

## Der Einfluss von Klimawandel und Habitatverlust auf Bestäuber und ihre Funktionen

Ingolf Steffan-Dewenter\*

### Zusammenfassung

Klimawandel, der Verlust natürlicher Lebensräume und die Intensivierung der Landnutzung gelten als wesentliche Ursachen für die Gefährdung der Biodiversität und ökologischer Funktionen. Sozial und solitär lebende Bienen gewährleisten als Bestäuber von Wild- und Kulturpflanzen eine zentrale Funktion in terrestrischen Ökosystemen. Die Erwärmung des Klimas und die Zunahme von klimatischen Extremereignissen verändern die Verbreitung und Phänologie von Bestäubern sowie ihre Wechselbeziehungen mit Pflanzen.

Höhengradienten sind wichtige Modellsysteme, um die Anpassungen von Tier- und Pflanzenarten an klimatische Bedingungen und mögliche Konsequenzen des Klimawandels für Ökosysteme abzuschätzen. Am Beispiel von Untersuchungen in den Bayerischen Alpen und am Kilimandscharo in Tansania werden die Verteilungsmuster von Bienen und ihre Anpassungsstrategien an klimatische Bedingungen sowie mögliche Konsequenzen klimatischer Extremereignisse für die Stabilität von Bestäubernetzwerken gezeigt. In Agrarökosystemen hat der Rückgang von Bienen gravierende Konsequenzen für die Bestäubung von Kulturpflanzen. Für die Stabilität von Bestäubungsleistungen spielt dabei nicht nur die Anzahl, sondern auch die Artenvielfalt der Bestäuber eine wichtige Rolle.

### Summary

**Consequences of climate change and habitat loss on pollinators and their ecological functions.** Climate change, the loss of natural habitats, and the intensification of land use are considered as major causes for the endangerment of biodiversity and ecological functions. In terrestrial ecosystems, social and solitary bees reliably fulfil a central function as pollinators of wild plants and cultivated crops. Climate warming and the increasing occurrence of extreme weather events change the distribution and phenology of pollinators as well as their interactions with plants.

Elevation gradients are important model systems to assess not only the adaptations of animal and plant species to climatic conditions but also possible effects of climate change for ecosystems. In this article, the distribution patterns of bees, their adaptation strategies as well as possible effects of extreme weather events on the stability of plant-pollinator networks are presented based on investigations in the Bavarian Alps and at Mount Kilimanjaro (Tanzania). In agricultural ecosystems, the decline of bees has severe implications for pollination of crops. Importantly, not only the number but also the diversity of pollinators plays a major role in the stability of pollination services.

---

\* Steffan-Dewenter, Ingolf, Prof. Dr., Julius-Maximilians-Universität Würzburg, Lehrstuhl für Tierökologie und Tropenbiologie (Zoologie III), Biozentrum, Am Hubland, 97074 Würzburg; [ingolf.steffan@uni-wuerzburg.de](mailto:ingolf.steffan@uni-wuerzburg.de)

## Einführung

In der Gruppe der Bienen (Apiformes) gibt es neben den sozial lebenden Bestäubern, wie Honigbienen (*Apis mellifera*), Hummeln (*Bombus*) und einigen Arten von Furchenbienen (*Halictus*, *Lasioglossum*), unter den sog »Wildbienen« eine Fülle von solitären Bienenarten, die für die Bestäubung eine wichtige Rolle spielen. Weltweit gibt es mehr als 25 000 Bienenarten, die durch sehr unterschiedliche Merkmale und Anpassungen an ihre Lebensräume charakterisiert sind. Diese Diversität von Lebensstrategien spielt eine wichtige Rolle für die funktionelle Komplementarität dieser Bestäuber, d. h. für die wechselseitige Ergänzung der beteiligten Arten, die die Bestäubung als wichtige Ökosystemfunktion erst gewährleistet.

## Diversität der Bestäuber

Neben den Bienen gibt es viele weitere Bestäubergruppen, wie bereits angeklungen ist (vgl. Beitrag Blüthgen (2014) in diesem Band). Taxonomisch beschrieben sind global 352 000 höhere Pflanzenarten, von denen etwa 88 % (308 000 Arten) Tiere zu ihrer Bestäubung, d. h. zu ihrem Reproduktionserfolg, benötigen (Ollerton et al. 2011). Um diese Bestäubungsleistung aufrechtzuerhalten, ist eine hohe Bestäuberdiversität notwendig.

Im Verhältnis zu der Vielfalt an Wildpflanzen ernähren die Menschen sich von einer relativ geringen Anzahl von Kulturpflanzen. Innerhalb der 124 wichtigsten Kulturpflanzenarten (FAO-STAT 2014) führt Insektenbestäubung bei etwa 70 % zu einer Ertragssteigerung (z. B. Früchte, Gemüse, Nüsse, Gewürze, Ölfrüchte). Der Wert des Produktionsvolumens, das durch Insektenbestäubung sichergestellt werden kann, liegt bei etwa 152 Mrd. Euro/Jahr (Abb. 1, Klein et al. 2007, Gallai et al. 2009). Es stellt sich die Frage, ob auch bei Kulturpflanzen die Bestäuberdiversität notwendig ist oder ob z. B. die Honigbiene (*Apis mellifera*) als eine weit verbreitete und dominante Bestäuberart genügt. Im zweiten Teil meines Beitrags werde ich auf diesen Punkt noch genauer zu sprechen kommen.

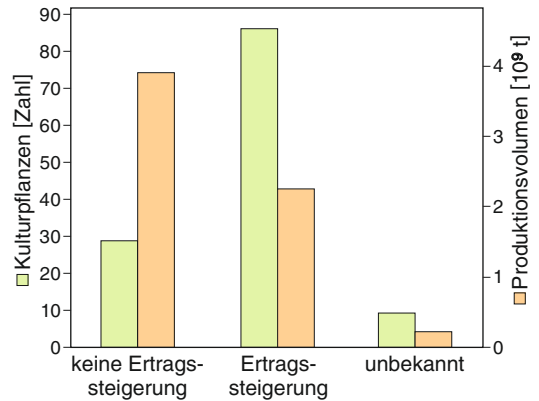


Abb. 1. Anzahl und Produktionsvolumen (in  $10^9$  Tonnen) von Kulturpflanzen, für die eine Ertragssteigerung durch Bestäubung erfolgt, im Jahr 2004. – Klein et al. (2007).

