisierung und Diversifizierung künftiger Forste beitragen.

This thesis aims to document the ecological web of the wild service tree (Sorbus torminalis) – a rare species of the Rosaceae family which in Germany occurs in scattered and small populations. During the years 2011 to 2013 research on flower visitors and reproduction biology were conducted and, for the first time, those animals were documented which use the tree's annual resources flowers, leaves, and fruits. The main objective of this thesis is to record the mutual relationships between the reproductive system and the morphology of S. torminalis on the one hand and the flower visiting, frugivorous, and herbivorous animals on the other. These animals were classified taxonomically and autecologically. Both research sites are located near Bonn; one is a tree seedling plantation with grafted and generously spaced trees; the other is a slope on a hill in the nature reserve Siebengebirge (FFH, Flora-Fauna-Habitat-Directive) which has been taken out of forestry management for several decades.

With its generalistic flower syndrome, the competitively weak service tree manages to ensure the greatest possible pollination success in all its suitable habitats. Due to the strong tree competition in the Siebengebirge, the two locations showed significant differences in the morphologies and quantities of the tree's reproductive organs.

Experiments proved that cross-pollination yielded the highest numbers of seeds per fruit which translated into the greatest reproduction success. There were signs pointing to a sometimes failing gametophytic self-incompatibility system (GSI) which can increase the degree of homozygosity. Contrary to literature, S. torminalis seems capable of apomixis and autogamy.

On the plantation with its far greater flower density, 78 flower visiting species were recorded whereas the Siebengebirge location yielded 37 species.

*The beating tray results showed that the feeding guilds in both locations were dominated by phytophagous invertebrates. The high percentage of parasitic hymenoptera species in the Siebengebirge pointed to a higher specialization of this group and a more stable ecological situation as well as a higher structural and floral biodiversity there. As a consequence of a massive infestation with *Dysaphis aucupariae*, this aphid proved to be an abundant secondary food resource for many animals. The aphids increased canopy zooidiversity considerably. Rearing caterpillars exclusively with service tree leaves showed that also 17 butterfly species used the tree as a food resource.*

Starlings and thrushes were identified as main seed dispersers; a scouting camera captured roe deer, wild boars, and stone marten as potential seed dispersing mammals.

The evaluation of the collected animal data leads to a positive insight for nature conservation: Wild service trees can considerably improve species conservation success and enrich the numbers and diversity of many invertebrate species as well as frugivorous vertebrates. And, last but not least, during a climate change, S. torminalis could help to ecologically stabilize and diversify future managed forests.

8 Literaturverzeichnis

- AAS, G. (2011): Die Elsbeere (*Sorbus torminalis*): Biologie, Ökologie und Diversität. *LWF Wissen* (67), 7–12.
- ABDALA-ROBERTS, L., MOONEY, K.A. , QUIJANO-MEDINA, T., CAMPOS-NAVARRETE, M.J., GONZÁLEZ-MORENO A. & PARRA-TABLA, V. (2015): Comparison of tree genotypic diversity and species diversity effects on different guilds of insect herbivores. *Oikos* **124** (11), 1527–1535.
- ABT, A. & HOCHBICHLER, E. (2013): Wildobst als Wertholz-Waldbauliches zur Elsbeere, Birn- und Apfelbaum. *AFZ-Der Wald* (3), 33–35.
- ACHTZIGER, R., FRIEB, T. & RABITSCH, W. (2007): Die Eignung von Wanzen (Insecta, Heteroptera) als Indikatoren im Naturschutz. *Insecta, Zeitschrift für Entomologie und Naturschutz* **10**, 5–39.
- AIZEN, M.A., SABATINO, M. & TYLIANAKIS, J.M. (2012): Specialization and Rarity Predict Nonrandom Loss of Interactions from Mutualist Networks. *Science* **335** (6075), 1486–1489
- ALALOUNI, U., BRANDL, R. AUJE, H. & SCHÄDLER, M. (2014): Does insect herbivory on oak depend on the diversity of tree stands? *Basic and Applied Ecology* **15** (8), 685–692.
- ALBRECHT, C. (1997): Die Beurteilung von Lebensräumen anhand der Wanzenfauna (Insecta: Heteroptera) dargestellt am Beispiel rekultivierter und nicht rekultivierter Feldraine und Grünlandflächen in der Jülicher Börde (NRW). *Acta Biologica Benrodis, Suppl. 5*, 1-158.
- ALBRECHT, L. (1991): Die Bedeutung des toten Holzes im Wald. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, **110**(1), 106-113.
- ALCANTARA, J.M., REY, P.J., VALERA, F. & SANCHEZ-LAFUENTE, A.M. (2000): Factors Shaping the Seedfall Pattern of a Bird-Dispersed Plant. *Ecology* **81** (7), 1937–1950.
- ALFORD, D.V. (2007): Pests of Fruit Crops. London, Manson Publishing Ltd.
- AMMER, U. & SCHUBERT, H. (1999): Arten-, Prozeß- und Ressourcenschutz vor dem Hintergrund faunistischer Untersuchungen im Kronenraum des Waldes. *Forstwissenschaftliches Centralblatt vereinigt mit Tharandter forstliches Jahrbuch* **118** (1), 70–87.
- ANGELONE, S., HILFIKER, K., HOLDEREGGER, R., BERGAMINI, A. & HOEBEE, S.E. (2007): Regional population dynamics define the local genetic structure in *Sorbus torminalis*. *Molecular Ecology* **16**, 1291–1301.
- ARMBRUSTER, P. & REED, D. H. (2005): Inbreeding depression in benign and stressful environments. *Heredity* **95** (3), 235–242.
- ASHMAN, T.-L., KNIGHT, T. M., STEETS, J. A., AMARASEKARE, P., BURD, M., CAMPBELL et al. (2004): Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology* **85** (9), 2408–2421.
- ASHWORTH, L., AGUILAR, R., GALETTO, L. & AIZEN, M. A. (2004): Why do pollination generalist and specialist plant species show similar reproductive susceptibility to habitat fragmentation? *Journal of Ecology* **92** (4), 717–719.

- AUBERT, J. & GOELDIN DE TIEFENAU, P. (1981): Observations sur les migrations de Syrphides (Dipt.) dans les Alpes de Suisse occidentale. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* **54**, 377-388.
- AWMACK, C. S. & LEATHER, S. R. (2002): *Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. Annual Review of Entomology* **47** (1), 817–844.
- BARENGO, N., RUDOW, A., SCHWAB, P., SCHÜTZ, J.-P. & ROTACH, P. (2001): *Förderung seltener Baumarten auf der Schweizer Alpennordseite*. Bern: Bundesamt für Umwelt BAFU.
- BARIK, S.K., TRIPATHI, R.S., PANDEY, H.N. & RAO, P. (1996): Tree Regeneration in a Subtropical Humid Forest: Effect of Cultural Disturbance on Seed Production, Dispersal and Germination. *Journal of Applied Ecology* **33** (6), 1551–1560.
- BARTELS, H., (1993): *Gehölkunde: Einführung in die Dendrologie*. Stuttgart, Ulmer.
- BASCOMPTE, J. & JORDANO, P. (2007): Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **38**, 567–593.
- BATRA, S.W. (1995): Bees and pollination in our changing environment. *Apidologie* **26**, 361-370.
- BECERRA, J. X. (2015): On the factors that promote the diversity of herbivorous insects and plants in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **112** (19), 6098–6103.
- BEDBUR, I., MATTHES, U. & KONOLD, W. (2010): Pionierbaumarten – Chancen, Verbreitung und Potenziale im Klimawandel in Rheinland-Pfalz. *Forst und Holz* **65**, 20–27.
- BEDNORZ, L. (2004): Rozmieszczenie i zasoby *Sorbus torminalis* (Rosaceae: Maloideae) w Polsce. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* **11**, 105–111.
- BELLETTI, P., MONTELEONE, I. & FERRAZZINI, D. (2008): A population genetic study in a scattered forest species, wild service tree [*Sorbus torminalis* (L.) Crantz], using RAPD markers. *European Journal of Forest Research* **127** (2), 103–114.
- BELLMANN, H. (2009): *Der neue Kosmos-Insektenführer*. Stuttgart, Kosmos.
- BELLMANN, H. (2012): *Geheimnisvolle Pflanzengallen: Ein Bestimmungsbuch für Pflanzen- und Insektenfreunde*. Wiebelsheim, Quelle & Meyer.
- BIESMEIJER, J.C., ROBERTS, S.P., REEMER, M., OHLEMÜLLER, R., EDWARDS, M. et al. (2006): Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science* **313** (5785), 351–354.
- BITTNER, T. (2011): *Climate change impacts on habitats and biodiversity: From environmental envelope modelling to nature conservation strategies*. Dissertation, Universität Bayreuth.
- BLACKMAN, R.L. & EASTOP, V.F. (2011): Additions and amendments to “Aphids on the World’s Plants”. *Zootaxa* **2774**, 57–68.
- BLANKE, M. (2009): Regulatory Mechanisms in Source Sink Relationships in Plants: A Review. *Acta Horticulturae* (835), 13–20.

- BLANKE, M. & KUNZ, A. (2009): Effect of climate change on pome fruit phenology at Klein-Altendorf – based on 50 years of meteorological and phenological records. *Erwerbs-Obstbau* **51** (3), 101–114.
- BLASCHKE, M. & H. BUßLER (2011): Pilze und Insekten an der Elsbeere. *LWF Wissen* **67**, 22–23.
- BLEICH, O., GÜRLICH, S. & F. KÖHLER (2017): *Verzeichnis und Verbreitungsatlas der Käfer Deutschlands*. Zugriff: 20. September 2017, URL: www.coleokat.de.
- BLÜTHGEN, N. (2014): Auswirkung der Landnutzung auf Bestäubernetzwerke. Soziale Insekten in einer sich wandelnden Welt. *Rundgespräche der Kommission für Ökologie* **43**, 99–109.
- BORTZ, J. & DÖRING, N. (2007): *Forschungsmethoden und Evaluation für Human- und Sozialwissenschaftler: Limitierte Sonderausgabe*. Berlin u.a., Springer.
- BORTZ, J., & SCHUSTER, C. (2010): *Statistik für Human- und Sozialwissenschaftler*. Berlin u. a., Springer.
- BOTHE, G. (1996): *Schwebfliegen*. Hamburg, Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung.
- BOULANGER, V., BALTZINGER, C., SAÏD, S., BALLON, P., PICARD, J.-F. & DUPOUEY, J.-L. (2009): Ranking temperate woody species along a gradient of browsing by deer. *Forest Ecology and Management* **258** (7), 1397–1406.
- BRANDLE, M. & BRANDL, R. (2001): Species richness of insects and mites on trees: Expanding Southwood. *Journal of Animal Ecology* **70** (3), 491–504.
- BRISCOE, A. D. & CHITTKA, L. (2001): The evolution of color vision in insects. *Annual review of entomology* **46** (1), 471–510.
- BRUELHEIDE, H. & LIEBERUM, K. (2001): Experimental tests for determining the causes of the altitudinal distribution of *Meum athamanticum* Jacq. in the Harz Mountains. *Flora-Morphology-Geobotany-Ecophysiology* **196** (3), 227–241.
- BUCHANAN, A.L. & UNDERWOOD, N. (2013): Attracting pollinators and avoiding herbivores: insects influence plant traits within and across years. *Oecologia* **173** (2), 473–482.
- BUCHMANN, S.L. & NABHAN, G. P (1996): *The forgotten pollinators*. Washington: Island Press.
- BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ (2007a): *Landschaftssteckbrief: 29203 Pleiser Hügelland und Siebengebirge*. Zugriff: 29. September 2017, URL: www.bfn.de.
- BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ (2007b): *Landschaftssteckbrief: 55201 Ville*. Zugriff: 29. September 2017, URL: www.bfn.de.
- BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ (2017): *Floraweb: Sorbus torminalis*. Zugriff: 27. Februar 2017, URL: <http://www.floraweb.de>.
- BURD, M. (1994): Bateman's principle and plant reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set. *The Botanical Review* **60** (1), 83–139.
- BURGIO, G. & SOMMAGGIO, D. (2007): Syrphids as landscape bioindicators in Italian agroecosystems. *Agriculture, ecosystems & environment* **120** (2), 416–422.

- BURKLE, L.A., MARLIN, J.C. & KNIGHT, T.M. (2013): Plant-Pollinator Interactions over 120 Years: Loss of Species, Co-Occurrence, and Function. *Science* **339** (6127), 1611–1615.
- BUSE, J. (2008): *Einfluss von Baum- und Landschaftsstrukturen auf xylobionte Käfer an Eichen (Coleoptera): Habitataignung, Gemeinschaftsstruktur und Diversität*. Dissertation, Leuphana Universität Lüneburg.
- CAIN, M.L., MILLIGAN, B.G. & STRAND, A.E. (2000): Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany* **87** (9), 1217–1227.
- CAMPBELL, C.S., EVANS, R.C. MORGAN, D.R., DICKINSON, T.A. & ARSENAULT, M.P. (2007): Phylogeny of subtribe Pyrinae (formerly the Maloideae, Rosaceae): limited resolution of a complex evolutionary history. *Plant systematics and evolution* **266** (1-2), 119–145.
- CAMPBELL, C.S., GREENE, C.W. & DICKINSON, T.A. (1991): Reproductive biology in subfam. Maloideae (Rosaceae). *Systematic Botany* **16**, 333–349.
- CANE, J.H. (1991): Soils of Ground-Nesting Bees (Hymenoptera: Apoidea): Texture, Moisture, Cell Depth and Climate. *Journal of the Kansas Entomological Society* **64** (4), 406–413.
- CANE, J.H. & SNIPES, S. (2007): *Characterizing floral specialization by bees: Analytical methods and a revised lexicon for oligolecty*. In: WASER N. M. & OLLERTON, J. (Hrsg.). *Plant-Pollinator Interactions: From Specialization to Generalization*. Chicago: University of Chicago Press.
- CAPOVILLA, G., SCHMID, M. & POSÉ, D. (2014): Control of flowering by ambient temperature. *Journal of experimental botany* **66**, 59-69.
- 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** (1), 18–27.
- CHEN, M. (2008): Inducible direct plant defense against insect herbivores: a review. *Insect science* **15** (2), 101–114.
- COHEN, J. (1988): *Statistical Power Analysis for the Behavioral Sciences*. Hillsdale: Erlbaum.
- COLLET, C., PIBOULE, A. LEROY, O. & FROCHOT, H. (2008): Advance *Fagus sylvatica* and *Acer pseudoplatanus* seedlings dominate tree regeneration in a mixed broadleaved former coppice-with-standards forest. *Forestry* **81** (2), 135–150.
- 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** (2), 47–59.
- CRAWLEY, M.J. (1985): Reduction of oak fecundity by low-density herbivore populations. *Nature* **314** (6007), 163–164.
- CRAWLEY, M.J. (1989): Insect herbivores and plant population dynamics. *Annual Review of Entomology* **34** (1), 531–562.
- CRAWLEY, M.J. & AKHTERUZZAMAN, M. (1988): Individual variation in the phenology of oak trees and its consequences for herbivorous insects. *Functional Ecology*, 409–415.
- CYR, A. & OELKE, H. (1976): Vorschläge zur Standardisierung von Biotopbeschreibungen bei Vogelbestandsaufnahmen im Waldland. *Die Vogelwelt* (97), 161–175.

- DAFNI, A. (1992): *Pollination ecology: A practical approach*. Oxford, New York, IRL Press at Oxford University Press.
- DECAËNS, T., JIMÉNEZ, J.J., GIOIA, C., MEASEY, G.J. & LAVELLE, P. (2006): The values of soil animals for conservation biology. *European Journal of Soil Biology* **42**, S23-S38.
- DEFILA, C. (2005): Phänologische Trends bei den Waldbäumen in der Schweiz. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* **156** (6), 207–210, DOI:10.3188/szf.2005.0207.
- DEMASURE, B., LE GUERROUÉ, B., LUCCHI, G., PRAT, D. & PETIT, R.-J. (2000): Genetic variability of a scattered temperate forest tree: *Sorbus torminalis* L.(Crantz). *Annals of Forest science* **57** (1), 63–71.
- DE NETTANCOURT, D. (2001): Incompatibility and incongruity in wild and cultivated plants. Berlin, Springer.
- DIERSCHKE, H. (1994): *Pflanzensoziologie: Grundlagen und Methoden*, Ulmer, Stuttgart.
- DIERSCHKE, H. (1997): *Kulturgrasland und andere verwandte Vegetationstypen. Teil 1: Arrhenatheretalia - Wiesen und Weiden frischer Standorte*. - In: DIERSCHKE, H. (Hrsg.): *Synopsis der Pflanzengesellschaften Deutschlands - Heft 3, Molinio-Arrhenatheretea (E1)*. Göttingen: Schriftenreihe für die Floristisch - soziologische Arbeitsgemeinschaft und die Reinhold-Tüxen-Gesellschaft.
- DÖRKEN, V.M. (2012): *Sorbus torminalis*-Elsbeere (Rosaceae), Baum des Jahres 2011. *Jahrbuch des Bochumer Botanischen Vereins* **3**, 290–295.
- DOROW, W.H.O. (2002): Zoologische Untersuchungen auf der Sturmwurffläche–Tierordnungen, Heteroptera (Wanzen), Hymenoptera (Hautflügler). *Mitteilungen der Hessischen Landesforstverwaltung* **38**, 79–115.
- DRANSFIELD, B. (2017): *Dysaphis aucupariae* (Wild Service Aphid). Zugriff: 14. Februar 2017, URL: www.influentialpoints.com.
- DRAPIER, N. (1993): Ecologie de l'alisier torminal *Sorbus torminalis* (L.) Crantz. *Revue Forestière Française*, **3**, fascicule thématique "L'Alisier torminal et autres Sorbus".
- DUSTMANN, J.H. & GEFFCKEN, H. (2000): *Bienen können Farben unterscheiden*. Celle, Niedersächsisches Landesinstitut für Bienenkunde (Verleger).
- EATON, E.R. & KAUFMAN, K. (2007): *Field guide to insects of North America*. New York, Houghton Mifflin Co.
- ELLENBERG, H. (1992): *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. Göttingen, Goltze.
- ELSTNER, E.F. & ORWALD, W. (2008): Biotische und abiotische Einflüsse auf den Zustand unserer Wälder: Ein kurzer Rückblick mit dem Versuch einer Gegenwarts- und Zukunftsanalyse. In: METZE, N. (Hrsg.) (2008): *Im Spannungsfeld zwischen CO²-Einsparung und Abgasemissionsabsenkung: Lösungsansätze und Weiterentwicklungen*. Renningen, expert.
- ENGELMANN, H.D. (1978): *Zur Dominanzklassifizierung von Bodenarthropoden*. *Pedobiologia* **18**, 323–328.
- EUFORGEN (2009): Distribution map of Wild service tree (*Sorbus torminalis*). Zugriff: 23. Juli 2017, URL: www.euforgen.org.

- ESPAHBODI, K., HOSSEINI, S.M., MIRZAIE-NODOUSHAN, H., TABARI, M. AKBARINIA, M. & DEHGHAN-SHOORAKI, Y. (2007): Tree age effects on seed germination in *Sorbus torminalis*. *General and Applied Plant Physiology* **33** (1/2), 107–119.
- ESSER, J., FUHRMANN, M. & VENNE, C. (2009): *Rote Liste und Gesamtartenliste der Wildbienen und Wespen - Hymenoptera - Aculeata - in Nordrhein-Westfalen*: 1. Fassung. Zugriff: 10. Oktober 2017, URL: www.lanuv.nrw.de.
- FAVRE, P. & STÖCKLIN, J. (1991): *Regulation der Reproduktion bei Epilobium Dodonaei Vill.* In: In: SCHMID B. & STÖCKLIN J. (Hrsg.) *Populationsbiologie der Pflanzen*. Basel, Birkhäuser.
- FIEDLER, W. (2017): *Änderungen im Brut- und Zugverhalten bei Vögeln*. In: BAYERISCHE AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN (Hrsg.): *Tierwelt im Wandel – Wanderung, Zuwanderung, Rückgang* (43-56). Dr. Friedrich Pfeil, München.
- FLÜCKIGER, P.F. (1999): *Der Beitrag von Waldrandstrukturen zur regionalen Biodiversität*. Dissertation, Universität Basel.
- FOLEY, J.A., DEFRIES, R., ASNER, G.P., BARFORD, C. BONAN, G., CARPENTER et al. (2005): Global consequences of land use. *Science* **309** (5734), 570–574.
- FREUDE, H., HARDE, K. & LOHSE, G. A. (1964-1983): *Die Käfer Mitteleuropas*. Goecke & Evers, Krefeld.
- FRIEBOES, W. & KOBERT, R. U. (Hrsg.) (1967): *Über die Arzneiwissenschaft: Aulus Cornelius Celsus. Überetzt und erklärt von Eduard Scheller*, Hildesheim, G. Olms.
- FROMM, M. (2001): *Reproduktion einer entomophilen Baumart in geringer Populationsdichte – Das Beispiel der Winter Linde (T. cordata Mill.)*. Dissertation, Georg-August-Universität Göttingen.
- FUHRMANN, M. (2007): Mitteleuropäische Wälder als Primärlebensraum von Stechimmen (Hymenoptera, Aculeata). *Linzer biologische Beiträge* **39** (2), 901-917.
- FUTUYMA, D. J. (1990): *Die Evolution der Wechselwirkung zwischen Arten*. In *Evolutionsbiologie* (547-572). Birkhäuser, Basel.
- GARIBALDI, L.A., STEFFAN-DEWENTER, I., WINFREE, R., AIZEN, M.A., BOMMARCO, R., CUNNINGHAM, S.A. et al.: (2013): Wild Pollinators Enhance Fruit Set of Crops Regardless of Honey Bee Abundance. *Science* **339** (6127), 1608–1611.
- GATHMANN, A. & TSCHARNTKE, T. (2002): Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology* **71** (5), 757–764.
- GHAZOUL, J. (2005): Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis. *Trends in Ecology & Evolution* **20** (7), 367–373, DOI:10.1016/j.tree.2005.04.026.
- GILLASPY, G., BEN-DAVID, H. & GRUISSEM, W. (1993): Fruits: A Developmental Perspective. *The Plant Cell* **5** (10), 1439–1451.
- GLÄSSER, E. (1978): *Die naturräumlichen Einheiten auf Blatt 122-123, Köln-Aachen*. Bonn, Bundesforschungsanstalt für Landeskunde.
- GORDON, A.G. & ROWE, D. C. (1982): *Seed manual for ornamental trees and shrubs*. London, Her Majesty's Stationary Office.
- GOßNER, M. (2013): The Importance of Large-Scale Biodiversity Studies on Arthropods: the Example of the Biodiversity. *Entomologie heute* **25**, 31–46.

- GOßNER, M. (2008): *Heteroptera (Insecta: Hemiptera) communities in tree crowns of beech, oak and spruce in managed forests: diversity, seasonality, guild structure, and tree specificity*. In: FLOREN A. & SCHMIDL J. (Hrsg.): (2008): *Canopy Arthropod Research in Central Europe—basic and applied studies from the high frontier*. Nürnberg: bioform entomology, 119–143.
- GOßNER, M. (2004): *Untersuchung ausgewählter Arthropodengruppen für eine faunistisch-ökologische Bewertung des Anbaus von Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*) und Amerikanischer Roteiche (*Quercus rubra*): (Coleoptera, Heteroptera, Neuropterida, Araneae)*. Dissertation, Technische Universität München.
- GOßNER, M., GRUPPE, A. & SIMON, U. (2005): Aphidophagous insect communities in tree crowns of the neophyte Douglas-fir [*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco] and Norway spruce (*Picea abies* L.). *Journal of Applied Entomology* **129** (2), 81–88.
- 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** (3), 293–299.
- GRABERT, H. (1998): *Abriss der Geologie von Nordrhein-Westfalen*. Stuttgart, Schweizerbart.
- GRUNDMANN, B.M. & ROLOFF, A. (2009): *Use of Forest Tree Species Under Climate Change*. In: FELDMANN, D., AFORD, V. & FURK, C. (Hrsg.) *Crop Plant Resistance to Biotic and Abiotic Factors: Current Potential and Future Demands* Proceedings of the 3rd International Symposium on Plant Protection and Plant Health in Europe, Berlin.
- GRÜNEWALD, C., BREITBACH, N. & BÖHNING-GAESE, K. (2010): Tree visitation and seed dispersal of wild cherries by terrestrial mammals along a human land-use gradient. *Basic and Applied Ecology* **11** (6), 532–541.
- GUITIAN, J. (1994): Selective fruit abortion in *Prunus mahaleb* (Rosaceae). *American Journal of Botany* **81**, 1555–1558.
- GUYOT, V., CASTAGNEYROL, B., VIALATTE, A., DECONCHAT, M., SELVI, F., BUSSOTTI, F. & JACTEL, H. (2015): Tree diversity limits the impact of an invasive forest pest. *PLoS ONE* **10** (9), e0136469.
- HEAL, O.W., LATTER, P.M. & HOWSON, G. (1978): A study of the rates of decomposition of organic matter. In: HEAL O.W. & PERKINS D.F. (Hrsg.) *Production Ecology of British Moors and Montane Grasslands*. Ecological Studies (Analysis and Synthesis). Berlin, Springer.
- HEDHLY, A., HORMAZA, J.I. & HERRERO, M. (2005): The effect of temperature on pollen germination, pollen tube growth, and stigmatic receptivity in peach. *Plant Biology* **7** (05), 476–483.
- HEIMONEN, K., VALTONEN, A., KONTUNEN-SOPPELA, S., KESKI-SAARI, S. ROUSI, M., E. OKSANEN & ROININEN, H. (2015): Colonization of a host tree by herbivorous insects under a changing climate. *Oikos* **124** (8), 1013–1022.
- HEINKEN, T., HANSPACH, H. & SCHAUMANN, F. (2001): Welche Rolle spielt die endozoochore Ausbreitung von Pflanzen durch wildlebende Säugetiere. *Hercynia* **34**, 237–259.

- HEMERY, G.E., CLARK, J.R., ALDINGER, E., CLAESSENS, H., MALVOLI, E. O'CONNOR, Y. et al. (2010): Growing scattered broadleaved tree species in Europe in a changing climate: a review of risks and opportunities. *Forestry* **83** (1).
- HENDRICKX, F., MAELFAIT, J.-P., VAN WINGERDEN, W., SCHWEIGER, O., SPEELMANS, M., AVIRON, S. et al. (2007): How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* **44** (2), 340–351.
- HERRERA, C.M. (1989): Frugivory and seed dispersal by carnivorous mammals, and associated fruit characteristics, in undisturbed Mediterranean habitats. *Oikos* **55**, (2) 250–262.
- HERRERA, C.M. & PELLMYR, O. (Hrsg.) (2008): *Plant-animal interactions: An evolutionary approach*. Malden, Blackwell Science.
- HESS, D. (1990): *Die Blüte*. Stuttgart: Ulmer.
- HEYER, E., (1993): *Witterung und Klima*. Wiesbaden, Vieweg+Teubner.
- HOEBEE, S. E., ARNOLD, U., DÜGGELIN, C., GUGERLI, F., BRODBECK, S. ROTACH, P. et al. (2007): Mating patterns and contemporary gene flow by pollen in a large continuous and a small isolated population of the scattered forest tree *Sorbus torminalis*. *Heredity* **99**, 47–55.
- HOEBEE, S. E., MENN, C. ROTACH, P., FINKELDEY, R. & HOLDEREGGER, R. (2006): Spatial genetic structure of *Sorbus torminalis*: The extent of clonal reproduction in natural stands of a rare tree species with a scattered distribution. *Forest Ecology and Management* **226**, 1–8.
- HOWE, H. F. (1984): Constraints on the evolution of mutualisms. *The American Naturalist*, **123** (6), 764-777.
- HUMMER, K.E. & JANICK, J. (2009): *Rosaceae: taxonomy, economic importance, genomics*. In: FOLTA, K.M. & GARDINER, S.E (2009) *Genetics and genomics of Rosaceae*. New York, Springer.
- HÜPPOP, O. & HÜPPOP, K. (2011): Bird migration on Helgoland: The yield from 100 years of research. *Journal für Ornithologie* **152** (1), 25.
- ISHII, H.T., TANABE, S.-I. & HIURA, T. (2004): Exploring the relationships among canopy structure, stand productivity, and biodiversity of temperate forest ecosystems. *Forest Science* **50** (3), 342–355.
- JABIN, M., MOHR, D., KAPPES, H. & TOPP, W. (2004): Influence of deadwood on density of soil macro-arthropods in a managed oak–beech forest. *Forest Ecology and Management* **194** (1), 61–69.
- JACTEL, H. & BROCKERHOFF, E.G. (2007): Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology letters* **10** (9), 835–848.
- JANKOWSKA-WROBLEWSKA, S., MEYZA, K. SZTUPECKA, E., KUBERA, L. & BURCZYK, J. (2016a): Clonal structure and high genetic diversity at peripheral populations of *Sorbus torminalis* (L.) Crantz. *iForest-Biogeosciences and Forestry* **9**, 892-900.
- JANKOWSKA-WROBLEWSKA, S., WARMBIER, J. & BURCZYK, J. (2016b): Spatial Genetic Structure within Populations of *Sorbus torminalis* (L.) Crantz: Comparative Analysis of

- the Self-incompatibility Locus and Nuclear Microsatellites. *Acta Biologica Cracoviensia s. Botanica* **58** (1), 7–17.
- JARVIS, P.G., MASSHEDER, J.M., HALE, S.E., MONCRIEFF, J.B., RAYMENT, M. & SCOTT, S.L. (1997): Seasonal variation of carbon dioxide, water vapor, and energy exchanges of a boreal black spruce forest. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* **102**, 28953–28966.
- JAUKER, F. & WOLTERS, V. (2008): Hover flies are efficient pollinators of oilseed rape. *Oecologia* **156** (4), 819.
- JEFFRIES, J.M., MARQUIS, R.J. & FORKNER, R.E. (2006): Forest age influences oak insect herbivore community structure, richness, and density. *Ecological Applications* **16** (3), 901–912.
- JOHNSON, S.D. & STEINER, K.E. (2000): Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology & Evolution* **15** (4), 140–143.
- JUMP, A.S., MARCHANT, R. & PENUELAS, J. (2009): Environmental change and the option value of genetic diversity. *Trends in plant science* **14** (1), 51–58.
- JORDANO, P. (1987): Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist*, 129(5), 657-677.
- KAHLE, M., STRACKE, B. & LEDER, B. (2004): *Untersuchungen zum Wachstum der Elsbeere (Sorbus torminalis [L.] Crantz) am Beispiel einiger Mischbestände in Nordrhein-Westfalen*. Dissertation, Universität Göttingen. Recklinghausen, Schriftenreihe der Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten Nordrhein-Westfalen.
- KAMM, U., ROTACH, P., GUGERLI, F., SIROKY, M., EDWARDS, P.J. & HOLDEREGGER, R. (2009): Frequent long-distance gene flow in a rare temperate forest tree (*Sorbus domestica*) at the landscape scale. *Heredity* **103**, 476–482.
- KANG, M., YANG, L., ZHANG, B. & de REFFYE, P. (2010): Correlation between dynamic tomato fruit-set and source–sink ratio: a common relationship for different plant densities and seasons? *Annals of Botany* **107** (5), 805–815.
- KAPLAN, E. L. & MEIER, P.: Individual Nonparametric Estimation from Incomplete Observations. *Journal of the American Statistical Association*, **53** (282), 457–481.
- KÁRPÁTI, Z. (1960): Die *Sorbus*-Arten Ungarns und der angrenzenden Gebiete. *Feddes Report* **62** (2/3), 71–334.
- KEARNS, C.A. & INOUE, D.W. (1997): Pollinators, flowering plants, and conservation biology. *Bioscience* **47** (5), 297–307.
- KENNEDY, C.M., LONSDORF, E., NEEL, M.C., WILLIAMS, N.M., RICKETTS, T.H., WINFREE, R. et al. (2013): A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecology letters* **16** (5), 584–599.
- KENNEDY, T.A., NAEEM, S., HOWE, K.M., KNOPS, J.M.H., TILMAN, D. & REICH, P. (2002): Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* **417** (6889), 636–638.
- KÉRY, M., MATTHIES, D., & FISCHER, M. (2001): The effect of plant population size on the interactions between the rare plant *Gentiana cruciata* and its specialized herbivore *Maculinea rebeli*. *Journal of Ecology*, **89**(3), 418-427.