## Weltweiter Klimawandel und seine ökologischen Folgen

Zu den Effekten des sog. globalen Wandels gehören die Auswirkungen von Landnutzung und Landnutzungsintensivierung, von Pestizidanwendungen, von invasiven Arten wie der Varroamilbe (*Varroa destructor*), von Habitatverlust und -fragmentierung und von Klimawandel. Der erste Teil meines Beitrags wird sich mit dem Klimawandel beschäftigen: Welche Auswirkung hat die Veränderung des Klimas auf die Diversität der Bestäuber und perspektivisch auch auf ihre Funktion im Ökosystem?

Die Durchschnittstemperatur ist in den letzten 150 Jahren um etwa  $0,6$  °C gestiegen. Dieser Prozess hat sich in den letzten Jahrzehnten weiter beschleunigt, sodass in der jüngsten Vergangenheit ein Temperaturanstieg bis  $0,12$  °C/Dekade erfolgte. Je nachdem, welche Szenarien und Prognosen herangezogen werden, ist bis 2100 mit einem Anstieg der globalen Durchschnittstemperatur bis etwa  $4$  °C zu rechnen (IPCC 2013). Ein weiterer wichtiger Aspekt des globalen Klimawandels ist das Auftreten von Extremereignissen wie Starkniederschlägen und Stürmen. Die Häufigkeit und die Schwere von Extremereignissen sollten mit der Klimaerwärmung zunehmen (Jentsch et al. 2007, IPCC 2013).

Die ökologischen Folgen des Klimawandels sind in einigen Bereichen bereits gut dokumentiert (Walther et al. 2002). In Bezug auf die veränderte Phänologie weiß man z. B., dass im

Durchschnitt die Blüte früher beginnt, dass die Vegetationsperiode länger geworden ist und dass viele Arten früher im Jahr auftreten als noch vor 40 Jahren (z.B. Menzel et al. 2006). Für Europa wurde außerdem gezeigt, dass sich die Verbreitungsgrenzen verschoben haben. Eine Reihe von Insektengruppen hat ihre Verbreitungsgrenzen bis zu 100 km nach Norden ausgedehnt (z.B. Parmesan et al. 1999, Devictor et al. 2012).

Deutlich weniger ist über Auswirkungen des Klimawandels auf die Artenzusammensetzung und -vielfalt und über die Veränderung von Aussterberisiken bekannt. Über den Ausfall biotischer Interaktionen, beispielsweise die Bestäubung, und die Veränderung der Synchronisierung von Interaktionen durch den Klimawandel ist ebenfalls sehr wenig bekannt. So können veränderte Klimabedingungen z.B. bei ursprünglich synchron auftretenden Blüten und ihren Bestäubern zu einer Entkopplung der Interaktion bei der Blütenbestäubung führen. Aufgrund der weitgehend fehlenden empirischen Daten ist man hier verstärkt auf Modellierungen angewiesen.

### Ansätze zur Untersuchung von Klimaveränderungen

Wie lassen sich Klimaveränderungen untersuchen? Wie kann man besser verstehen, welche Konsequenzen der Klimawandel haben wird und bereits hat? Generell gibt es dazu drei Möglichkeiten:

- Dokumentation zeitlicher Veränderungen: Wenn bekannt ist, welche Arten wo vorgekommen sind und wie sie interagiert haben, lassen sich rückblickend die Folgen der Klimaveränderung dokumentieren. Für Pflanzen ist die Datenlage relativ gut, für Insekten ist sie unbefriedigend. Für Interaktion oder Ökosystemprozesse kann man retrospektiv wenig aussagen, da entsprechende Datenreihen (fast) vollständig fehlen.
- Klimagradienten als Modellsystem: Bereits Alexander von Humboldt hat anhand von Höhengradienten Aussagen über Anpassungen von Arten an bestimmte Klimabedingungen getroffen (Humboldt & Bonpland 1805/07). Wir können über diese Modellsysteme untersuchen, welche Veränderungen in den Wechselbeziehungen von Arten stattfinden und wie Arten in bestimmte klimatische Bedingungen eingemischt sind.

- Experimentelle Simulation klimatischer Veränderungen: Die Mehrzahl dieser Experimente, z.B. die Simulation von Klimaextremen, findet bisher lokal statt. Das heißt, Aussagen, wie sich experimentell simulierte Klimaveränderungen auswirken, lassen sich nur in einem lokalen klimatischen Kontext machen, aber nicht über einen Klimagradienten.

### Höhengradient: Artenvielfalt und phylogenetische Diversität von Wildbienen

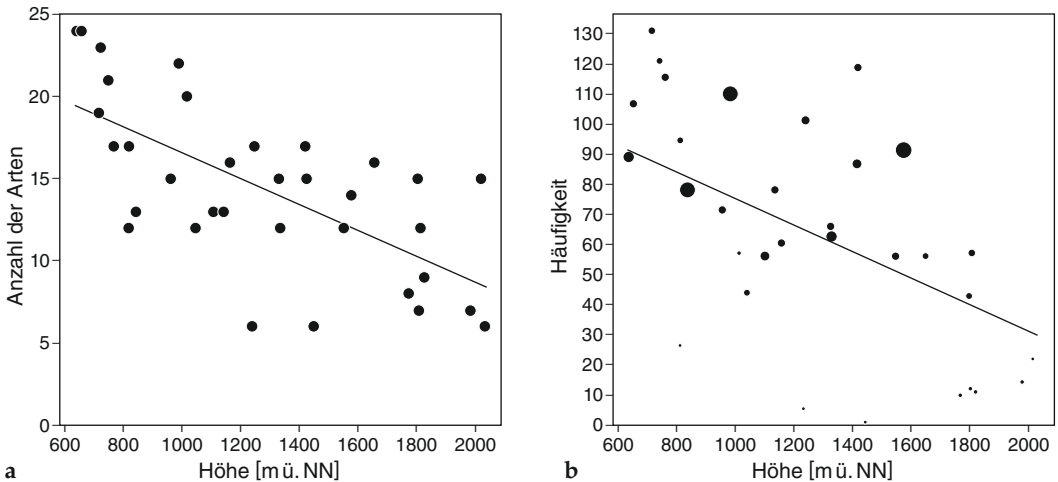
Im Rahmen des Bayerischen Forschungsvorhabens FORKAST<sup>1</sup> haben wir im Nationalpark Berchtesgaden Höhengradienten (600–2000 m) untersucht, um zu verstehen, wie sich die Artenvielfalt und die Artmerkmale entlang des klimatischen Gradienten verändern. Zusätzlich sollte eine Simulation von Extremereignissen zeigen, wie sich Interaktionen von Arten (z.B. Bestäubernetzwerke) in diesem Höhengradienten verändern.