- KEVAN, P.G. & BAKER, H.G. (1983): Insects as flower visitors and pollinators. *Annual Review of Entomology* **28** (1), 407–453.
- KHAN, M.L., BHUYAN, P., SHANKAR, U. & TODARIA, N.P. (1999): Seed germination and seedling fitness in *Mesua ferrea* L. in relation to fruit size and seed number per fruit. *Acta Oecologica* **20** (6), 599–606.
- KLEIN, A.-M., VAISSIERE, B.E., CANE, J.H., STEFFAN-DEWENTER, I., CUNNINGHAM, S.A., KREMEN, C. & TSCHARNTKE, T. (2007): Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **274** (1608), 303–313.
- KLOTZ, S., KÜHN, I. & DURKA, W. (2002): BIOLFLOR: *Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland*, *Schriftenreihe für Vegetationskunde* **38**. Münster, Landwirtschaftsverlag.
- KLUG, P. (2005): Vitalität und Entwicklungsphasen bei Bäumen. *PRO BAUM*, **1**, 2-5.
- KLUSER, S., NEUMANN, P., CHAUZAT, M.-P., PETTIS, J.S., PEDUZZI, P., WITT, R., FERNANDEZ, N. & THEURI, M. (2010): UNEP emerging. Global honey bee colony disorders and other threats to insect pollinators. *issues*. Zugriff: 10. Oktober 2017, URL: <http://www.unep.org>.
- KOCH, M. (1984): *Wir bestimmen Schmetterlinge*. Bearbeitet von Wolfgang Heinicke. Leipzig, Neumann.
- KÖHLER, F. (1996): Käferfauna in Naturwaldzellen und Wirtschaftswald: Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten. Landesamt für Agrarordnung Nordrhein-Westfalen, Recklinghausen.
- KÖHLER, F. (2010): *Die Käfer (Coleoptera) des Naturwaldreservats Goldbachs- und Ziehbachsrück (Hessen). Untersuchungszeitraum 1994-1996*. In: HESSISCHES MINISTERIUM FÜR UMWELT, E.L.U.V. (Hrsg.) (2010): Naturwaldreservate in Hessen 11/2.2: Goldbachs- und Ziebachsrück Zoologische Untersuchungen 1994-1996, Teil 2. *Mitteilungen der Hessischen Landesforstverwaltung* **46**: 1-271.
- KÖLLING, C. & MÜLLER-KROEHLING, S. (2011): Standortliche Möglichkeiten für den Anbau der Elsbeere in Bayern. *LWF-Wissen* **67**, 13–16.
- KÖLLING, C. (2007): Klimahüllen für 27 Waldbaumarten. *AFZ – Der Wald* **23**, 1242-1245.
- KORICHEVA, J., VEHVILÄINEN, H., RIIHIMÄKI, J., RUOHOMÄKI, K., KAITANIEMI, P. & RANTA, H. (2006): Diversification of tree stands as a means to manage pests and diseases in boreal forests: myth or reality? *Canadian Journal of Forest Research* **36** (2), 324–336.
- KOVÁCS-HOSTYÁNSZKI, A., HAENKE, S., BATÁRY, P., JAUKER, B., BÁLDI, A., TSCHARNTKE, T. & HOLZSCHUH, A. (2013): Contrasting effects of mass-flowering crops on bee pollination of hedge plants at different spatial and temporal scales. *Ecological Applications* **23** (8), 1938–1946.
- KRAFT, G. (1884): Beiträge zur Lehre von den Durchforstungen, Schlagstellungen und Lichtungshieben. Hannover, Keindworth.
- KRAUSS, J., BOMMARCO, R., GUARDIOLA, M., HEIKKINEN, R.K., HELM, A., KUUSSAARI, M. (2010): Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecology letters* **13** (5), 597–605.

- 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** (11), 1109–1119.
- KREMEN, C., WILLIAMS, N.M. & THORP, R.W. (2002): Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **99** (26), 16812–16816.
- KRISTEN, R. (2008): *Entomofauna an Raps: Verteilung, Bestäubung und ökologische Bedeutung in der Kulturlandschaft*. Dissertation, Justus-Liebig-Universität Gießen.
- KUGLER, H. (1984): Die Bestäubung von Blüten durch den Schmalkäfer *Oedemera* (Coleoptera). *Plant Biology* **97** (1), 383–390.
- KÜMMEL, K. & HAHNE, A. (1953): *Die Vegetation des Siebengebirges: In ausgewählten Einzeldarstellungen*. Bonn, Selbstverlag.
- KUNIN, W. E. (1997): Population biology and rarity: on the complexity of density dependence in insect–plant interactions. In: KUNIN, W. E. & GASTON, K. J. (Hrsg.) (1997): *The biology of rarity: causes and consequences of rare-common differences*. New York, Springer, 150-173.
- KUNIN, W. E., & GASTON, K. J. (1993). The biology of rarity: Patterns, causes and consequences. *Trends in ecology & evolution*, **8** (8), 298-301.
- LABANDEIRA, C.C., WILF, P., JOHNSON, K.R. & MARSH, F. (2007): Guide to Insect (and Other) Damage Types on Compressed Plant Fossils. Version 3.0. Smithsonian Institution, Washington, DC. Zugriff: 10. Oktober 2017, URL: <http://paleobiology.si.edu>.
- LANDESAMT FÜR NATUR, UMWELT UND VERBRAUCHERSCHUTZ NORDRHEIN-WESTFALEN (2017): *Villewaelder bei Bornheim: Objektkennung: SU-034*. Zugriff: 7. Oktober 2017, URL: <http://www.wms.nrw.de>.
- LANDESAMT FÜR NATUR, UMWELT UND VERBRAUCHERSCHUTZ NORDRHEIN-WESTFALEN (2009a): *Biotopkataster - Schutzwürdige Biotope in NRW: BK-5209-017. Mittlerer Teil des NSG Siebengebirge*. Zugriff: 11. Februar 2017, URL: <http://www.wms.nrw.de>.
- LANDESAMT FÜR NATUR, UMWELT UND VERBRAUCHERSCHUTZ NORDRHEIN-WESTFALEN (2009b): *Lebensräume und Arten der FFH-Richtlinie: Siebengebirge (DE-5309-301)*. Zugriff: 11. Februar 2017, URL: <http://www.wms.nrw.de>.
- LANG, U.M., ROLOFF, A., SCHÜTT, P. STIMM, B. & WEISGERBER, H. (Hrsg.) (2009): *Enzyklopädie der Holzgewächse: Handbuch und Atlas der Dendrologie*. Weinheim, Wiley-VCH.
- LAVELLE, P., DECAËNS, T., AUBERT, M., BAROT, S., BLOUIN, M. BUREAU et al. (2006): Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology* **42**, S3-S15.
- LE FÉON, V., SCHERMANN-LEGIONNET, A., DELETTRE, Y., AVIRON, S., BILLETTER, R., BUGTER, R. et al. (2010): Intensification of agriculture, landscape composition and wild bee communities: a large scale study in four European countries. *Agriculture, ecosystems & environment* **137** (1), 143–150.
- LECKEY, E.H., SMITH, D.M., NUFIO, C.R. & FORNASH, K.F. (2014): Oak-insect herbivore interactions along a temperature and precipitation gradient. *Acta Oecologica* **61**, 1–8.

- LENNARTSSON, T. (2002): Extinction thresholds and disrupted plant–pollinator interactions in fragmented plant populations. *Ecology* **83** (11), 3060–3072.
- LESCHEN, R. A. B., BEUTEL, R.G. & LAWRENCE, J.F. (Hrsg.) (2010): *Handbook of zoology*. Berlin, de Gruyter.
- LEUSCHNER, C. (2002): Lebensraum Baumkrone-Schatzkiste der Biodiversität. *Georgia Augusta, Wissenschaftsmagazin der Georg-August-Universität Göttingen*, 18–25.
- LINSENMAIR, E.K. (1995): Biologische Vielfalt und ökologische Stabilität. *Wissenschaft in der globalen Herausforderung* **118**, 267.
- LINSLEY, E.G. & MACSWAIN, W. J. (1957): The nesting habits, flower relationships, and parasites of some North American species of *Diadasia* (Hymenoptera: Anthophoridae). *The Wasmann Journal of Biology* **15** (2), 199–235.
- LLOYD, E.G. (1977): Wild Service Tree *Sorbus torminalis* in Epping Forest. *London Naturalist* **56**, 22-28.
- MARINI, L., QUARANTA, M., FONTANA, P., BIESMEIJER, J.C. & BOMMARCO, R. (2012): Landscape context and elevation affect pollinator communities in intensive apple orchards. *Basic and Applied Ecology* **13** (8), 681–689.
- MARON, J.L., COMBS, J.K. & LOUDA, S.M. (2002): Convergent demographic effects of insect attack on related thistles in coastal vs. continental dunes. *Ecology* **83** (12), 3382–3392.
- MATSUMURA, C. & WASHITANI, I. (2000): Effects of population size and pollinator limitation on seed-set of *Primula sieboldii* populations in a fragmented landscape. *Ecological Research* **15** (3), 307–322.
- MAUSS, V. & SCHINDLER, M. (2002): Hummeln (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) auf Magerrasen (Mesobromion) der Kalkeifel: Diversität, Schutzwürdigkeit und Hinweise zur Biotoppflege. *Natur und Landschaft* **77**, 485–492.
- MAYER, N. & KLUMPP, R. T. (Hrsg.) (2013): *Elsbeere in Österreich*: Monographie. Michelbach, Eigenverlag Verein zur Erhaltung, Pflege u. Vermarktung d. Elsbeere - Genussregion Wiesenwienerwald Elsbeere.
- MEINEKE, T. (1995): Nachtfalter in der naturschutzrelevanten Raumplanung: Grundlagen, Methoden, Auswertung. *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz* **43**, 79–106.
- MELZER, H. (2010): *Siebengebirge bietet klimatische Besonderheiten*. Zugriff: 11. Februar 2017, URL: <http://www.general-anzeiger-bonn.de/region/Siebengebirge-bietet-klimatische-Besonderheiten-article278554.html>
- MICHENER, C.D. (2007): *The bees of the world*. Baltimore, Johns Hopkins University Press.
- MIKOLA, J., BARDGETT, R.D. & HEDLUND, K. (2002): Biodiversity, ecosystem functioning and soil decomposer food webs. In: LOREAU, M., NAEEM, S. & INCHAUSTI, P. (2002): Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives. Oxford, University Press, 169–180.
- MINISTERIUM FÜR KLIMASCHUTZ, UMWELT, LANDWIRTSCHAFT, NATUR- UND VERBRAUCHERSCHUTZ DES LANDES NORDRHEIN-WESTFALEN (2012): Wald im Klimawandel: Auswirkungen des Klimawandels auf Wälder und Forstwirtschaft in Nordrhein-Westfalen. Zugriff: 11. Oktober 2017, URL: www.umwelt.nrw.de.

- MÖLLER, G., GRUBE, R. & WACHMANN, E. (2006): *Der Fauna Käferführer*. Nottuln, Fauna.
- MONSELISE, S. P. & GOLDSCHMIDT, E. E. (1982): Alternate bearing in fruit trees. *Horticultural reviews*, **4**, 128-173.
- MOORE, J.C., WALTER, D.E. & HUNT, H.W. (1988): Arthropod Regulation of Micro- and Mesobiota in Below-Ground Detrital Food Webs. *Annual Review of Entomology* **33** (1), 419–435.
- MUELLER-DOMBOIS, D. & ELLENBERG, H. (1974): *Aims and methods of vegetation ecology*. New York, Wiley.
- MÜHLENBERG, M., 1993: *Freilandökologie*. Heidelberg, Quelle & Meyer.
- MÜLLER, C. (2008): *Plant–Insect interactions on cuticular surfaces*. In: *Riederer, M. & Müller, C. (2008): Annual Plant Reviews, Biology of the Plant Cuticle* **23**, 398-422.
- MÜLLER-KROEHLING, S. & KÖLLING, C. (2011): Hochadel unter Waldbäumen: Die »Schöne Else«. Baum des Jahres 2011. *LWF aktuell* (80), 50-53.
- MUNK, K. (Hrsg.) (2009): *Botanik*. Stuttgart, Thieme.
- NADKARNI, N.M. (1994): Diversity of species and interactions in the upper tree canopy of forest ecosystems. *American Zoologist* **34** (1), 70–78.
- NATHAN, R. & MULLER-LANDAU, H.C. (2000): Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution* **15** (7).
- NETHERER, S. & SCHOPF, A. (2010): Potential effects of climate change on insect herbivores in European forests—general aspects and the pine processionary moth as specific example. *Forest Ecology and Management* **259** (4), 831–838.
- NICOLESCU, V.-N., HOCHBICHLER, E., COELLO GOMEZ, J. RAVAGNI, S. & GIULIETTI, V. (2009): Ecology and silviculture of wild service tree (*Sorbus torminalis* (L.) Crantz): A literature review. *Die Bodenkultur* **60** (3), 35–44.
- NIPKOW, M. (2017): Kurztrip statt Langstreckenflug: Vögel reagieren auf den Klimawandel. Zugriff: 17. Mai 2017, URL: <https://www.nabu.de>.
- OBERDORFER, E. (2001): *Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Deutschland und angrenzende Gebiete*. Stuttgart, Ulmer.
- OBRIST, M.K. & DUELLI, P. (1998): Wanzen und Pflanzen: Auf der Suche nach der besten Korrelaten zur Biodiversität. *Informationsblatt des deutschen Forschungsbereiches Landschaftsökologie* **37**, 1-5.
- ODDOU-MOURATORIO, S., DEMESURE-MUSCH, B., PÉLISSIER, R. & GOUYON, P.-H. (2004): Impacts of gene flow and logging history on the local genetic structure of a scattered tree species, *Sorbus torminalis* L. Crantz. *Molecular Ecology* **13** (12), 3689–3702.
- ODDOU-MOURATORIO, S., KLEIN, E.K. & AUSTERLITZ, F. (2005): Pollen flow in the wildservice tree, *Sorbus torminalis* (L.) Crantz. II. Pollen dispersal and heterogeneity in mating success inferred from parent-offspring analysis. *Molecular Ecology* **14** (14), 4441–4452.
- ODDOU-MOURATORIO, S., KLEIN, E.K., DEMESURE-MUSCH, B. & AUSTERLITZ, F. (2006): Real-Time Patterns of Pollen Flow in the Wild-Service Tree, *Sorbus torminalis* (Rosaceae):

- III. Mating Patterns an the ecological Neighborhood. *American Journal of Botany* **93** (11), 1650–1659.
- OLLERTON, J., WINFREE, R. & TARRANT, S. (2011): How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* **120** (3), 321–326.
- ORŠANIĆ, M., DRVODELIĆ, D., JEMRIĆ, T. ANIĆ, I. & MIKAC, S. (2009): Variability of morphological and biological characteristics of wild service tree (*Sorbus torminalis* (L.) Crantz) fruits and seeds from different altitudes. *Periodicum biologorum* **111** (4), 495–504.
- PACHAURI, R. K., ALLEN, M. R., BARROS, V. R., BROOME, J., CRAMER, W., CHRIST, R. et al. (2014): *Climate change 2014: synthesis report. Contribution of Working Groups I, II and III to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. IPCC.
- PAGANOVÁ, V. (2008): Ecological requirements of wild service tree (*Sorbus torminalis* (L.) Crantz.) and service tree (*Sorbus domestica* L.) in relation with their utilization in forestry and landscape. *Journal of Forest Sciences* **54** (5), 216–226.
- PAGANOVÁ, V. (2007): Ecology and distribution of *Sorbus torminalis* (L.) Crantz in Slovakia. *Horticultural Science* **34** (4), 138–151.
- PEITSCH, D., FIETZ, A., HERTEL, H., DE SOUZA, J., VENTURA, D. F. & MENZEL, R. (1992): The spectral input systems of hymenopteran insects and their receptor-based colour vision. *Journal of Comparative Physiology A* **170** (1), 23–40.
- PFLUGSHAUPT, K., KOLLMANN, J. FISCHER, M. & ROY, B. (2002): Pollen quantity and quality affect fruit abortion in small populations of a rare fleshy-fruited shrub. *Basic and Applied Ecology* **3** (4), 319–327.
- PICKHARDT, A. & FLURI, P. (2000): Die Bestäubung der Blütenpflanzen durch Bienen. Biologie, Oekologie, Oekonomie. *Mitteilungen Schweizerisches Zentrum für Bienenforschung* **38**, 75.
- PITTIONI, B. & SCHMIDT, R. (1942): *Die Bienen der südöstlichen Niederdonau*. Wien, Karl Kühne.
- POINTNER, S. (2011): *Variabilität der Blütenduftstoffe endemischer Sorbus-Kleinarten in der nördlichen Frankenalb*. Bachelorarbeit, Univerität Bayreuth.
- POLIS, G. A., & STRONG, D. R. (1996). Food web complexity and community dynamics. *The American Naturalist*, **147**(5), 813–846.
- POTTS, S.G., BIESMEIJER, J.C. KREMEN, C. NEUMANN, P., SCHWEIGER, O. & KUNIN, W.E. (2010): Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution* **25** (6), 345–353.
- PRESTON-MAFHAM, K.G. (1999): Courtship and mating in *Empis* (*Xanthempis*) *trigramma* Meig., *E. tessellata* F. and *E. (Polyblepharis) opaca* F. (Diptera: Empididae) and the possible implications of 'cheating' behaviour. *Journal of Zoology* **247** (2), 239–246.
- PROCTOR, V.W. (1968): Long-Distance Dispersal of Seeds by Retention in Digestive Tract of Birds. *Science* **160** (3825), 321–322.
- PYTTEL, P., KUNZ, J. & BAUHUS, J. (2011): Age and growth of wild service tree (*Sorbus torminalis* (L.) Cranz) in former oak coppice forests in southwest Germany. *Tree Rings in Archeology, Climatology and Ecology* **9**, 64–70.