Die insgesamt 87 Wildbienenarten mit über 2300 Individuen, die wir in diesem Gebiet gefunden haben, nehmen in ihrer lokalen Diversität und in ihrer Abundanz entlang des Höhengradienten ab (Abb. 2, Hoiss et al. 2012). Wir finden nur relativ wenige Arten, die ausschließlich in den alpinen Lebensräumen über 1500 m vorkommen, darunter die Hummelarten *Bombus gerstaeckeri*, *B. mendax*, *B. pyrenaicus* und *B. sichelii*. Das heißt, das Gros der Arten kommt bei höheren Temperaturen vor und würde theoretisch bei einer Klimaerwärmung in die Hochlagen einwandern. Was würde dann mit den alpinen Spezialisten passieren?

Eine Möglichkeit, sich dieser Frage zumindest anzunähern, ist die Analyse der phylogenetischen Diversität von Artengemeinschaften. Dahinter steckt die Idee, dass die Zusammensetzung von Artengemeinschaften durch unterschiedliche Mechanismen bestimmt wird:

- In tieferen Lagen werden Artengemeinschaften

1 FORKAST: Auswirkungen des Klimas auf Ökosysteme und klimatische Anpassungsstrategien, 2009–2012, gefördert vom Bayerischen Staatsministerium für Wissenschaft, Forschung und Kunst im Rahmen des »Klimaprogramms Bayern 2020«; Sprecher: Prof. Dr. C. Beierkuhnlein, Universität Bayreuth.



**Abb. 2.** Anzahl der Arten (a) und Häufigkeit (b, gewichtet nach Pflanzenbedeckung, min.: 0,41 %, max.: 10,44 %) von Wildbienen entlang eines Höhengradienten (600–2000 m, Nationalpark Berchtesgaden). a:  $F = 11,25$ ,  $p = 0,002$ ; b:  $F = 9,76$ ,  $p = 0,004$ . – Hoiss et al. (2012).

ten primär durch Konkurrenz um Ressourcen getrieben, dadurch wird eine größere Merkmalsvariation in der Gemeinschaft etabliert («overdispersion»).

- In Hochlagen werden Artengemeinschaften primär durch die herrschenden Umweltbedingungen geprägt («environmental filtering»); in den Gemeinschaften kommen dann phylogenetisch verwandte Arten vor, die relativ ähnliche Artmerkmale aufweisen.

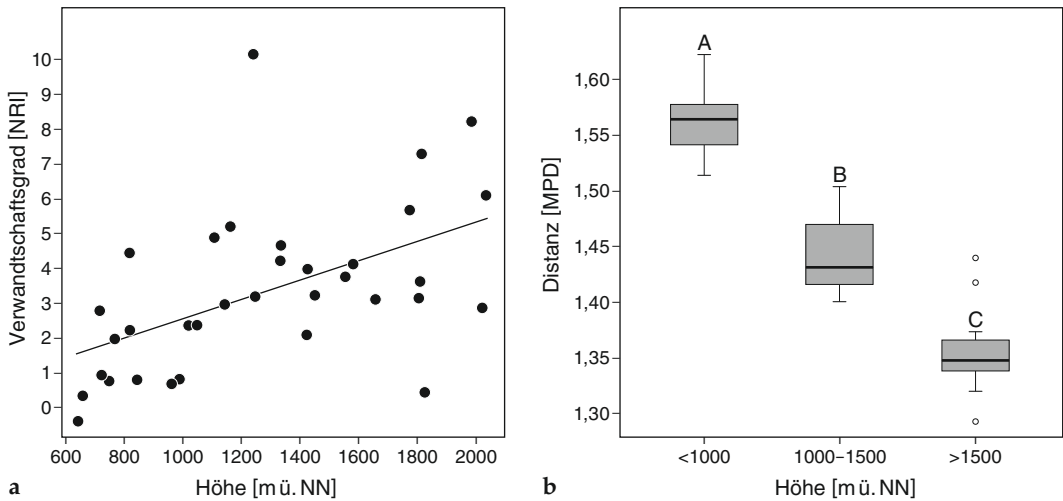
Dies lässt sich durch die Berechnung der phylogenetischen Verwandtschaft einer solchen Gemeinschaft untersuchen. Bei den Wildbienengemeinschaften in den Hochlagen liegt diese deutlich höher als in den Tieflagen (Abb. 3a, Hoiss et al. 2012), d. h., wir haben eine Bestätigung der Hypothese, dass in Tieflagen eher eine Merkmalsvielfalt durch Nutzung unterschiedlicher Ressourcen selektiert wird, während in den Hochlagen relativ ähnliche, eng verwandte Arten auftreten. Ein Vergleich der Gemeinschaften zwischen verschiedenen Standorten auf drei Höhenlagen bestätigt dies (Abb. 3b).

### Höhengradient: Artmerkmale von Wildbienen

Im Rahmen einer DFG-Forschergruppe<sup>2</sup> untersuchen wir am Kilimandscharo entlang eines Höhengradienten (700–4600 m), der von tropischen Savannenlebensräumen bis zu afroalpinen Vegetationszonen führt, auf 60 Untersuchungsflächen die Verbreitung und die Artmerkmale von Wildbienen.

Neben der Artenvielfalt und der phylogenetischen Verwandtschaft haben wir v. a. die innerartliche und zwischenartliche Merkmalsvariation über den Höhengradienten untersucht (Classen et al., in Vorber.). Unsere Daten zeigen, dass die mittlere Größe der Wildbienenarten, die in einer Gemeinschaft auftreten, mit zunehmender Höhe abnimmt. In Bezug auf die Größe der Einzelindividuen werden im Gesamttrend die Individuen einer Art jedoch größer, wenn man die Veränderung der Population über den Höhengradienten betrachtet. Eine mögliche Erklärung wäre, dass die begrenzte Verfügbarkeit und Zugänglichkeit von Nahrungsressourcen in höheren Lagen die Größe der Vorkommen der Arten begrenzt, wäh-

2 DFG-Forschergruppe1246: Kilimanjaro ecosystems under global change: Linking biodiversity, biotic interactions and biogeochemical ecosystem processes, Beginn 2010, Sprecher: Prof. Dr. I. Steffan-Dewenter, Universität Würzburg.



**Abb. 3.** Phylogenetische Verwandtschaft (net relatedness index NRI) entlang eines Höhengradienten (600–2000 m, Nationalpark Berchtesgaden) (a) und phylogenetische Distanz (mean phylogenetic distances MPD) in drei Höhenbereichen (b) bei Wildbienen. a:  $F=10,63$ ,  $p=0,003$ ; b:  $F=93,04$ ,  $p=0,001$ . – Hoiss et al. (2012).

rend physiologische Zusammenhänge zu einer Selektion auf größere Individuen innerhalb einer Art führen. Ein interessantes Muster ergibt sich, wenn man die Länge der Vorderflügel im Verhältnis zur Körpergröße betrachtet. Die Relation nimmt über den Höhengradienten zu, d. h., die Flügelfläche muss zunehmen, damit das Körpergewicht in der dünner werdenden Luft getragen werden kann.