- PYTTEL, P., J. KUNZ & J. BAUHUS (2013): Growth, regeneration and shade tolerance of the Wild Service Tree (*Sorbus torminalis* (L.) Crantz) in aged oak coppice forests. *Trees* **27** (6), 1609–1619.
- RAABE, U., BÜSCHER, D., FASEL, P., FOERSTER, E., GÖTTE, R., HAEUPLER, H. et al. (2010): *Rote Liste und Artenverzeichnis der Farn- und Blütenpflanzen - Pteridophyta et Spermatophyta - in Nordrhein-Westfalen (4. Fassung)*: LANUV (Landesamt für Natur, Umwelt und Verbraucherschutz, Nordrhein-Westfalen (Hrsg.) (2010): Rote Liste der gefährdeten Pflanzen, Pilze und Tiere in Nordrhein-Westfalen. Zugriff 10.10.2017, URL: www.lanuv.nrw.de.
- RADER, R., BARTOMEUS, I., GARIBALDI, L.A., GARRATT, M.P.D., HOWLETT, B.G., WINFREE, R. et al. (2016): Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **113** (1).
- RASMUSSEN, K.K. & KOLLMANN, J. (2004a): Defining the habitat niche of *Sorbus torminalis* from phytosociological relevés along a latitudinal gradient. *Phytocoenologia* **34** (4), 639–662.
- RASMUSSEN, K.K. & KOLLMANN, J. (2004b): Poor sexual reproduction on the distribution limit of the rare tree *Sorbus torminalis*. *Acta Oecologica* **25** (3), 211–218.
- RASMUSSEN, K.K. & KOLLMANN, J. (2008): Low genetic diversity in small peripheral populations of a rare European tree (*Sorbus torminalis*) dominated by clonal reproduction. *Conservation Genetics* **9** (6), 1533–1539.
- RASPE, O., FINDLAY, C. & JACQUEMART, A. (2000): *Sorbus aucuparia* L.. *Journal of Ecology* **88** (5), 910–930.
- REID, B. (2004): Domesday Woodland in Worcestershire. *Worcestershire Record* **9** (17), 43–45.
- RENNWALD, E. & J. RODELAND (2017): Lepiforum: - Bestimmung von Schmetterlingen (Lepidoptera) und ihren Praeimigalstadien. Zugriff: 26. Mai 2017, URL: www.lepiforum.de/1_forum_2016.pl.
- RICKETTS, T.H., REGETZ, J., STEFFAN-DEWENTER, I., CUNNINGHAM, S.A., KREMEN, C., BOGDANSKI, A. et al. (2008): Landscape effects on crop pollination services: Are there general patterns? *Ecology letters* **11** (5), 499–515.
- RIEDINGER, V., MITESSER, O. HOVESTADT, T., STEFFAN-DEWENTER, I. & HOLZSCHUH, A. (2015): Annual dynamics of wild bee densities: Attractiveness and productivity effects of oilseed rape. *Ecology* **96** (5), 1351–1360.
- RÖDER, G. (1990): *Biologie der Schwebfliegen Deutschlands*. Keltern Weiler, Erna Bauer.
- RÖHRIG, E. (1972): Die Nachzucht der Elsbeere (*Sorbus torminalis* L.). *Forst und Holz* **27**, 401–403.
- ROPER, P. (1993): The distribution of the wild service tree, *Sorbus torminalis* (L.) Crantz, in the British Isles. *Watsonia* **19** (4), 209–229.
- ROTACH, P. (2000): Zu Gefährdung seltener Baumarten in der Schweiz: Grundsätzliche Überlegungen, Situationsanalyse und zwei Fallbeispiele. *Forest Snow and Landscape Research*, **75**, 267–284.

- RUSSELL, E.P. (1989): Enemies hypothesis: A review of the effect of vegetational diversity on predatory insects and parasitoids. *Environmental entomology* **18** (4), 590–599.
- SANDNER, T. (2014): Auswirkungen von Inzucht und Umweltstress auf Pflanzen. In: Feit, U. & Korn, H. (2014): Treffpunkt Biologische Vielfalt XIII. *BfN-Skripten* **370**. Bonn, Bundesamt für Naturschutz.
- SANZOL, J., RALLO, P. & HERRERO, M. (2003): Asynchronous development of stigmatic receptivity in the pear (*Pyrus communis*; Rosaceae) flower. *American Journal of Botany* **90** (1), 78–84.
- SAYER, E.J. (2006): Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological reviews* **81** (1), 1–31.
- SCHAEFER, M. & BOHLKEN, H. (2000): *Brohmer–Fauna von Deutschland*. Wiebelsheim, Quelle & Meyer.
- SCHEIDEL, U. & BRUELHEIDE, H. (2001): Altitudinal differences in herbivory on montane Compositae species. *Oecologia* **129** (1), 75–86.
- SCHINDLER, M., DIESTELHORST, O., HAERTEL, S., SAURE, C., SCHARNOWSKI, A. & SCHWENNINGER, H.R. (2013): Monitoring agricultural ecosystems by using wild bees as environmental indicators. *BIORISK – Biodiversity and Ecosystem Risk Assessment* **8**, 53–71.
- SCHLÜPMANN, M., 1988: Bioökologische Bewertungskriterien für die Landschaftsplanung. *Natur und Landschaft* **63** (4), 155–159.
- SCHMEIL, O., FITSCHEN, J., SENGHAS, K. & SEYBOLD, S. (2003): *Flora von Deutschland und angrenzender Länder: Ein Buch zum Bestimmen der wildwachsenden und häufig kultivierten Gefäßpflanzen*. Wiebelsheim, Quelle & Meyer.
- SCHMIDL, J., BAIL, J., BITTNER, T., FRÖHLICH, V. & WIEGEL, R. (2004): Arthropoden-Gemeinschaften der Kiefern-Baumkronen als Indikatoren für Naturnähe und Standortbedingungen verschiedener Flächen im Nürnberger Reichswald. *LWF Wissen* **46**, 50–58.
- SCHMID, B. (1991): *Konkurrenz bei Pflanzen*. In: Schmid, B. & Stöcklin, J. (1991): *Populationsbiologie der Pflanzen*. Basel, Springer.
- SCHMIDT, T. (1999): *Die Arthropodengemeinschaft in der Baumkrone von Jungbirken (Betula pendula ROTH): welche Faktoren beeinflussen die Struktur dieser Lebensgemeinschaft?*. Berlin, Wissenschaft & Technik.
- SCHMITT, H. P. (2000): *Elsbeeren und Speierlinge*. LÖBF Jahresbericht 2000, 150–158.
- SCHOWALTER, T.D. (1995): Canopy arthropod communities in relation to forest age and alternative harvest practices in western Oregon. *Forest Ecology and Management* **78** (1-3), 115–125.
- SCHRECK, E. & SCHEDL, W. (1979): Die Bedeutung des Wildbienen-Anteils bei der Bestäubung von Apfelblüten an einem Beispiel in Nordtirol (Österreich). *Berichte des naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins in Innsbruck* **66**, 95–107.
- SCHUBERT, H. (1998): *Untersuchungen zur Arthropodenfauna in Baumkronen: Ein Vergleich von Natur- und Wirtschaftswäldern (Araneae, Coleoptera, Heteroptera, Neuropteroidea, Hienheimer Forst, Niederbayern)*. Berlin, Wissenschaft und Technik.

- SCHUMACHER, H. (2011): *Rote Liste und Artenverzeichnis der Schmetterlinge (Lepidoptera)-Tagfalter (Diurna)-in Nordrhein-Westfalen*. LANUV (Landesamt für Natur, Umwelt und Verbraucherschutz, Nordrhein-Westfalen (Hrsg.) (2010): Rote Liste der gefährdeten Pflanzen, Pilze und Tiere in Nordrhein-Westfalen. Zugriff 10.10.2017, URL:www.lanuv.nrw.de.
- SEASTEDT, T.R. & CROSSLEY, D.A. (1984): The influence of arthropods on ecosystems. *Bioscience* **34** (3), 157–161.
- SEDGLEY, M. & GRIFFIN, A. R. (1989): *Sexual reproduction of tree crops*. London, Academic Press.
- SEILER, M., ARENHÖVEL, W. & PROFFT, I. (2007): *Waldbauliche Konsequenzen für Thüringen*. In: THÜRINGER LANDESANSTALT FÜR WALD, JAGD UND FISCHEREI (Hrsg.)(2007): *Klimaschutz und Klimawandel–Rolle der Forstwirtschaft*. Mitteilung der Thüringer Landesanstalt für Wald, Jagd und Fischerei **29**, 28–41.
- SEKERCIOGLU, C.H. (2006): Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology & Evolution* **21** (8), 464–471.
- SHANNON, C. & WEAVER, W. (1976): *Mathematische Grundlagen der Informationstheorie*. München, Scientia Nova.
- SNOW, B. & SNOW, D. (1988): *Birds and berries–A study of ecological interactions*. London, Poyser.
- SOBEK, S. (2008): *Spatiotemporal patterns of insect diversity and multitrophic interactions across a tree diversity gradient in a Central European deciduous forest*. Dissertation, Georg-August-Universität Göttingen.
- SOBEK, S., GOßNER, M.M., SCHERBER, C., STEFFAN-DEWENTER, I. & TSCHARNTKE, T. (2009): Tree diversity drives abundance and spatiotemporal β -diversity of true bugs (Heteroptera). *Ecological Entomology* **34** (6), 772–782.
- SOMMAGGIO, D. (1999): Syrphidae: can they be used as environmental bioindicators? *Agriculture, ecosystems & environment* **74** (1), 343–356.
- SPEIGHT, M.C. & CASTELLA, E. (2006): StN Database: Content and glossary of terms, Ferrara, 2006. *Syrph the Net, the database of European Syrphidae* **52**, 77.
- SPEIGHT, M.C. & CASTELLA, E. (2001): An approach to interpretation of lists of insects using digitised biological information about the species. *Journal of Insect Conservation* **5** (2), 131–139.
- SPERENS, U. (1997): Fruit production in *Sorbus aucuparia* L.(Rosaceae) and pre-dispersal seed predation by the apple fruit moth (*Argyresthia conjugella* Zell.). *Oecologia* **110** (3), 368–373.
- SSYMANK, A. (2001): *Vegetation und Blütenbesuchende Insekten in der Kulturlandschaft: Pflanzengesellschaften, Blühphänologie, Biotopbindung und Raumnutzung von Schwebfliegen (Diptera, Syrphidae) im Drachenfelder Ländchen sowie Methodenoptimierung und Landschaftsbewertung*. Bonn, Bundesamt für Naturschutz.
- SSYMANK, A., DOCZKAL, D., RENNWALD, K. & DZIOCK, F. (2011): Rote Liste und Gesamtartenliste der Schwebfliegen (Diptera: Syrphidae) Deutschlands. In BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ (Hrsg.) (2011): Rote Liste gefährdeter Tiere, Pflanzen und Pilze Deutschlands, Wirbellose Tiere. Münster, Landwirtschaftsverlag, 13–83.

- STADLER, B., SOLINGER, S. & MICHALZIK, B. (2001): Insect herbivores and the nutrient flow from the canopy to the soil in coniferous and deciduous forests. *Oecologia* **126** (1), 104–113.
- STADT KÖLN (2017): *Welches Klima prägt die Kölner Bucht?* Zugriff: 28. Mai 2017, URL: <http://www.stadt-koeln.de/leben-in-koeln/umwelt-tiere/klima/welches-klima-praegt-die-koelner-bucht>.
- STĂNESCU, V., ȘOFLETEA, N. & POPESCU, O. (1997): Flora forestieră lemnoasă a României. Editura Ceres, București, 172–174.
- STEFFAN-DEWENTER, I. & TSCHARNTKE, T. (1999): Effects of habitat isolation on pollinator
- STEPHENSON, A.G. (1981): Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual review of ecology and systematics* **12**, 253–279.
- STIEBEL, H. (2003): *Frugivorie bei mitteleuropäischen Vögeln*. Dissertation, Carl-von-Ossietzki-Universität Oldenburg.
- STIEBEL, H. & F. BAIRLEIN (2008): Frugivorie mitteleuropäischer Vögel I: Nahrung und Nahrungserwerb. Die Vogelwarte: *Zeitschrift für Vogelkunde* **46**, 1–23.
- STRONG, D.R., LAWTON, J. H. & SOUTHWOOD, R. (1984): *Insects on plants. Community patterns and mechanisms*. Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- STYRSKY, J.D. & EUBANKS, M.D. (2007): Ecological consequences of interactions between ants and honeydew-producing insects. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **274** (1607), 151–164.
- SUCHOMEL, C. & PYTTEL, P. (2011): Die Holzeigenschaften der Elsbeere. *AFZ-Der Wald* **66** (4), 11–13.
- SWIFT, M.J., HEAL, O. W. & ANDERSON, J. M. (1979): *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Oakland, University of California Press.
- SZYMURA, T.H. (2012): How does recent vegetation reflect previous systems of forest management. *Polish Journal of Ecology* **60** (4), 859–862.
- TUOMI, J., TALLAMY, D. W., & RAUPP, M. J. (1991): *Phytochemical induction by herbivores. Phytochemical induction by herbivores*. Wiley, New York.
- THOMPSON, F.C. & VOCKEROTH, J.R. (1989): 51. Family Syrphidae. *Bishop Museum Special Publications* **86**, 437–458.
- THOMPSON, I., MACKAY, B., McNULTY, S. & MOSSELER, A. (2009): *Forest resilience, biodiversity, and climate change*. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal Technical Series **43**.
- TILLMANN, S. (2008): *Einfluss der Landschaftsstruktur auf die Abundanz und den Artenreichtum der Bestäuber der Vogelkirsche (Prunus avium L.)*: Diplomarbeit, Johannes Gutenberg- Universität Mainz.
- TOMIMATSU, H. & OHARA, M. (2002): Effects of forest fragmentation on seed production of the understory herb *Trillium camschatcense*. *Conservation biology : the journal of the Society for Conservation Biology* **16** (5), 1277–1285.

- TRAVESET, A., ROBERTSON, A.W. & RODRÍGUEZ-PÉREZ, J. (2007): *A review on the role of endozoochory on seed germination. Seed dispersal: theory and its application in a changing world*. Wallingford, CABI Publishing.
- TREFFLICH, A., KLOTZ, S. & KÜHN, I. (2002): *Blühphänologie*. In: BIOLFLOR – Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland. In: KLOTZ, S., KÜHN, I., DURKA, (Hrsg.) (2002): *Schriftenreihe für Vegetationskunde* **38**, 127-131. Bonn: Bundesamt für Naturschutz.
- TSCHARNTKE, T. (1991): Die Auswirkungen der Herbivorie auf Wachstum und Konkurrenzfähigkeit von Pflanzen. In: *Populationsbiologie der Pflanzen*. Basel, Springer, 254–280.
- TSCHARNTKE, T., KLEIN, A.M., KRUESS, A., STEFFAN-DEWENTER, I. & THIES, C. (2005): Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity–ecosystem service management. *Ecology letters* **8** (8), 857–874.
- UNDERWOOD, N. & RAUSHER, M.D. (2000): The effects of host-plant genotype on herbivore population dynamics. *Ecology* **81** (6), 1565–1576.
- VAN TREUREN, R., BIJLSMA, R., OUBORG, N.J. & VAN DELDEN, W. (1993): The Significance of Genetic Erosion in the Process of Extinction. IV. Inbreeding Depression and Heterosis Effects Caused by Selfing and Outcrossing in *Scabiosa columbaria*. *Evolution* **47** (6), 1669–1680.
- VAN VEEN, M.P. (2004): *Hoverflies of Northwest Europe: Identification keys to the Syrphidae*. Utrecht, KNNV Publishing.
- VIEIRA, C. & ROMERO, G.Q. (2013): Ecosystem engineers on plants: indirect facilitation of arthropod communities by leaf-rollers at different scales. *Ecology* **94** (7), 1510–1518.
- VISSER, M.E., PERDECK, A.C., VAN BALEN, JOHAN, H. & BOTH, C. (2009): Climate change leads to decreasing bird migration distances. *Global Change Biology* **15** (8), 1859–1865.
- WACHMANN, E., MELBER, A. & DECKERT, J. (2004): Wanzen. Band 2 Cimicomorpha. In: DAHL, F. (2004): *Die Tierwelt Deutschlands* **75**. Hackenheim, Goecke & Evers.
- VOGEL, S., & WESTERKAMP, C. 1991): *Pollination: an integrating factor of biocenoses*. In: SEITZ A, LOESCHCKE V. (1991): *Species conservation: A population-Biological approach*. Birkhäuser, Basel, 159-170.
- WACHMANN, E., MELBER, A. & DECKERT, J. (2006): Wanzen. Band 1. Dipsocoromorpha, Nepomorpha, Gerromorpha, Leptopodomorpha, Cimicomorpha (Teil 1). . In: DAHL, F. (2006): *Die Tierwelt Deutschlands* **77**. Hackenheim, Goecke & Evers.
- WACHMANN, E., MELBER, A. & DECKERT, J. (2007): Wanzen Band 3. Pentatomomorpha I. Aradidae, Lygaeidae, Piesmatidae, Berytidae, Pyrrhocoridae, Alydidae, Coreidae, Rhopalidae, Stenocephalidae. In: DAHL, F. (2007): *Die Tierwelt Deutschlands* **78**. Hackenheim, Goecke & Evers.
- WAGENIUS, S. (2006): Scale dependence of reproductive failure in fragmented Echinacea populations. *Ecology* **87** (4), 931–941.
- WALKENHORST, R. (1984): *Die Vorbehandlung des Saatgutes*. Forum Genetik-Wald-Forstwirtschaft. 3. Arbeitstagung am 17. und 18.10.1983, 82–84.

- WALLING, L.L. (2000): The myriad plant responses to herbivores. *Journal of Plant Growth Regulation* **19** (2), 195–216.
- WAR, A.R., PAULRAJ, M.G., AHMAD, T., BUHROO, A.A., HUSSAIN, B. IGNACIMUTHU, S. & SHARMA, H.C. (2012): Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant signaling & behavior* **7** (10), 1306–1320.
- WARDLE, D.A., YEATES, G.W., BARKER, G.M. & BONNER, K.I. (2006): The influence of plant litter diversity on decomposer abundance and diversity. *Soil Biology and Biochemistry* **38** (5), 1052–1062.
- WARDLE, D.A., YEATES, G.W., WILLIAMSON, W.M., BONNER, K.I. & BARKER, G.M. (2004): Linking aboveground and belowground communities: The indirect influence of aphid species identity and diversity on a three trophic level soil food web. *Oikos* **107** (2), 283–294.
- WASER, N.M., CHITTKA, L., PRICE, M.V. WILLIAMS, N.M. & OLLERTON, J. (1996): Generalization in Pollination Systems, and Why it Matters. *Ecology* **77** (4), 1043–1060.
- WELAND, N. (2009): *Diversity and trophic structure of the soil fauna and its influence on litter decomposition in deciduous forests with increasing tree species diversity*. Dissertation, Universität Göttingen.
- WESTRICH, P., 2017: *Soziale Bienen: Verschiedene Ebenen sozialer Organisation*. Zugriff: 20. Januar 2017, URL: www.paul-westrich.de/biologie/soziale_bienen.php.
- WESTRICH, P. (1989): *Die Wildbienen Baden-Württembergs*. Stuttgart, Ulmer.
- WESTRICH, P., FROMMER, U., MANDERY, K., RIEMANN, H., RUHNKE, H., SAURE, C., & VOITH, J. (2011): Rote Liste und Gesamtartenliste der Bienen (Hymenoptera, Apidae) Deutschlands. In BUNDESAMT FÜR NATUSCHUTZ (Hrsg.) (2011): Rote Liste gefährdeter Tiere, Pflanzen und Pilze Deutschlands, Wirbellose Tiere. Münster, Landwirtschaftsverlag.
- WESTRICH, P.G. (1979): *Faunistik und Ökologie der Hymenoptera Aculeata des Tübinger Gebiets, vor allem des Spitzbergs, unter besonderer Berücksichtigung der in Holz und Pflanzenstengeln nistenden Arten*. Dissertation, Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen.
- WILCOCK, C. & NEILAND, R. (2002): Pollination failure in plants: why it happens and when it matters. *Trends in plant science* **7** (6), 270–277.
- WILLSON, M.F. (1993): *Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns*. In: FLEMING, T. H. & ESTRADA, A. (1993): *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*. Dordrecht, Springer, 261–280.
- WILMANN, O. (1998): *Ökologische Pflanzensoziologie: Eine Einführung in die Vegetation Mitteleuropas*. Wiesbaden, Quelle & Meyer.
- WINT, G.R. (1983): *Leaf damage in tropical rain forest canopies*. In: SUTTON, S.L., WHITMORE, C. & CHADWICK, A.C. (Hrsg.) (1983): *Tropical Rain Forst: Ecology and Management*. Boston, Blackwell.
- WITTMANN, D., KLEIN, D., SCHINDLER, M., SIEG, V. & BLANKE, M. (2005): Sind Obstanlagen geeignete Nahrungs- und Nisthabitate für Wildbienen? *Erwerbs-Obstbau* **47** (2-3), 27–36.

- WOYDAK, H. (2006): Hymenoptera Aculeata Westfalica. Die Faltenwespen von Nordrhein-Westfalen (Hymenoptera, Vespoidea; Vespidae und Eumenidae) (Soziale Papier- und Lehmwespen). *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde* **68**, 3-133.
- YACHI, S. & LOREAU, M. (1999): Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **96** (4), 1463–1468.
- ZACHARIAE, G. (1967): Der Einsatz mikromorphologischer Methoden bei bodenzoologischen Arbeiten. *Geoderma* **1** (3), 175–195.
- ZIMMERMANN, O. & SIMON, H. R. (2006): *Untersuchungen zum saisonalen Auftreten von chalcidoiden Parasitoiden in einer Apfelbaumkrone 1999-2004*. Mitteilungen der deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie. Gießen, 103–106.
- ZIMMERMANN, O. & SIMON, H.-R. (2007): Untersuchungen zur Biodiversität von Arthropoden, insbesondere Prädatoren und Parasitoiden, in einer Apfelbaumkrone. *Treffpunkt Biologische Vielfalt VII* (7), 205–211.
- ZWIERZYŃSKI, J. & BEDNORZ, L. (2012): Regional Programme of Conservation and Restitution of *Sorbus torminalis* in the territory of The Regional Directorate of the State Forests in Piła in 2010-2013. *Nauka Przyroda Technologie* **6** (3).

9 ANHANG

Anhang 1: Artenlisten der Vegetationsaufnahmen am Standort HIRSCHBERG aus den Jahren 2011 und 2013. RL = Rote Liste Deutschlands (SCHNITTLER & LUDWIG, 1996)

Stratum	Lat. Name	Dt. Name	RL
Baumschicht	<i>Acer campestre</i> L.	Feldahorn	*
	<i>Carpinus betulus</i> L.	Hainbuche	*
	<i>Fagus sylvatica</i> L.	Rotbuche	*
	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	Gewöhnliche Esche	*
	<i>Prunus avium</i> L.	Vogel-Kirsche	*
	<i>Quercus petraea</i>	Trauben-Eiche	*
	<i>Sorbus torminalis</i> (L.) Crantz	Elsbeere	3
	<i>Tilia cordata</i> Mill.	Winterlinde	*
Strauchschicht	<i>Acer campestre</i> L.	Feldahorn	*
	<i>Crataegus laevigata</i> (Poir.) DC.	Zweigriffeliger Weißdorn	*
	<i>Euonymus europaeus</i> L.	Gewöhnliche Spindelstrauch	*
	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	Gewöhnliche Esche	*
	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Europäische Stechpalme	*
	<i>Ligustrum vulgare</i> L.	Gewöhnlicher Liguster	*
	<i>Mespilus germanica</i> L.	Echte Mispel	*
	<i>Prunus spinosa</i> L.	Schlehdorn	*
	<i>Pyrus pyraster</i> (L.) Du Roi	Wildbirne	2
	<i>Rosa spec.</i>	Rose unbest.	
	<i>Sorbus torminalis</i> (L.) Crantz	Elsbeere	3
Krautschicht	<i>Alliaria petiolata</i> (M.Bieb.) Cavara & Grande	Knoblauchsrauke	*
	<i>Anemone nemorosa</i> L.	Buschwindröschen	*
	<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) P.Beauv.	Wald-Zwenke	*
	<i>Campanula persicifolia</i> L.	Pfirsichblättrige Glockenblume	*
	<i>Cardamine bulbifera</i> (L.) Crantz	Zwiebel-Zahnwurz	*
	<i>Cardamine impatiens</i> L.	Spring-Schaumkraut	*
	<i>Chaerophyllum temulum</i> L.	Hecken-Kälberkropf	*
	<i>Calamintha menthifolia</i> (Host) Stace	Wald-Bergminze	R NRW '99
	<i>Corydalis cava</i> (L.) Schweigg. & Körte	Hohler Lerchensporn	*
	<i>Dactylis polygama</i> Horv.	Wald-Knäuelgras	*
	<i>Digitalis purpurea</i> L.	Roter Fingerhut	*
	<i>Festuca altissima</i> All.	Wald-Schwingel	*
	<i>Galeopsis tetrahit</i> L.	Gemeiner Hohlzahn	*
	<i>Galium aparine</i> L.	Kletten-Labkraut	*
	<i>Galium sylvaticum</i> L.	Wald-Labkraut	*
	<i>Hedera helix</i> L.	Efeu	*
	<i>Hieracium glaucinum</i> Jord.	Frühblühendes Habichtskraut	*
	<i>Hypericum spec.</i>	Johanniskraut, unbest.	*
	<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	Großes Springkraut	*
	<i>Impatiens parviflora</i> DC.	Kleines Springkraut	*
	<i>Luzula sylvatica</i> (Huds.) Gaudin	Wald-Hainsimse	*
<i>Melica uniflora</i> Retz.	Einblütiges Perlgras	*	

Forts. Anhang 1: Artenlisten der Vegetationsaufnahmen am Standort HIRSCHBERG aus den Jahren 2011 und 2013. RL = Rote Liste Deutschlands (SCHNITTLER & LUDWIG, 1996)

Krautschicht	<i>Milium effusum</i> L.	Wald-Flattergras	*
	<i>Poa nemoralis</i> L.	Hain-Rispengras	*
	<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	Vielblütige Weißwurz	*
	<i>Prunus avium</i> L.	Vogel-Kirsche	*
	<i>Ranunculus ficaria</i> L.	Scharbockskraut	*
	<i>Stellaria holostea</i> L.	Große Sternmiere	*
	<i>Stellaria nemorum</i> L.	Hain-Sternmiere	*
	<i>Teucrium scorodonia</i> L.	Salbei-Gamander	*
	<i>Vincetoxicum hircundinaria</i> Medik.	Schwalbenwurz	*
	<i>Viola riviniana</i> Rchb.	Hain-Veilchen	*

Anhang 2: Artenlisten der Vegetationsaufnahmen am Standort PLANTAGE aus den Jahren 2011 und 2012. RL = Rote Liste Deutschlands (SCHNITTLER & LUDWIG, 1996)

Stratum	Lat. Name	Dt. Name	RL
Strauch -schicht	<i>Brassica napus</i> L.	Raps	k.A.
	<i>Rosa corymbifera</i> Borkh.	Hecken-Rose	*
	<i>Crataegus laevigata</i> (Poir.) DC.	Zweigriffeliger Weißdorn	*
Krautschicht	<i>Achillea millefolium</i> L.	Gemeine Schafgarbe	*
	<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	Gemeiner Odermennig	*
	<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	Wiesen-Kerbel	*
	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	Acker-Schmalwand	*
	<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P.Beauv. ex J.Presl & C.Presl	Gewöhnlicher Glatthafer	*
	<i>Artemisia vulgaris</i> L.	Gewöhnlicher Beifuß	*
	<i>Cirsium acaulon x arvense</i>	Kratzdistel	k.A.
	<i>Dactylis glomerata</i> L.	Gewöhnliches Knäuelgras	*
	<i>Daucus carota</i> L.	Wilde Möhre	*
	<i>Glechoma hederacea</i> L.	Gundermann	*
	<i>Holcus lanatus</i> L.	Wolliges Honiggras	*
	<i>Lamium purpureum</i> L.	Purpurrote Taubnessel	*
	<i>Lathyrus pratensis</i> L.	Wiesen-Platterbse	*
	<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	Gewöhnliche Wucherblume	*
	<i>Lolium perenne</i> L.	Deutsches Weidelgras	*
	<i>Lychnis flos-cuculi</i> (L.) Clairv.	Kuckucks-Lichtnelke	*
	<i>Medicago lupulina</i> L.	Hopfenklee	*
	<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.	Dreinervige Nabelmiere	*
	<i>Myositis spec.</i>	Vergissmeinnicht unbest.	k.A.
	<i>Plantago lanceolata</i> L.	Spitzwegerich	*
	<i>Ranunculus acris</i> L.	Scharfer Hahnenfuß	*
	<i>Ranunculus spec.</i>	Hahnenfuß unbest.	k.A.
<i>Rumex obtusifolius</i> L.	Stumpflättriger Ampfer	*	
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	Gemüse-Gänsedistel	*	
<i>Stellaria holostea</i> L.	Große Sternmiere	*	

Forts. Anhang 2: Artenlisten der Vegetationsaufnahmen am Standort PLANTAGE aus den Jahren 2011 und 2012. RL = Rote Liste Deutschlands (SCHNITTLER & LUDWIG, 1996).