### Auswirkungen klimatischer Extremereignisse auf Pflanze-Bestäuber-Netzwerke

Um die Auswirkungen klimatischer Extremereignisse auf Bestäubernetzwerke (vgl. Beitrag Blüthen (2014) in diesem Band) zu untersuchen, haben wir entlang eines Höhengradienten (600–2000 m, Nationalpark Berchtesgaden) auf 15 Standorten je 3 Klimaereignisse simuliert (Hoiss et al., in Vorber.): einen Dürrestress, der ein 1000-jährliches Dürreereignis simuliert, eine verfrühte Schneeschmelze (durch Entfernen von Schnee) und eine verzögerte Schneeschmelze (durch Aufhäufung von Schnee).

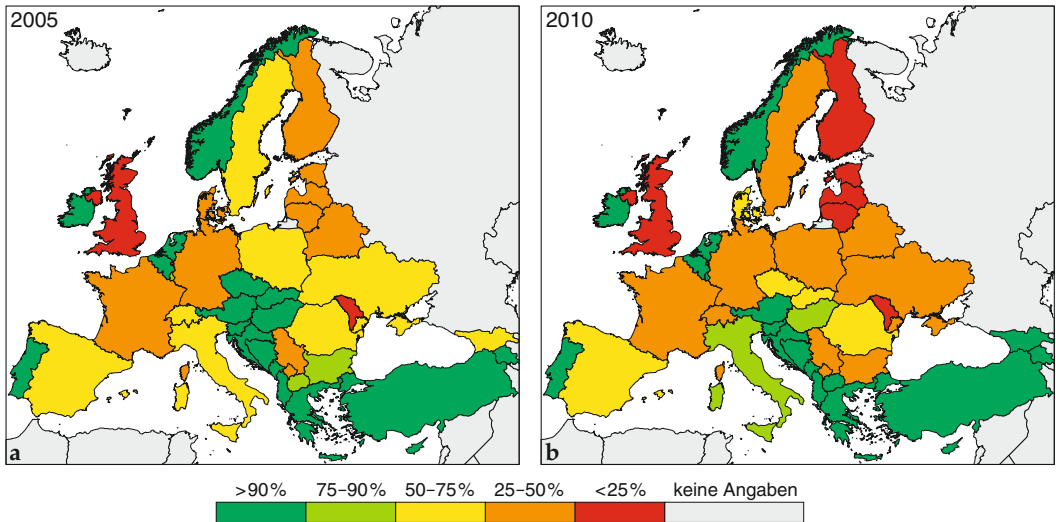
Auf den Kontrollflächen nimmt die Netzwerkspezialisierung über den Höhengradienten ab, d. h., Bestäuberinteraktionen in Hochlagen sind weniger spezialisiert als in tieferen Lagen. Anders ausgedrückt: Im Mittel wird in Hochlagen eine Pflanzentyp von mehr verschiedenen Insektenar-

ten bestäubt und eine Insektenart bestäubt mehr verschiedene Pflanzenarten als in tieferen Lagen. Daraus würde man folgern, dass die höher gelegenen Bestäubernetzwerke auf Extremereignisse weniger sensitiv reagieren als die tiefer gelegenen, da generalistische Netzwerke robuster, d. h. stabiler gegenüber einer Störung sein sollten.

Interessanterweise führt Trockenstress in den Hochlagen zu einer Zunahme der Netzwerkspezialisierung. Das deutet darauf hin, dass die generalistischen Netzwerke auf den Hochlagen-Kontrollflächen stärker auf ein Extremereignis reagieren als zunächst zu erwarten wäre.

### Bestäubung von Kulturpflanzen

Der Anteil von Kulturpflanzen, die über Insekten bestäubt werden, hat in den letzten 50 Jahren deutlich zugenommen (Klein et al. 2007, Aizen et al. 2008). Auf der anderen Seite gibt es in Mitteleuropa relativ geringe Honigbienendichten (vgl. Beitrag Moritz (2014) in diesem Band). Stellt man die Fläche von Kulturpflanzen, die eine Insektenbestäubung erfordern, den Dichten von Honigbienenvölkern gegenüber, so sind in Deutschland (und anderen Ländern Europas) weniger als 50 % der erforderlichen Bienenvölker verfügbar (Abb. 4, Breeze et al. 2014). Wir beobachten aber auch einen Verlust von Lebensräumen und eine steigende Intensität der Landnutzung



**Abb. 4.** Zur Verfügung stehendes Angebot an Honigbienenvölkern im Verhältnis zu der für die Bestäubungsleistung in der landwirtschaftlichen Produktion benötigten Völkerzahlen für Europa im Jahr 2005 (a) und 2010 (b). – Nach Breeze et al. (2014).

und damit einhergehend eine Reduktion von Bestäuberdiversität und -häufigkeit (vgl. Beitrag Blüthgen (2014) in diesem Band). Daher stellt sich die Frage, ob genügend Bestäuber vorhanden sind, um die Kulturpflanzen in Agrarlandschaften in ausreichendem Maß zu bestäuben.

Wir haben anhand verschiedener Studien einen Gradienten von Landschaften abgebildet, von monotonen Agrarlandschaften mit intensiver Landnutzung bis hin zu vielfältigen Landschaften, in denen es mehr naturnahe Lebensräume und potenzielle Bestäuberhabitate gibt. In diesem Landschaftsgradienten haben wir untersucht, wie sich die Abundanz und Diversität von Bestäubern verändert und welche Auswirkung dies auf den Frucht- bzw. Samenansatz der jeweiligen Kulturpflanzen hat. Die Untersuchungen wurden in Deutschland an Erdbeeren, in Frankreich an Kürbis, in Schweden an Raps, in England an Ackerbohnen und in Polen an Buchweizen durchgeführt (Bartomeus et al. 2014). Exemplarisch werden im Folgenden die Ergebnisse für Erdbeeren dargestellt.

### **Einfluss der Häufigkeit von Bestäubern auf den Ertrag**

Erdbeeren (*Fragaria*) sind auf Insektenbestäubung angewiesen, um große und vollständige Früchte auszubilden. Werden sie windbestäubt oder erlaubt man nur Selbstbestäubung, bleiben die Früchte deutlich kleiner (Abb. 5). Werden Erdbeeren in Agrarlandschaften angebaut, in denen es einen hohen Anteil an halbnatürlichen Nicht-Ackerlandhabitaten gibt, erfahren sie relativ hohe Blütenbesucherraten, während die Besucherraten in vorwiegend ackerbaulich genutzten Landschaften gering sind (Abb. 6). Die Besucherraten sind positiv mit dem Frischgewicht der Erdbeeren korreliert (Abb. 7), d. h., hohe Besucherraten sind notwendig, um eine entsprechende Fruchtausbildung zu gewährleisten. Der Wert der Bestäubungsleistung lässt sich aus dem Ertragswert der Erdbeeren nach aktuellen Marktpreisen und der Ertragssteigerung durch Insektenbestäubung berechnen. Er liegt bei etwa 760 €/ha (nach Angaben von K. Krewenka et al., unveröffentlicht).

Um nachzuweisen, dass es sich bei diesen Ergebnissen um ein generelles Muster und nicht um einen Einzelfall handelt, wurden viele Einzelstudien über die Bestäuberdiversität und über Blütenbesucherraten in einer Studie zusammenggeführt. Es zeigte sich, dass sowohl die



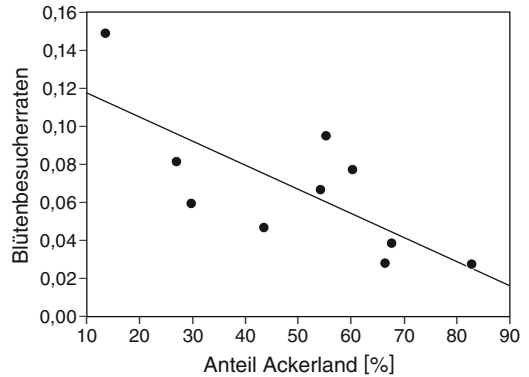
**Abb. 5.** Frucht der Erdbeere (*Fragaria*) nach Insekten-, Wind- und Selbstbestäubung. – Fotos: Kristin Krewenka.

Artenvielfalt als auch die Besucherraten mit der Entfernung zu potenziellen Bestäuberhabitaten deutlich zurückgehen (Ricketts et al. 2008).

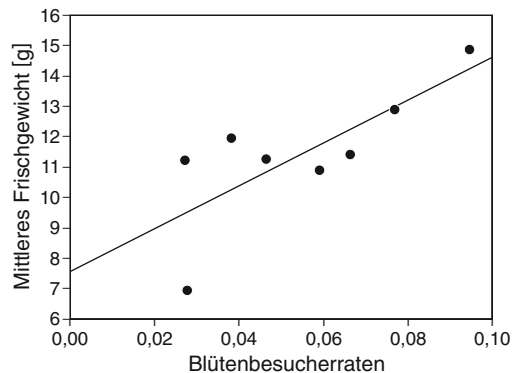
### Einfluss der Diversität von Bestäubern auf den Ertrag

Eine Reihe von Studien zeigt, dass für einzelne Kulturpflanzen nicht nur die Abundanz der Bestäuber, sondern auch die Bestäuberdiversität wichtig ist, um einen hohen Fruchtansatz zu erzielen. Abbildung 8 zeigt für Hochlandkaffee (*Coffea arabica*), einer sehr wichtigen tropischen Cash Crop, die Steigerung des Fruchtansatzes mit zunehmender Anzahl der Bienenarten (Klein et al. 2003). Ähnliches wurde für Süßkirschen (*Prunus avium*) in Niedersachsen nachgewiesen; auch hier hängt der Fruchtansatz von den Besucherraten und von der Anzahl der Bienenarten in der umgebenden Landschaft ab (Holzschuh et al. 2012).

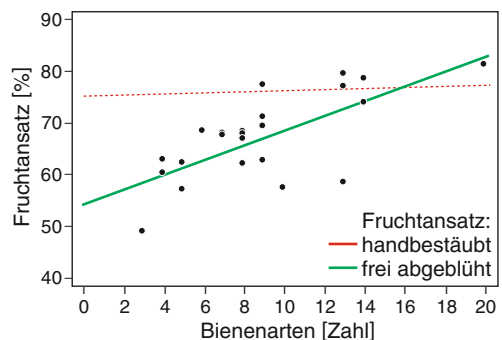
Um nachzuweisen, dass die Bestäuberdiversität generell eine wichtige Rolle für die Stabilität und die Qualität von Erträgen spielt, haben wir global Studien zusammengetragen, die sich mit der Bestäubung von Kulturpflanzen beschäftigen (41 Kulturpflanzenarten, 600 Flächen). Es zeigte sich, dass neben der Honigbiene auch viele andere Bestäuber quantitativ eine Rolle spielen (Garibaldi et al. 2013). Eine Metaanalyse ergab, dass in allen Fällen die Korrelation von der Zahl an Wildbienen mit dem Frucht- bzw. Samenansatz positiv war, während dies bei den Honigbienen nur für einen Teil der Studien der Fall war. Zwischen der Pollendeposition und dem Fruchtansatz, der durch Honigbienen verursacht wird, besteht jedoch eine große Diskrepanz, d. h., Honigbienen übertragen relativ viel Pollen, aber der daraus resultierende Fruchtansatz ist, relativ gesehen, geringer. Bei den Wildbienen und anderen Insekten liegen Pollenübertragung



**Abb. 6.** Blütenbesucherraten (Besuche/150 Blüten) auf Erdbeerefeldern in Abhängigkeit vom Ackerlandanteil (in %) der umgebenden Landschaft. – Nach Daten von K. Krewenka et al. (unveröffentlicht).



**Abb. 7.** Mittleres Frischgewicht von Erdbeeren (in g) in Abhängigkeit von der Blütenbesucherrate. – Nach Daten von K. Krewenka et al. (unveröffentlicht).



**Abb. 8.** Fruchtansatz (in %) bei Kaffee (*Coffea arabica*) in Abhängigkeit von der Anzahl der bestäubenden Bienenarten. – Klein et al. (2003).