Krautschicht	<i>Tanacetum vulgare</i> L.	Rainfarn	*
	<i>Taraxacum</i> sect. <i>Ruderalia</i> Kirschner, H.Øllg. & Štěpánek	Löwenzahn	*
	<i>Trifolium pratense</i> L.	Wiesen-Klee	*
	<i>Veronica chamaedrys</i> L.	Gamander-Ehrenpreis	*
	<i>Veronica persica</i> Poir.	Persischer Ehrenpreis	*
	<i>Vicia sepium</i> L.	Zaun-Wicke	*

Anhang 3: Komplette Liste aller bis zur Art oder Morphospezies bestimmten Blütenbesucher an den Standorten HIRSCHBERG (2011, 2013) und PLANTAGE (2011, 2012)

Ordnung	Familie	Art/Morphospezies (MS)	ΣP	ΣHB	Σ gesamt
Coleoptera	Cantharidae	<i>Cantharis decipiens</i> (BAUDI, 1871)	0	2	2
Coleoptera	Cantharidae	<i>Cantharis obscura</i> (LINNAEUS, 1758)	2	9	11
Coleoptera	Cantharidae	<i>Cantharis pellucida</i> (FABRICIUS, 1792)	2	13	15
Coleoptera	Cerambycidae	<i>Anaglyptus mysticus</i> (LINNAEUS, 1758)	1	0	1
Coleoptera	Cerambycidae	<i>Anoplodera rufipes</i> (SCHALLER, 1783)	1	0	1
Coleoptera	Cerambycidae	<i>Grammoptera ruficornis</i> (FABRICIUS, 1781)	1	1	2
Coleoptera	Cerambycidae	<i>Grammoptera ustulata</i> (SCHALLER, 1783)	0	5	5
Coleoptera	Cerambycidae	<i>Molorchus minor</i> (LINNAEUS, 1758)	3	0	3
Coleoptera	Cerambycidae	MS 4	1	0	1
Coleoptera	Cerambycidae	<i>Rhagium mordax</i> (DE GEER, 1775)	1	0	1
Coleoptera	Cleridae	MS 19	1	0	1
Coleoptera	Coccinellidae	<i>Calvia quatuordecimguttata</i> (LINNAEUS, 1758)	1	1	2
Coleoptera	Coccinellidae	<i>Coccinella septempunctata</i> (LINNAEUS, 1758)	2	0	2
Coleoptera	Curculionidae	<i>Curculio glandium</i> (MARSHAM, 1802)	4	5	9
Coleoptera	Curculionidae	MS 13	4	0	4
Coleoptera	Curculionidae	<i>Phyllobius oblongus</i> (LINNAEUS, 1758)	1	0	1
Coleoptera	Curculionidae	<i>Phyllobius pyri</i> (LINNAEUS, 1758)	2	0	2
Coleoptera	Curculionidae	<i>Phyllobius vespertinus</i> (FABRICIUS, 1792)	1	0	1
Coleoptera	Elateridae	<i>Agrypnus murinus</i> (LINNAEUS, 1758)	1	0	1
Coleoptera	Elateridae	<i>Ampedus pomorum</i> (HERBST, 1784)	1	0	1
Coleoptera	Elateridae	<i>Melanotus rufipes</i> (HERBST, 1784)	1	0	1
Coleoptera	Endomychidae	MS 6	1	0	1
Coleoptera	Malachiidae	<i>Malachius bipustulatus</i> (LINNAEUS, 1758)	18	3	21
Coleoptera	Mordellidae	MS 9	1	0	1
Coleoptera	Oedemeridae	<i>Oedemera femoralis</i> (OLIVIER, 1803)	2	0	2
Coleoptera	Scarabaeidae	<i>Cetonia aurata</i> (LINNAEUS, 1761)	24	1	25
Coleoptera	Scarabaeidae	<i>Valgus hemipterus</i> (LINNAEUS, 1758)	6	0	6
Coleoptera	Staphylinidae	MS 20	2	0	2
Diptera	Bibionidae	<i>Bibio marci</i> (LINNAEUS, 1758)	11	0	11
Diptera	Bibionidae	MS 21	13	0	13
Diptera	Bibionidae	MS 22	4	0	4
Diptera	Blephariceridae	MS 23	30	0	30

Forts. Anhang 3: Komplette Liste aller bis zur Art oder Morphospezies bestimmten Blütenbesucher an den Standorten HIRSCHBERG (2011, 2013) und PLANTAGE (2011, 2012)

Diptera	Bombyliidae	<i>Bombylius major</i> (LATREILLE, 1802)	20	18	38
Diptera	Calliphoridae,	MS 2	0	1	1
Diptera	Calliphoridae,	MS 3	1	0	1
Diptera	Cantharidae	<i>Metacantharis discoidea</i> (AHRENS, 1812)	1	0	1
Diptera	Conopidae	MS 5	1	3	4
Diptera	Curculionidae	<i>Byctiscus betulae</i> (LINNAEUS, 1758)	1	1	2
Diptera	Empididae	<i>Empis tessellata</i> (FABRICIUS, 1794)	252	0	252
Diptera	Muscidae	MS 10	3	2	5
Diptera	Muscidae	MS 11	15	0	15
Diptera	Muscidae	MS 12	0	2	2
Diptera	Psilidae	MS 14	0	1	1
Diptera	Rhagionidae	<i>Rhagio scolopaceus</i> LINNAEUS, 1758	4	0	4
Diptera	Sarcophagidae	MS 15	3	3	6
Diptera	Syrphidae	<i>Brachymia berberina</i> (FABRICIUS 1805)	1	0	1
Diptera	Syrphidae	<i>Brachypalpus valgus</i> (PANZER, 1798)	1	0	1
Diptera	Syrphidae	<i>Dasysyrphus venustus</i> (MEIGEN, 1822)	1	0	1
Diptera	Syrphidae	<i>Epistrophe eligans</i> (HARRIS, 1780)	8	12	20
Diptera	Syrphidae	<i>Epistrophe nitidicollis</i> (MEIGEN, 1822)	2	0	2
Diptera	Syrphidae	<i>Epistrophella euchroma</i> (KOWARZ, 1885)	1	0	1
Diptera	Syrphidae	<i>Eristalis arbustorum</i> (LINNAEUS, 1758)	1	0	1
Diptera	Syrphidae	<i>Eristalis pertinax</i> (SCOPOLI SCOPOLI, 1763)	10	0	10
Diptera	Syrphidae	<i>Eristalis similis</i> (FALLÈN, 1817)	2	1	3
Diptera	Syrphidae	<i>Eristalis tenax</i> (LINNAEUS, 1758)	1	0	1
Diptera	Syrphidae	<i>Ferdinanda cuprea</i> (SCOPOLI, 1763)	1	1	2
Diptera	Syrphidae	<i>Leucozona lucorum</i> (LINNAEUS, 1758)	2	0	2
Diptera	Syrphidae	<i>Mallota fuciformis</i> (FABRICIUS, 1794)	1	0	1
Diptera	Syrphidae	<i>Melanostoma mellinum</i> (LINNAEUS, 1758)	1	0	1
Diptera	Syrphidae	<i>Myathropa florea</i> (LINNAEUS, 1758)	7	0	7
Diptera	Syrphidae	<i>Myolepta vara</i> (Panzer, 1798)	2	0	2
Diptera	Syrphidae	<i>Myopa polystigma</i> RONDANI, 1857	1	0	1
Diptera	Syrphidae	<i>Myopa testacea</i> (LINNAEUS, 1767)	1	0	1
Diptera	Syrphidae	<i>Parasyrphus annulatus</i> (ZETTERSTEDT, 1838)	0	2	2
Diptera	Syrphidae	<i>Parasyrphus vittiger</i> (ZETTERSTEDT, 1843)	1	0	1
Diptera	Syrphidae	<i>Pipiza noctiluca</i> (LINNAEUS, 1758)	1	1	2
Diptera	Syrphidae	<i>Pipizella viduata</i> (LINNAEUS, 1758)	1	0	1
Diptera	Syrphidae	<i>Syritta pipiens</i> (LINNAEUS, 1758)	1	0	1
Diptera	Syrphidae	<i>Syrphus ribesii</i> (LINNAEUS, 1758)	2	2	4
Diptera	Syrphidae	<i>Syrphus torvus</i> OSTEN SACKEN, 1875	0	1	1
Diptera	Syrphidae	<i>Syrphus vitripennis</i> (MEIGEN, 1822)	2	1	3
Diptera	Syrphidae	<i>Volucella bombylans</i> (LINNAEUS, 1758)	1	0	1
Diptera	Syrphidae	<i>Volucella inflata</i> (FABRICIUS, 1794)	0	1	1
Diptera	Syrphidae	<i>Xanthogramma pedissequum</i> (HARRIS, 1776)	1	0	1
Diptera	Syrphidae	<i>Xylota segnis</i> (LINNAEUS, 1758)	1	0	1
Diptera	Tachinidae	MS 16	13	0	13
Diptera	Tachinidae	MS 17	1	0	1
Diptera	Tachinidae	<i>Tachina magnicornis</i> (ZETTERSTEDT, 1844)	1	0	1

Forts. Anhang 3: Komplette Liste aller bis zur Art oder Morphospezies bestimmten Blütenbesucher an den Standorten HIRSCHBERG (2011, 2013) und PLANTAGE (2011, 2012)

Diptera	Tenthredinidae	<i>Tenthredo temula</i> (SCOPOLI, 1763)	2	0	2
Diptera	Tipulidae	MS 18	3	0	3
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena carantonica</i> (PÈREZ, 1902)	12	8	20
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena chrysoseles</i> (KIRBY, 1802)	1	0	1
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena cineraria</i> (LINNAEUS, 1758)	1	0	1
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena dorsata</i> (KIRBY, 1802)	2	0	2
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena fulva</i> (MÜLLER 1766)	1	2	3
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena gravida</i> IMHOFF 1832	1	0	1
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena haemorrhoea</i> (FABRICIUS 1781)	30	36	66
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena helvola</i> (LINNAEUS 1758)	19	4	23
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena minutula</i> -Gruppe	2	3	5
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena nigroaenea</i> (KIRBY, 1802)	1	0	1
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena nitida</i> (MÜLLER, 1776)	18	10	28
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena subopaca</i> NYLANDER 1848	2	0	2
Hymenoptera	Apidae	<i>Apis mellifera</i> (LINNAEUS, 1758)	37	9	46
Hymenoptera	Apidae	<i>Bombus hortorum</i> (LINNAEUS, 1761)	6	0	6
Hymenoptera	Apidae	<i>Bombus lapidarius</i> (LINNAEUS, 1758)	3	3	6
Hymenoptera	Apidae	<i>Bombus pascuorum</i> (Scopoli 1763)	3	4	7
Hymenoptera	Apidae	<i>Bombus pratorum</i> (LINNAEUS, 1761)	0	13	13
Hymenoptera	Apidae	<i>Bombus terrestris</i> (LINNAEUS, 1758)	25	6	31
Hymenoptera	Apidae	<i>Nomada succincta</i> Panzer 1798	1	0	1
Hymenoptera	Colletidae	<i>Colletes cunicularius</i> (LINNAEUS 1761)	2	0	2
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum calceatum</i> (SCOPOLI 1763)	1	0	1
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum lativentre</i> (SCHENCK 1853)	1	2	3
Hymenoptera	Ichneumonidae	MS 8	0	1	1
Hymenoptera	Vespidae	<i>Vespa crabro</i> (LINNAEUS, 1758)	1	2	3
Hymenoptera	Vespidae	<i>Vespula vulgaris</i> (LINNAEUS, 1758)	1	0	1
Lepidoptera	Adelidae	MS 1	5	2	7
Lepidoptera	Gelechiidae	MS 7	0	2	2
Lepidoptera	Nymphalidae	<i>Pararge aegeria</i> (LINNAEUS, 1758)	0	2	2
Lepidoptera	Pieridae	<i>Pieris napi</i> (LINNAEUS, 1758)	0	1	1
Mecoptera	Panorpidae	<i>Panorpa germanica</i> (LINNAEUS, 1758)	1	1	2
Mecoptera	Panorpidae	<i>Panorpa vulgaris</i> (IMHOFF & LABRAM, 1836)	0	4	4
			696	208	904

Anhang 4: Blühzeitraum und Deckungsgrad nach BRAUN-BLANQUET verändert nach (WILMANN, 1998) anderer blühender Pflanzen während der Elsbeerblüte am Standort HIRSCHBERG 2011

	07.05.2013	14.05.2013	21.05.2013
Elsbeerblüte			
<i>Anemone nemorosa</i>	1		
<i>Calamintha menthifolia</i>	2a		
<i>Campanula persicifolia</i>	1		
<i>Cardamine bulbifera</i>	2a		
<i>Cardamine impatiens</i>	2m		
<i>Chaerophyllum temulum</i>	+		
<i>Corydalis cava</i>	2m		
<i>Crataegus monogyna</i>			1
<i>Digitalis purpurea</i>			1
<i>Galeopsis tetrahit</i>			+
<i>Hesperis matronalis</i>	1		
<i>Hieracium glaucinum</i>	r		
<i>Polygonatum multiflorum</i>			
<i>Prunus avium</i>	2		
<i>Prunus spinosa</i>	r		
<i>Ranunculus ficaria</i>	2m		
<i>Stellaria holostea</i>	1		
<i>Stellaria nemorum</i>	2m		
<i>Teucrium scorodonia</i>	1		
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	1		
<i>Viola riviniana</i>	2a		
<i>Viola spec.</i>		1	

Anhang 5: Blühzeitraum und Deckungsgrad nach Braun-Blanquet verändert nach (WILMANN, 1998) anderer blühender Pflanzen während der Elsbeerblüte am Standort HIRSCHBERG 2013

	21.04.2011	07.05.2011
Elsbeerblüte		
<i>Alliaria petiolata</i>	1	
<i>Campanula persicifolia</i>		1
<i>Cardamine bulbifera</i>	1	
<i>Cardamine impatiens</i>		2m
<i>Chaerophyllum temulum</i>		2a
<i>Corydalis cava</i>		2m
<i>Crataegus laevigata</i>	+	
<i>Digitalis purpurea</i>		r
<i>Euonymus europaeus</i>		+
<i>Galium aparine</i>		
<i>Hedera helix</i>	1	
<i>Hesperis matronalis</i>	2m – 2a	
<i>Hieracium glaucinum</i>		+
<i>Hypericum spec.</i>	+	

Forts. Anhang 5: Blühzeitraum und Deckungsgrad nach BRAUN-BLANQUET verändert nach (WILMANN, 1998) anderer blühender Pflanzen während der Elsbeerblüte am Standort HIRSCHBERG 2013

<i>Ilex aquifolium</i>				+		
<i>Melica uniflora</i>	4					
<i>Mespilus germanica</i>				+		
<i>Polygonatum multiflorum</i>				2a		
<i>Prunus avium</i>	1a					
<i>Rosa canina</i>		1				
<i>Stellaria nemorum</i>	2m					
<i>Teucrium scorodonia</i>	1					
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>				r		
<i>Viola riviniana</i>	1					

Anhang 6: Blühzeitraum und Deckungsgrad nach BRAUN-BLANQUET verändert nach (WILMANN, 1998) anderer blühender Pflanzen während der Elsbeerblüte am Standort PLANTAGE 2011

	20.04.2011	27.04.2011	02.05.2011
Elsbeerblüte			
<i>Brassica napus</i>		5	
<i>Crataegus laevigata</i>		1	
<i>Glechoma hederacea</i>	2m		
<i>Lamium purpureum</i>	1		
<i>Myositis spec.</i>			r
<i>Plantago lanceolata</i>			2m
<i>Rosa corymbifera</i>			1
<i>Ranunculus acris</i>			1
<i>Taraxacum officinale</i>	2a		
<i>Veronica persica</i>	+		

Anhang 7: Blühzeitraum und Deckungsgrad nach BRAUN-BLANQUET verändert nach (WILMANN, 1998) anderer blühender Pflanzen während der Elsbeerblüte am Standort PLANTAGE 2012

	01.05.2012	07.05.2012	14.05.2012
Elsbeerblüte			
<i>Alliaria petiolata</i>	1		
<i>Brassica napus</i>	5		
<i>Crataegus monogyna</i>	2		
<i>Lamium purpureum</i>	1		
<i>Lychnis flos-cuculi</i>		+	
<i>Medicago lupulina</i>			1
<i>Moehringia trinerva</i>		1	
<i>Ranunculus acris</i>	2m		
<i>Rosa canina</i>		1	
<i>Stellaria holostea</i>	2a		
<i>Taraxacum officinale</i>	2a		
<i>Veronica chamaedrys</i>		2m	
<i>Vicia sepium</i>		2m	

Anhang 8: Fruchtansatz aller Bestäubungsvarianten am Standort PLANTAGE im Jahr 2011.