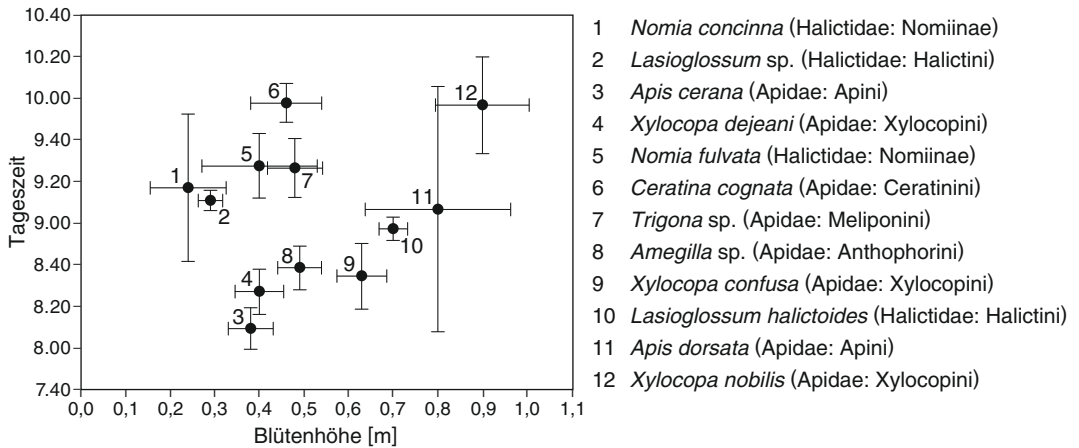


Abb. 9. Zeitpunkt (Uhrzeit) des Bestäuberbesuchs und besuchte Blütenhöhe (in m) für unterschiedliche Bestäuberarten. – Hoehn et al. (2008).

und Fruchtsatz dagegen näher beieinander. Aus den Daten lässt sich ableiten, dass nur das Zusammenspiel, d. h. die Komplementarität von Honigbienen und Wildbienen einen hohen und stabilen Fruchtsatz gewährleistet (Garibaldi et al. 2013).

geschützten Bereich der Krone, während andere Wildbienenarten freie Bereiche nutzen (Brittain et al. 2012). Das heißt, bei Starkwind kann nur eine Vielfalt von Bestäubern, die eine unterschiedliche Robustheit gegenüber klimatischen Extremen zeigen, einen guten Fruchtsatz gewährleisten.

### Ursachen für die Diversitätseffekte

Was sind die Ursachen für diese Diversitätseffekte? Warum genügt es nicht, wenn ein Bestäuber in ausreichender Abundanz vorhanden ist, um die entsprechende Bestäubungsleistung zu gewährleisten? Hierfür gibt es eine Reihe möglicher Mechanismen (vgl. Beitrag Blüthgen (2014) in diesem Band). So nutzen z. B. unterschiedliche Bienenarten eine Blütenressource sowohl zu verschiedenen Zeiten als auch an verschiedenen Höhen einer Pflanze (Abb. 9, Hoehn et al. 2008). Das heißt, eine der Erklärungen wäre, dass die Blütenressourcen einer Kulturpflanze vollständiger besucht und bestäubt werden, wenn viele Bestäuberarten vorhanden sind.

Ein weiterer Mechanismus betrifft die durch Diversität bewirkte Risikominimierung (Portfolio-Effekt). In den Mandelplantagen in Kalifornien fliegen die Honigbienen bei geringer Windgeschwindigkeit relativ breit in den oberen Kronenbereich der Bäume, während Fliegen nur einen kleineren Teil der Bäume und nur im unteren Kronenbereich besuchen. Bei starkem Wind dagegen fliegen die Honigbienen nur in geringem Ausmaß und nur in einem kleinen,

### Fazit

- Die vorgestellten Studien zum Klimawandel zeigen, dass Höhengradienten als wertvolle Modellsysteme verwendet werden können, um die Anpassungen von Arten an klimatische Bedingungen und die möglichen Konsequenzen des globalen Klimawandels abzuschätzen. Als besonders vielversprechend erscheint die Kombination von Höhengradienten mit der experimentellen Simulation klimatischer Extremereignisse. Auch wenn die Folgen des Klimawandels derzeit nur unvollständig vorherzusagen sind, deuten eine Reihe von Ergebnissen darauf hin, dass alpine Ökosysteme besonders betroffen sein werden. So ist die Konkurrenzstärke alpiner Arten aufgrund der Anpassung an extreme Klimabedingungen geringer als bei Tieflandarten, daher sind alpine Arten vermutlich anfälliger gegenüber der Einwanderung von Arten aus tieferen Lagen. Ein weiterer bisher unberücksichtigter Risikofaktor ist die mögliche Ausbreitung von Pathogenen (z. B. von generalistischen Tiefland- auf spezialisierte alpine Hummelarten). Die geringere Stabilität



von Bestäubernetzwerken nach klimatischen Extremereignissen in Hochlagen ist ein weiteres Indiz für bisher unbekanntes Risiken des Klimawandels für alpine Lebensräume.

- In mitteleuropäischen Agrarökosystemen hat der Rückgang von Honigbienen und Wildbienen zur Folge, dass eine flächendeckende Bestäubung von Kulturpflanzen nicht mehr gewährleistet ist. Aktuelle Studien zeigen insbesondere, dass nur artenreiche Bestäubergemeinschaften hohe und stabile Erträge gewährleisten können. Das heißt, Honigbienen und Wildbienen ergänzen sich und sind gemeinsam notwendig, um die notwendige Komplementarität von Artmerkmalen und eine Risikostreuung zu erzielen. Aus diesem Grund sollten Agrarumweltmaßnahmen eine nachhaltige und ökologische Landwirtschaft sowie den Erhalt naturnaher und blütenreicher Lebensräume zum Ziel haben, um artenreiche Bestäubergemeinschaften zu erhalten und damit die Bestäubung und Ertragssicherheit der zahlreichen insektenbestäubten Kulturpflanzen zu gewährleisten.

## Literatur

- Aizen, M. A., L. A. Garibaldi, S. A. Cunningham & A. M. Klein. 2008. Long-term global trends in crop yield and production reveal no current pollination shortage but increasing pollinator dependency. – *Current Biology*, 18 (20): 1572–1575.
- Bartomeus, I., S. G. Potts, I. Steffan-Dewenter, B. E. Vaissière, M. Woyciechowski, K. M. Krewenka, T. Tscheulin, S. P. Roberts, H. Szentgyörgyi, C. Westphal & R. Bommarco. 2014. Contribution of insect pollinators to crop yield and quality varies with agricultural intensification. – *PeerJ*, 2: e328, doi: 10.7717/peerj.328
- Blüthgen, N. 2014. Auswirkung der Landnutzung auf Bestäubernetzwerke. – In: Bayer. Akademie der Wissenschaften (Hrsg.): *Soziale Insekten in einer sich wandelnden Welt. Rundgespräche der Kommission für Ökologie*, 43. Pfeil, München: 99–109.
- Breeze, T. D., B. E. Vaissière, R. Bommarco, T. Petanidou, N. Seraphides, L. Kozák, J. Scheper, J. C. Biesmeijer, D. Kleijn, S. Gyldekenærne, M. Moretti, A. Holzschuh, I. Steffan-Dewenter, J. C. Stout, M. Pärtel, M. Zobel & S. G. Potts. 2014. Agricultural policies exacerbate honeybee pollination service supply-demand mismatches across Europe. – *PLoS ONE*, 9(1): e82996, doi: 10.1371/journal.pone.0082996
- Brittain, C., C. Kremen & A.-M. Klein. 2013. Biodiversity buffers pollination from changes in environmental conditions – *Global Change Biology*, 19(2): 337–676.
- Classen et al. (in Vorbereitung).
- Devictor, V., C. van Swaay, T. Brereton, L. Brotons, D. Chamberlain, J. Heliölä, S. Herrando, R. Julliard, M. Kuussaari, Å. Lindström, J. Reif, D. B. Roy, O. Schweiger, J. Settele, C. Stefanescu, A. Van Strien, C. Van Turnhout, Z. Vermouzeck, M. WallisDeVries, I. Wynhoff & F. Jiguet. 2012. Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. – *Nature Climate Change*, 2: 121–124.
- FAOSTAT. 2014. FAO Statistical Programme of Work. – Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rom; <http://faostat3.fao.org/faostat-gateway/go/to/home/E> [abgerufen am 21.07.14] (Production: Crops).
- Gallai, N., J. M. Salles, J. Settele & B. E. Vaissiere. 2009. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. – *Ecological Economics*, 68(3): 810–821.
- Garibaldi, L. A., I. Steffan-Dewenter, R. Winfree, M. A. Aizen, R. Bommarco, S. A. Cunningham, C. Kremen, L. G. Carvalheiro, L. D. Harder, O. Afik, I. Bartomeus, F. Benjamin, V. Boreux, D. Cariveau, N. P. Chacoff, J. H. Dudenhöffer, B. M. Freitas, J. Ghazoul, S. Greenleaf, J. Hipólito, A. Holzschuh, B. Howlett, R. Isaacs, S. K. Javorek, C. M. Kennedy, K. M. Krewenka, S. Krishnan, Y. Mandelik, M. M. Mayfield, I. Motzke, T. Munyuli, B. A. Nault, M. Otieno, J. Petersen, G. Pisanty, S. G. Potts, R. Rader, T. H. Ricketts, M. Rundlöf, C. L. Seymour, C. Schüepp, H. Szentgyörgyi, H. Taki, T. Tschamtké, C. H. Vergara, B. F. Viana, T. C. Wanger, C. Westphal, N. Williams & A. M. Klein. 2013. Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. – *Science*, 339(6127): 1608–1611.
- Hoehn, P., T. Tschamtké, J. M. Tylianakis & I. Steffan-Dewenter. 2008. Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. – *Proceedings of the Royal Society B*, London, 275(1648): 2283–2291.
- Hoiss, B., J. Krauss, S. G. Potts, S. Roberts & I. Steffan-Dewenter. 2012. Altitude acts as an environmental filter on phylogenetic composition, traits and diversity in bee communities. – *Proceedings of the Royal Society B*, London, 279(1746): 4447–4456.
- Hoiss et al. (in Vorbereitung).
- Holzschuh, A., J.-H. Dudenhöffer & T. Tschamtké. 2012. Landscapes with wild bee habitats enhance pollination, fruit set and yield of sweet cherry. – *Biological Conservation*, 153: 101–107.
- Humboldt, A. de & A. Bonpland. 1805. *Essai sur la géographie des plantes; accompagné d'un tableau physique des régions équinoxiales*. – Levrault, Schoell et Compagnie, Paris, 155 S. (Ideen zu einer Geographie der Pflanzen nebst einem Naturgemälde der Tropenländer, 1807. Cotta, Tübingen, 182 S.)
- IPCC. 2013. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Stocker, T. F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung,

- A. Nauels, Y. Xia, V. Bex & P. M. Midgley (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, UK, New York, NY, USA, 1535 S.
- Jentsch, A., J. Kreyling & C. Beierkuhnlein. 2007. A new generation of climate-change experiments: events, not trends. – *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(7): 365–374.
- Klein, A.-M., I. Steffan-Dewenter & T. Tschardt. 2003. Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. – *Proceedings of the Royal Society B*, London, 270(1518): 955–961.
- Klein, A. M., B. E. Vaissiere, J. H. Cane, I. Steffan-Dewenter, S. A. Cunningham, D. Kremen & T. Tschardt. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. – *Proceedings of the Royal Society B*, London, 274(1608): 303–313.
- Menzel, A., T. H. Sparks, N. Estrella, E. Koch, A. Aasa, R. Ahas, K. Alm-Kübler, P. Bissolli, O. Braslavská, A. Briede, F. M. Chmielewski, Z. Crepinsek, Y. Curnell, Å. Dahl, C. Defila, A. Donnelly, Y. Filella, K. Jatczak, F. Mâge, A. Mestre, Ø. Nordli, J. Peñuelas, P. Pirinen, V. Remišová, H. Scheifinger, M. Striz, A. Susnik, A. J. H. van Vliet, F.-E. Wielgolaski, S. Zach & A. Zust. 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. – *Global Change Biology*, 12(10): 1969–1976.
- Moritz, R. F. 2014. Die Ursachen des weltweiten Bienensterbens. – In: Bayer. Akademie der Wissenschaften (Hrsg.): *Soziale Insekten in einer sich wandelnden Welt. Rundgespräche der Kommission für Ökologie*, 43. Pfeil, München: 87–94.
- Ollerton, J., R. Winfree & S. Tarrant. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? – *Oikos*, 120(3): 321–326.
- Parmesan, C., N. Ryrholm, C. Stefanescu, J. K. Hill, C. D. Thomas, H. Descimon, B. Huntley, L. Kaila, J. Kullberg, T. Tammaru, W. J. Tennent, J. A. Thomas & M. Warren. 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. – *Nature*, 399(6736): 579–583.
- Ricketts, T. H., J. Regetz, I. Steffan-Dewenter, S. A. Cunningham, C. Kremen, A. Bogdanski, B. Gemmill-Herren, S. S. Greenleaf, A. M. Klein, M. M. Mayfield, L. A. Morandin, A. Ochieng', S. G. Potts & B. F. Viana. 2008. Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? – *Ecology Letters*, 11(5): 499–515.
- Walther, G.-R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J.-M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg & F. Bairlein. 2002. Review. Ecological responses to recent climate change. – *Nature*, 416(6879): 389–395.

## Diskussion

**S. Renner:** Bei dem Vergleich der Artengemeinschaften auf verschiedenen Höhenstufen haben Sie im Hochlandbereich weniger phylogenetische Diversität festgestellt als in tiefen Lagen. Wie haben Sie die Artenzahl korrigiert? Es ist theoretisch ja gar nicht anders möglich, wenn die Artenzahl im Tiefland höher ist.