30.04.2011 Blüten	Baum 1	Baum 2	Baum 3	Baum 4	Baum 5	Baum 6
Control	28	53	28	35	35	44
Prep	1	1	1	1	1	1
Auto	1	1	1	1	1	1
Apo	14	11	17	14	13	11
Self	33	17	41	56	62	56
Distant	67	39	57	32	16	20
Summe	144	122	145	139	128	133

Fruchtansatz 30.05.2011	Baum 1	Baum 2	Baum 3	Baum 4	Baum 5	Baum 6
Control	0	9	4	16	k. A.	1
Prep	1	0	0	0	0	0
Auto	1	1	1	1	0	0
Apo	12	0	17	14	0	1
Self	10	6	20	21	10	0
Distant	14	9	27	15	0	7
Summe	38	25	69	67	10	9

Fruchtansatz 24.06.2011	Baum 1	Baum 2	Baum 3	Baum 4	Baum 5	Baum 6
Control	0	7	4	13	0	1
Prep	1	0	0	0	0	0
Auto	1	1	0	0	0	0
Apo	12	0	10	14	0	0
Self	10	5	19	18	10	0
Distant	13	7	24	13	0	7
Summe	37	20	57	58	10	8

Fruchtansatz 14.07.2011						
Control	0	7	0	12	0	1
Prep	1	0	0	0	0	0
Auto	1	1	0	0	0	0
Apo	7	0	2	5	0	0
Self	10	5	11	18	10	0
Distant	13	7	24	13	0	7
Summe	32	20	37	48	10	8

Forts. Anhang 8 Fruchtansatz aller Bestäubungsvarianten am Standort PLANTAGE im Jahr 2011.

Fruchtansatz 02.08.2011	Baum 1	Baum 2	Baum 3	Baum 4	Baum 5	Baum 6
Control	0	7	0	12	0	1
Prep	1	0	0	0	0	0
Auto	1	1	0	0	0	0
Apo	4	0	2	1	0	0
Self	10	5	11	18	10	0
Distant	13	7	24	13	0	7
Summe	29	20	37	44	10	8

Fruchtansatz 28.08.2011	Baum 1	Baum 2	Baum 3	Baum 4	Baum 5	Baum 6
Control	0	7	0	12	0	1
Prep	0	0	0	0	0	0
Auto	1	1	0	0	0	0
Apo	2	0	1	0	0	0
Self	10	5	11	18	10	0
Distant	13	7	24	13	0	7
Summe	26	20	36	43	10	8

Fruchtansatz 19.09.2011	Baum 1	Baum 2	Baum 3	Baum 4	Baum 5	Baum 6
Control	0	4	0	12	0	1
Prep	0	0	0	0	0	0
Auto	1	1	0	0	0	0
Apo	2	0	1	0	0	0
Self	10	5	10	18	10	0
Distant	13	7	24	13	0	7
Summe	26	17	35	43	10	8

Anhang 9: Fruchtansatz aller Bestäubungsvarianten am Standort PLANTAGE im Jahr 2012.

Blüte 02.05.2012	Baum 1	Baum 2	Baum 3	Baum 4	Baum 5	Baum 6
Control	45	40	42	24	34	44
Prep	2	2	2	2	2	2
Auto	2	2	3	2	3	2
Apo	22	16	19	24	18	22
Self	48	47	32	26	26	30
Distant	61	41	39	37	29	44
Summe	178	146	135	113	110	142

Forts. Anhang 9: Fruchtansatz aller Bestäubungsvarianten am Standort PLANTAGE im Jahr 2012

Fruchtansatz 23.05.2012	Baum 1	Baum 2	Baum 3	Baum 4	Baum 5	Baum 6
Control	27	30	36	3	12	30
Prep	0	0	0	0	0	0
Auto	2	2	3	1	1	0
Apomixis	0	0	0	7	0	6
Self	35	39	10	9	2	16
Distant	45	38	31	17	23	35
Summe	109	109	80	37	38	87

Fruchtansatz 25.06.2012	Baum 1	Baum 2	Baum 3	Baum 4	Baum 5	Baum 6
Control	8	9	16	2	30	9
Prep	0	0	0	0	0	0
Auto	1	0	2	0	1	0
Apomixis	0	0	0	6	0	0
Self	18	17	5	3	2	5
Distant	15	21	12	6	9	16
Summe	42	47	35	17	42	30

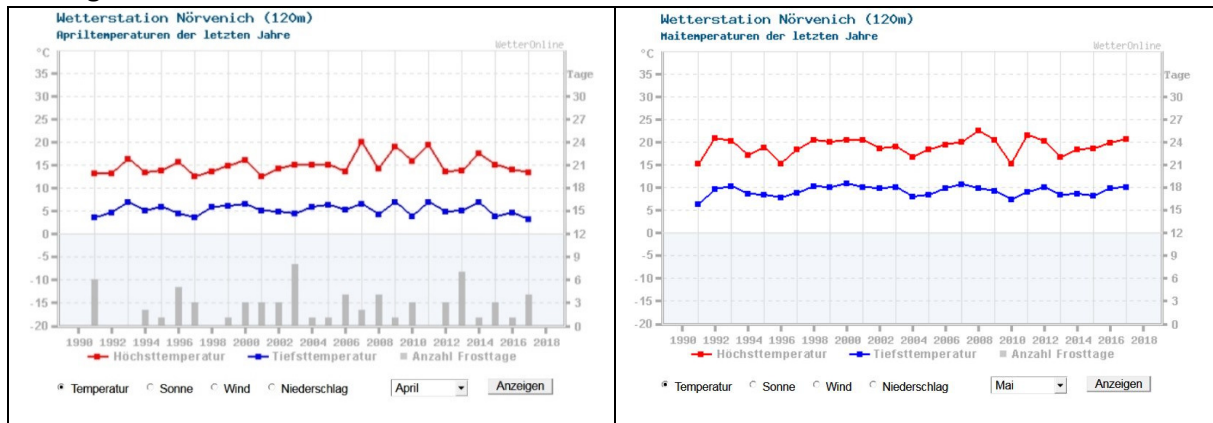
Fruchtansatz 23.07.2012	Baum 1	Baum 2	Baum 3	Baum 4	Baum 5	Baum 6
Control	5	2	11	0	0	3
Prep	0	0	0	0	0	0
Auto	0	0	0	1	0	0
Apomixis	0	0	0	4	0	0
Self	3	6	5	4	2	1
Distant	14	12	6	5	4	10
Summe	22	20	22	14	6	14

Fruchtansatz 23.08.2012	Baum 1	Baum 2	Baum 3	Baum 4	Baum 5	Baum 6
Control	5	1	9	0	0	2
Prep	0	0	0	0	0	0
Auto	0	0	0	0	0	0
Apomixis	0	0	0	0	0	0
Self	0	0	3	1	0	0
Distant	14	2	6	4	1	8
Summe	19	3	18	5	1	10

Forts. Anhang 9: Fruchtansatz aller Bestäubungsvarianten am Standort PLANTAGE im Jahr 2012

Fruchtansatz 24.09.2012	Baum 1	Baum 2	Baum 3	Baum 4	Baum 5	Baum 6
Control	5	1	10	0	0	0
Prep	0	0	0	0	0	0
Auto	0	0	0	0	0	0
Apomixis	0	0	0	0	0	0
Self	0	0	3	1	0	0
Distant	14	0	6	1	1	2
Summe	19	1	19	2	1	2

Fruchtansatz 04.10.2012	Baum 1	Baum 2	Baum 3	Baum 4	Baum 5	Baum 6
Control	5	1	10	0	0	0
Prep	0	0	0	0	0	0
Auto	0	0	0	0	0	0
Apomixis	0	0	0	0	0	0
Self	0	0	1	0	0	0
Distant	14	0	5	0	0	2
Summe	19	1	16	0	0	2

Anhang 10: Wetterdaten für den Standort PLANTAGE

Forts. Anhang 10: Wetterdaten für den Standort PLANTAGE

Tageshöchsttemperatur Analyseart Monat April 1991 bis 2016		Tageshöchsttemperatur Analyseart Monat Mai 1991 bis 2016	
Monatsanalyse Tageshöchsttemperatur April Wetterstation Norvenich		Monatsanalyse Tageshöchsttemperatur Mai Wetterstation Norvenich	
Mittel 1991 - 2016	15.1 °C	Mittel 1991 - 2016	19.0 °C
Jahr		Jahr	
2016	14.0 °C	2016	19.8 °C
2015	15.1 °C	2015	18.8 °C
2014	17.6 °C	2014	18.5 °C
2013	13.9 °C	2013	16.7 °C
2012	13.6 °C	2012	20.4 °C
2011	19.5 °C	2011	21.6 °C
2010	15.9 °C	2010	15.4 °C
2009	19.1 °C	2009	20.5 °C
2008	14.2 °C	2008	22.7 °C
2007	20.2 °C	2007	20.1 °C
2006	13.7 °C	2006	19.5 °C
2005	15.1 °C	2005	18.4 °C
2004	15.2 °C	2004	16.8 °C
2003	15.2 °C	2003	19.0 °C
2002	14.3 °C	2002	18.7 °C
2001	12.6 °C	2001	20.5 °C
2000	16.1 °C	2000	20.5 °C
1999	14.8 °C	1999	20.0 °C
1998	13.7 °C	1998	20.6 °C
1997	12.7 °C	1997	18.4 °C
1996	15.8 °C	1996	15.4 °C
1995	13.8 °C	1995	18.9 °C
1994	13.5 °C	1994	17.2 °C
1993	16.3 °C	1993	20.4 °C
1992	13.3 °C	1992	20.9 °C
1991	13.3 °C	1991	15.3 °C

Nächtl. Tiefsttemperatur Analyseart Monat April 1991 bis 2016		Nächtl. Tiefsttemperatur Analyseart Monat Mai 1991 bis 2016	
Monatsanalyse Nächtl. Tiefsttemperatur April Wetterstation Norvenich		Monatsanalyse Nächtl. Tiefsttemperatur Mai Wetterstation Norvenich	
Mittel 1991 - 2016	5.3 °C	Mittel 1991 - 2016	9.2 °C
Jahr		Jahr	
2016	4.6 °C	2016	9.8 °C
2015	3.8 °C	2015	8.3 °C
2014	6.9 °C	2014	8.7 °C
2013	5.1 °C	2013	8.5 °C
2012	4.8 °C	2012	10.1 °C
2011	6.9 °C	2011	9.1 °C
2010	3.8 °C	2010	7.3 °C
2009	7.0 °C	2009	9.2 °C
2008	4.2 °C	2008	9.9 °C
2007	6.5 °C	2007	10.8 °C
2006	5.3 °C	2006	9.8 °C
2005	6.3 °C	2005	8.5 °C
2004	5.9 °C	2004	8.0 °C
2003	4.5 °C	2003	10.0 °C
2002	4.8 °C	2002	9.8 °C
2001	5.0 °C	2001	10.1 °C
2000	6.5 °C	2000	10.9 °C
1999	6.1 °C	1999	10.2 °C
1998	5.9 °C	1998	10.3 °C
1997	3.7 °C	1997	8.8 °C
1996	4.4 °C	1996	7.9 °C
1995	6.0 °C	1995	8.5 °C
1994	5.2 °C	1994	8.7 °C
1993	6.9 °C	1993	10.3 °C
1992	4.6 °C	1992	9.6 °C
1991	3.6 °C	1991	6.3 °C

Forts. Anhang 10: Wetterdaten für den Standort PLANTAGE

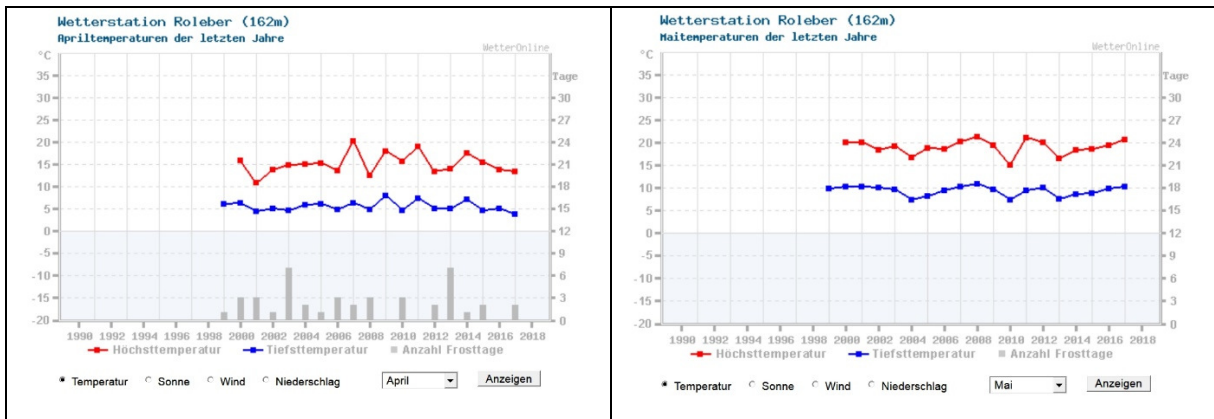
Frosttage		Analyseart	Monat	1991 bis 2016	
Monatsanalyse Frosttage April Wetterstation Nörvenich					
Mittel 1991 - 2016	2.5 Tage				
Jahr					
2016	1 Tage				
2015	3 Tage				
2014	1 Tage				
2013	7 Tage				
2012	3 Tage				
2011	0 Tage				
2010	3 Tage				
2009	1 Tage				
2008	4 Tage				
2007	2 Tage				
2006	4 Tage				
2005	1 Tage				
2004	1 Tage				
2003	8 Tage				
2002	3 Tage				
2001	3 Tage				
2000	3 Tage				
1999	1 Tage				
1998	0 Tage				
1997	3 Tage				
1996	5 Tage				
1995	1 Tage				
1994	2 Tage				
1993	0 Tage				
1992	0 Tage				
1991	6 Tage				

Frosttage		Analyseart	Monat	1991 bis 2016	
Monatsanalyse Frosttage Mai Wetterstation Nörvenich					
Mittel 1991 - 2016	0.0 Tage				
Jahr					
2016	0 Tage				
2015	0 Tage				
2014	0 Tage				
2013	0 Tage				
2012	0 Tage				
2011	0 Tage				
2010	0 Tage				
2009	0 Tage				
2008	0 Tage				
2007	0 Tage				
2006	0 Tage				
2005	0 Tage				
2004	0 Tage				
2003	0 Tage				
2002	0 Tage				
2001	0 Tage				
2000	0 Tage				
1999	0 Tage				
1998	0 Tage				
1997	0 Tage				
1996	0 Tage				
1995	0 Tage				
1994	0 Tage				
1993	0 Tage				
1992	0 Tage				
1991	0 Tage				

Forts. Anhang 10: Wetterdaten für den Standort PLANTAGE



Anhang 11: Wetterdaten für den Standort HIRSCHBERG



Forts. Anhang 11: Wetterdaten für den Standort HIRSCHBERG

Tageshöchsttemperatur				Analyseart	Monat	1999	bis	2016	Tageshöchsttemperatur				Analyseart	Monat	1999	bis	2016																																																						
Monatsanalyse				Tageshöchsttemperatur April				Monatsanalyse				Tageshöchsttemperatur Mai																																																											
Wetterstation Roleber				Wetterstation Roleber				Wetterstation Roleber				Wetterstation Roleber																																																											
Mittel 1999 - 2016		15.3 °C		Mittel 1999 - 2016		19.0 °C																																																																	
Jahr				Jahr				Jahr				Jahr																																																											
2016	13.9 °C	2016	19.5 °C	2015	15.5 °C	2015	18.7 °C	2014	17.7 °C	2014	18.5 °C	2013	14.0 °C	2013	16.6 °C	2012	13.4 °C	2012	20.0 °C	2011	19.0 °C	2011	21.1 °C	2010	15.7 °C	2010	15.2 °C	2009	18.1 °C	2009	19.5 °C	2008	12.6 °C	2008	21.3 °C	2007	20.3 °C	2007	20.4 °C	2006	13.6 °C	2006	18.6 °C	2005	15.4 °C	2005	18.8 °C	2004	15.1 °C	2004	16.7 °C	2003	14.8 °C	2003	19.2 °C	2002	13.9 °C	2002	18.4 °C	2001	11.0 °C	2001	20.2 °C	2000	15.9 °C	2000	20.1 °C	1999	- °C	1999	- °C