**I. Steffan-Dewenter:** Wir haben für die Artenzahl korrigiert, das heißt, wir haben zufällige Subsamples von den Artengemeinschaften genommen. Wir haben dabei die minimale Artenzahl, die auch in den höheren Lagen vorkommt, als Basis genommen und für diese Artenzahl aus einem zufälligen Subsample jeweils die phylogenetische Verwandtschaft berechnet. Trotz dieser Korrektur sind die dargestellten Muster deutlich zu erkennen.

**K. Freier:** Sie haben sich bei den Höhengradienten auch auf die Insekten bezogen. Wenn Sie bei Ihren Experimenten zu Extremereignissen räumlich begrenzt künstliche Bedingungen herstellen, wie stellen Sie sicher, dass wirklich die Insektenpopulation betroffen ist und nicht nur die Pflanzenpopulation?

**I. Steffan-Dewenter:** Das ist wie bei jedem lokalen Experiment: Man kann natürlich nicht die ganze umgebende Landschaft einschließlich der Bestäuberpopulation manipulieren, sondern in diesem Fall nur die Reaktion der Pflanzen, die Blühphänologie und zum Beispiel die Qualität von Nektar und Pollen. Aber man kann sich auch vorstellen, dass solche Extremereignisse wie Dürrestress oder Veränderung der Schneeschmelze relativ kleinskalig erfolgen. Generell war es für uns sehr spannend zu sehen, wie so eine experimentelle Manipulation der Blühphänologie sich auf die Interaktionen mit den Bestäubern auswirkt.

**P. Rosenkranz:** Wenn ich es richtig verstanden habe, gibt es keine Korrelation zwischen dem Ertrag in Mandelplantagen und der Zahl der Honigbienenvölker. Warum geben dann die kalifornischen Mandelbauern Millionen Dollar für ihre Bienenvölker aus? Und gibt es bei bestimmten Blüten eine Überbestäubung? Das wird beim

Apfel oft diskutiert, wo man im Grunde gar nicht so viele Bestäuber braucht oder will, wie sie in Apfelbaumanlagen vorkommen.

**I. Steffan-Dewenter:** Wenn die Mandelbauern Honigbienen in ihre Systeme bringen, erfolgt dies, weil es in den intensiv bewirtschafteten Mandelplantagen viele Gebiete gibt, in denen keine wild lebenden Bestäuber vorkommen, wie Alexandra Klein sehr schön gezeigt hat.<sup>1</sup> Es handelt sich um eine extrem intensive Form der Landwirtschaft, in der die Bestäuberdiversität minimiert wurde und in der die Mandelbauern zu 99 Prozent in diesen Flächen von Honigbienen abhängen. Insofern ist die Einzelaussage, die ich vorgestellt hatte, eher darauf zurückzuführen, dass in diesem Fall vermutlich die Honigbienenendichten überall relativ konstant waren, weil überall Honigbienenvölker aufgestellt wurden. Aber das ändert natürlich nichts an der Grundaussage und auch nichts daran, dass auch im Mandelanbau eine höhere Bestäuberdiversität für die Mandelbauern von Vorteil wäre, weil sie dadurch eine Risikostreuung hätten und eine höhere Ertragssicherheit, wenn bestimmte klimatische Extreme auftreten.

**W. Tanner:** Sie haben sehr überzeugend dargestellt, dass die Vielfalt unserer Ernährung sehr abhängig ist von den Insekten. Dennoch sollte man erwähnen, dass 70 Prozent unserer Ernährung von windbestäubten Pflanzen stammen, nämlich den Süßgräsern, und das gilt auch für die fleischliche Ernährung – denken Sie an Weizen, Reis, Mais und die übrigen Getreidearten oder an Zuckerrohr: Die große Masse unserer Nahrung stammt von windbestäubten Pflanzen.

**I. Steffan-Dewenter:** Es ist natürlich vollkommen richtig, dass das Gros der Grundnahrungsmittel, wie Getreide, Reis und Mais, nicht von Insektenbestäubung abhängt. Aber es gibt einen sehr schönen Film, den ein französischer Kollege von

<sup>1</sup> Klein, A. M., C. Brittain, S. D. Hendrix, R. Thorp, N. Williams & C. Kremen. 2012. Wild pollination services to California almond rely on semi-natural habitat. – *Journal of Applied Ecology*, 49(3): 723–732.

mir gedreht hat. Er hat von einem Marktstand in Südfrankreich nach und nach alle Kulturpflanzen weggenommen, die von Insektenbestäubung abhängen. Da blieb nicht mehr viel übrig. Wenn man sich vorstellt, wie unsere Ernährung ohne insektenbestäubte Kulturpflanzen aussähe, dann wäre das ziemlich dürrftig.

**U. Kinkel:** Ich habe noch eine Frage zu der Menge an Bestäuber. Sie haben gesagt, dass in Europa wahrscheinlich zu wenige Honigbienenvölker vorhanden sind, um die nötige Bestäubungsleistung zu erbringen. Wir haben heute schon gehört, dass es in der Kalahari mehr Völker gibt als in Europa. Aber kommt es nicht auch auf die Menge der Bienen an, die in einem Volk leben? Ich bin überzeugt, dass unsere Völker unvergleichbar mehr Bienen enthalten als die wilden Bienenvölker in Afrika und daher die Bienendichte bei uns höher ist, als die Grafiken das vermuten lassen.

**I. Steffan-Dewenter:** Das sind natürlich alles sehr grobe Betrachtungen. Neben der Anzahl der Völker spielt ja auch die Verteilung der Völker eine große Rolle und darüber ist bisher keine Aussage gemacht worden. Darüber kann man aber eine indirekte Aussage machen über die Studien, die ich hier teilweise vorgestellt habe. Generell ist es sicher so, dass Imker ihre Völker nicht mehr unbedingt in die Agrarlandschaft stellen, sondern eher in naturnahe Bereiche, und es gibt inzwischen auch sehr viele »Stadtimker«. Ich war gerade in Celle auf einer Veranstaltung, wo gezeigt wurde, dass die Imker in den Städten im Durchschnitt mehr Honig ernten und weniger Probleme mit Pestizidrückständen haben als die »Landimker«, die in der Agrarlandschaft imkern. Insofern kommt das sicher noch dazu. Wenn wir Mittelwerte für die Bienenvölkerdichten angeben, sagt das sehr wenig darüber aus, ob wirklich flächendeckend in der Agrarlandschaft genügend Honigbienenvölker aufgestellt werden.