Nächtliche Tiefsttemperatur				Analyseart	Monat	1999	bis	2016	Nächtliche Tiefsttemperatur				Analyseart	Monat	1999	bis	2016																																																						
Monatsanalyse				Nächtliche Tiefsttemperatur April				Monatsanalyse				Nächtliche Tiefsttemperatur Mai																																																											
Wetterstation Roleber				Wetterstation Roleber				Wetterstation Roleber				Wetterstation Roleber																																																											
Mittel 1999 - 2016		5.6 °C		Mittel 1999 - 2016		9.4 °C																																																																	
Jahr				Jahr				Jahr				Jahr																																																											
2016	5.0 °C	2016	9.9 °C	2015	4.6 °C	2015	8.8 °C	2014	7.2 °C	2014	8.6 °C	2013	5.0 °C	2013	7.6 °C	2012	5.0 °C	2012	10.2 °C	2011	7.4 °C	2011	9.5 °C	2010	4.6 °C	2010	7.3 °C	2009	8.0 °C	2009	9.6 °C	2008	4.8 °C	2008	10.9 °C	2007	6.3 °C	2007	10.4 °C	2006	4.8 °C	2006	9.5 °C	2005	6.2 °C	2005	8.3 °C	2004	6.0 °C	2004	7.4 °C	2003	4.7 °C	2003	9.7 °C	2002	5.1 °C	2002	10.1 °C	2001	4.4 °C	2001	10.3 °C	2000	6.4 °C	2000	10.4 °C	1999	6.1 °C	1999	9.8 °C

Forts. Anhang 11: Wetterdaten für den Standort HIRSCHBERG

<p>Frosttage Analyseart Monat April 1999 bis 2016</p> <p>Monatsanalyse Frosttage April Wetterstation Roleber</p> <table border="1"> <tr> <td>Mittel 1999 - 2016</td> <td>2.3 Tage</td> </tr> <tr> <th>Jahr</th> <th></th> </tr> <tr><td>2016</td><td>0 Tage</td></tr> <tr><td>2015</td><td>2 Tage</td></tr> <tr><td>2014</td><td>1 Tage</td></tr> <tr><td>2013</td><td>7 Tage</td></tr> <tr><td>2012</td><td>2 Tage</td></tr> <tr><td>2011</td><td>0 Tage</td></tr> <tr><td>2010</td><td>3 Tage</td></tr> <tr><td>2009</td><td>0 Tage</td></tr> <tr><td>2008</td><td>3 Tage</td></tr> <tr><td>2007</td><td>2 Tage</td></tr> <tr><td>2006</td><td>3 Tage</td></tr> <tr><td>2005</td><td>1 Tage</td></tr> <tr><td>2004</td><td>2 Tage</td></tr> <tr><td>2003</td><td>7 Tage</td></tr> <tr><td>2002</td><td>1 Tage</td></tr> <tr><td>2001</td><td>3 Tage</td></tr> <tr><td>2000</td><td>3 Tage</td></tr> <tr><td>1999</td><td>1 Tage</td></tr> </table>	Mittel 1999 - 2016	2.3 Tage	Jahr		2016	0 Tage	2015	2 Tage	2014	1 Tage	2013	7 Tage	2012	2 Tage	2011	0 Tage	2010	3 Tage	2009	0 Tage	2008	3 Tage	2007	2 Tage	2006	3 Tage	2005	1 Tage	2004	2 Tage	2003	7 Tage	2002	1 Tage	2001	3 Tage	2000	3 Tage	1999	1 Tage	<p>Frosttage Analyseart Monat Mai 1999 bis 2016</p> <p>Monatsanalyse Frosttage Mai Wetterstation Roleber</p> <table border="1"> <tr> <td>Mittel 1999 - 2016</td> <td>0.0 Tage</td> </tr> <tr> <th>Jahr</th> <th></th> </tr> <tr><td>2016</td><td>0 Tage</td></tr> <tr><td>2015</td><td>0 Tage</td></tr> <tr><td>2014</td><td>0 Tage</td></tr> <tr><td>2013</td><td>0 Tage</td></tr> <tr><td>2012</td><td>0 Tage</td></tr> <tr><td>2011</td><td>0 Tage</td></tr> <tr><td>2010</td><td>0 Tage</td></tr> <tr><td>2009</td><td>0 Tage</td></tr> <tr><td>2008</td><td>0 Tage</td></tr> <tr><td>2007</td><td>0 Tage</td></tr> <tr><td>2006</td><td>0 Tage</td></tr> <tr><td>2005</td><td>0 Tage</td></tr> <tr><td>2004</td><td>0 Tage</td></tr> <tr><td>2003</td><td>0 Tage</td></tr> <tr><td>2002</td><td>0 Tage</td></tr> <tr><td>2001</td><td>0 Tage</td></tr> <tr><td>2000</td><td>0 Tage</td></tr> <tr><td>1999</td><td>0 Tage</td></tr> </table>	Mittel 1999 - 2016	0.0 Tage	Jahr		2016	0 Tage	2015	0 Tage	2014	0 Tage	2013	0 Tage	2012	0 Tage	2011	0 Tage	2010	0 Tage	2009	0 Tage	2008	0 Tage	2007	0 Tage	2006	0 Tage	2005	0 Tage	2004	0 Tage	2003	0 Tage	2002	0 Tage	2001	0 Tage	2000	0 Tage	1999	0 Tage
Mittel 1999 - 2016	2.3 Tage																																																																																
Jahr																																																																																	
2016	0 Tage																																																																																
2015	2 Tage																																																																																
2014	1 Tage																																																																																
2013	7 Tage																																																																																
2012	2 Tage																																																																																
2011	0 Tage																																																																																
2010	3 Tage																																																																																
2009	0 Tage																																																																																
2008	3 Tage																																																																																
2007	2 Tage																																																																																
2006	3 Tage																																																																																
2005	1 Tage																																																																																
2004	2 Tage																																																																																
2003	7 Tage																																																																																
2002	1 Tage																																																																																
2001	3 Tage																																																																																
2000	3 Tage																																																																																
1999	1 Tage																																																																																
Mittel 1999 - 2016	0.0 Tage																																																																																
Jahr																																																																																	
2016	0 Tage																																																																																
2015	0 Tage																																																																																
2014	0 Tage																																																																																
2013	0 Tage																																																																																
2012	0 Tage																																																																																
2011	0 Tage																																																																																
2010	0 Tage																																																																																
2009	0 Tage																																																																																
2008	0 Tage																																																																																
2007	0 Tage																																																																																
2006	0 Tage																																																																																
2005	0 Tage																																																																																
2004	0 Tage																																																																																
2003	0 Tage																																																																																
2002	0 Tage																																																																																
2001	0 Tage																																																																																
2000	0 Tage																																																																																
1999	0 Tage																																																																																
<p>Niederschlagsmenge Analyseart Monat April 1999 bis 2016</p> <p>Monatsanalyse Niederschlagsmenge April Wetterstation Roleber</p> <table border="1"> <tr> <td>Mittel 1999 - 2016</td> <td>45.1 mm</td> </tr> <tr> <th>Jahr</th> <th></th> </tr> <tr><td>2016</td><td>37.8 mm</td></tr> <tr><td>2015</td><td>47.6 mm</td></tr> <tr><td>2014</td><td>39.9 mm</td></tr> <tr><td>2013</td><td>35.5 mm</td></tr> <tr><td>2012</td><td>32.3 mm</td></tr> <tr><td>2011</td><td>22.1 mm</td></tr> <tr><td>2010</td><td>6.9 mm</td></tr> <tr><td>2009</td><td>83.5 mm</td></tr> <tr><td>2008</td><td>72.9 mm</td></tr> <tr><td>2007</td><td>0.3 mm</td></tr> <tr><td>2006</td><td>41.3 mm</td></tr> <tr><td>2005</td><td>67.4 mm</td></tr> <tr><td>2004</td><td>30.5 mm</td></tr> <tr><td>2003</td><td>33.3 mm</td></tr> <tr><td>2002</td><td>81.0 mm</td></tr> <tr><td>2001</td><td>75.8 mm</td></tr> <tr><td>2000</td><td>31.7 mm</td></tr> <tr><td>1999</td><td>72.2 mm</td></tr> </table>	Mittel 1999 - 2016	45.1 mm	Jahr		2016	37.8 mm	2015	47.6 mm	2014	39.9 mm	2013	35.5 mm	2012	32.3 mm	2011	22.1 mm	2010	6.9 mm	2009	83.5 mm	2008	72.9 mm	2007	0.3 mm	2006	41.3 mm	2005	67.4 mm	2004	30.5 mm	2003	33.3 mm	2002	81.0 mm	2001	75.8 mm	2000	31.7 mm	1999	72.2 mm	<p>Niederschlagsmenge Analyseart Monat Mai 1999 bis 2016</p> <p>Monatsanalyse Niederschlagsmenge Mai Wetterstation Roleber</p> <table border="1"> <tr> <td>Mittel 1999 - 2016</td> <td>69.0 mm</td> </tr> <tr> <th>Jahr</th> <th></th> </tr> <tr><td>2016</td><td>59.0 mm</td></tr> <tr><td>2015</td><td>19.3 mm</td></tr> <tr><td>2014</td><td>75.0 mm</td></tr> <tr><td>2013</td><td>122.4 mm</td></tr> <tr><td>2012</td><td>54.2 mm</td></tr> <tr><td>2011</td><td>32.7 mm</td></tr> <tr><td>2010</td><td>81.5 mm</td></tr> <tr><td>2009</td><td>73.9 mm</td></tr> <tr><td>2008</td><td>30.6 mm</td></tr> <tr><td>2007</td><td>112.2 mm</td></tr> <tr><td>2006</td><td>127.8 mm</td></tr> <tr><td>2005</td><td>111.8 mm</td></tr> <tr><td>2004</td><td>81.3 mm</td></tr> <tr><td>2003</td><td>85.0 mm</td></tr> <tr><td>2002</td><td>59.4 mm</td></tr> <tr><td>2001</td><td>18.8 mm</td></tr> <tr><td>2000</td><td>51.5 mm</td></tr> <tr><td>1999</td><td>45.8 mm</td></tr> </table>	Mittel 1999 - 2016	69.0 mm	Jahr		2016	59.0 mm	2015	19.3 mm	2014	75.0 mm	2013	122.4 mm	2012	54.2 mm	2011	32.7 mm	2010	81.5 mm	2009	73.9 mm	2008	30.6 mm	2007	112.2 mm	2006	127.8 mm	2005	111.8 mm	2004	81.3 mm	2003	85.0 mm	2002	59.4 mm	2001	18.8 mm	2000	51.5 mm	1999	45.8 mm
Mittel 1999 - 2016	45.1 mm																																																																																
Jahr																																																																																	
2016	37.8 mm																																																																																
2015	47.6 mm																																																																																
2014	39.9 mm																																																																																
2013	35.5 mm																																																																																
2012	32.3 mm																																																																																
2011	22.1 mm																																																																																
2010	6.9 mm																																																																																
2009	83.5 mm																																																																																
2008	72.9 mm																																																																																
2007	0.3 mm																																																																																
2006	41.3 mm																																																																																
2005	67.4 mm																																																																																
2004	30.5 mm																																																																																
2003	33.3 mm																																																																																
2002	81.0 mm																																																																																
2001	75.8 mm																																																																																
2000	31.7 mm																																																																																
1999	72.2 mm																																																																																
Mittel 1999 - 2016	69.0 mm																																																																																
Jahr																																																																																	
2016	59.0 mm																																																																																
2015	19.3 mm																																																																																
2014	75.0 mm																																																																																
2013	122.4 mm																																																																																
2012	54.2 mm																																																																																
2011	32.7 mm																																																																																
2010	81.5 mm																																																																																
2009	73.9 mm																																																																																
2008	30.6 mm																																																																																
2007	112.2 mm																																																																																
2006	127.8 mm																																																																																
2005	111.8 mm																																																																																
2004	81.3 mm																																																																																
2003	85.0 mm																																																																																
2002	59.4 mm																																																																																
2001	18.8 mm																																																																																
2000	51.5 mm																																																																																
1999	45.8 mm																																																																																

10 DANKSAGUNG

Mein Dank gilt insbesondere den folgenden Personen:

Vor allem bedanke ich mich bei Priv.-Doz. Dr. Jürgen Schellberg, der mir die Fertigstellung meiner Dissertation ermöglicht hat, indem er sich bereit erklärte, meine Arbeit inhaltlich und strukturell zu betreuen. Seine motivierende und herzliche Art haben maßgeblich zur Vollendung der Arbeit beigetragen. Prof. Dr. Thomas Döring spreche ich meinen Dank für die kurzfristige Übernahme des Zweitreferats aus. Seine klare Sichtweise und seine dezidierten Ratschläge eröffneten mir auch neue Blickwinkel auf einige Themengebiete meiner Arbeit. Bei Prof. em. Wolfgang Schumacher bedanke ich mich für seine wertvollen Hinweise zu pflanzensoziologischen und -physiologischen Themengebieten. Dr. Andréé Hamm gilt mein Dank für seine wertvollen Informationen zum tierökologischen Teil der Arbeit – und darüber hinaus half er mir mit seiner rheinisch-pragmatischen Sicht auf das Leben. Prof. Ralf Pude danke ich für seine Bereitschaft, den Prüfungsvorsitz zu übernehmen. Zudem möchte ich mich bei Prof. em. Dieter Wittmann bedanken, der mir 2011 ermöglicht hat, die Promotion bei ihm am Lehrstuhl zu beginnen und das Thema *Elsbeere* zu bearbeiten.

Auch für die Determinationshilfen bei den verschiedenen Tiergruppen möchte ich mich herzlich bedanken: Bei Dr. Martin Goßner (Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf, Schweiz; vorher Technische Universität München) für die schnelle Determination der Heteroptera sowie seine Hinweise zu einschlägiger Literatur. Dr. Matthias Schindler (ehemals Abteilung Tierökologie, INRES, Uni Bonn) gilt mein Dank für seine Nachbestimmung der Apiformes, Dr. Axel Ssymank (Bundesamt für Naturschutz, Bonn) für seine Nachbestimmung der Syrphidae; auch danke ich Dr. Robert Dransfield (<http://influentialpoints.com/aboutus.htm>) für die Determination von *Dysaphis aucupariae*.

Der gesamten Familie Mayer aus Michelbach (Niederösterreich) danke ich ganz herzlich für ihre Einführungen ins Elsbeerreich, die Elsbeerernte und -verarbeitung, die Gastfreundschaft und die Unterstützung bei der Vogelkartierung.

Mein Dank gilt auch den Mitarbeitern des Landesbetriebs Wald und Holz NRW, insbesondere dem Leiter des Forstamts Rhein-Sieg-Erft, Uwe Schölmerich, für die Ermöglichung der Untersuchungen sowie wichtige Informationen. Zudem danke ich den Förstern der jeweiligen Forstbetriebsbezirke, auf denen sich die beiden Elsbeerstandorte befinden; für den Standort HIRSCHBERG war es Bernd Sommerhäuser und für den Standort PLANTAGE Uwe Fandler. Beide gaben mir auch wertvolle Informationen zu den Standorten sowie zur Vermehrung der Elsbeere.

Zudem möchte ich mich bei meinen Kollegen der Abteilung Agrar- und Produktionsökologie (vormals: Tierökologie) für die Unterstützung bei der Freiland- und Laborarbeit bedanken; hier vor allem bei Ingrid Nüssle für ihre unermüdliche und tatkräftige Unterstützung bei der

Bereitstellung der umfangreichen Ausrüstung für die Freilandarbeit, ihren Support im Labor und ihre liebe Art, auf allen Ebenen zu helfen. Mein Dank geht auch an Uwe Sarter für seine tatkräftige Hilfe beim Bau der Fallen und Freilanduntensilien sowie für die richtige Musik dabei. Dr. Andréé Hamm und Dr. Heiko Schmied danke ich für die fachliche Einarbeitung in die Determination der Tiergruppen sowie Jörn Boller für viele gemeinsame Stunden geteiltes Leid, Lachanfänge und fachlichen Austausch. Für die herzliche Zusammenarbeit danke ich zudem Lars Pastrik, Marie-Rose Wirths, Catherine Fehse, Dete Papendieck, Alexandra Sollik sowie vielen Studierenden.

An meinen Arbeitgeber Cteam Consulting & Anlagenbau GmbH geht mein Dank für die Möglichkeit, unbezahlten Urlaub zu nehmen, um die Dissertation fertig schreiben zu können.

Meinem Partner Jan Anslinger danke ich für seinen unerschütterlichen Glaube an mich und dafür, dass er viele Wochenenden mit mir am Schreibtisch ausgehalten hat und für seine Unterstützung in schwierigen Phasen der Promotion. Meiner Mutter Monika Werres möchte ich von Herzen für ihren Beistand und ihre Begleitung danken. Zuletzt gilt mein größter Dank meinem Vater Udo Tschimmel, der mir während der gesamten Promotionszeit auf allen Ebenen liebevoll unterstützend zur Seite stand.