



Universiteit  
Leiden  
The Netherlands

## **The structure of flower visitation webs: how morphology and abundance affect interaction patterns between flowers and flower visitors**

Stang, M.

### **Citation**

Stang, M. (2007, October 30). *The structure of flower visitation webs: how morphology and abundance affect interaction patterns between flowers and flower visitors*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/12411>

Version: Not Applicable (or Unknown)

License: [Licence agreement concerning inclusion of doctoral thesis in the Institutional Repository of the University of Leiden](#)

Downloaded from: <https://hdl.handle.net/1887/12411>

**Note:** To cite this publication please use the final published version (if applicable).

## Deutsche Zusammenfassung

Es ist noch nicht so lange her, dass die Beziehungen zwischen Blüten und Bestäubern als überwiegend spezialisiert und eng aneinander angepasst betrachtet wurden, das heißt, dass die Mehrzahl der von Tieren bestäubten Pflanzenarten überwiegend durch eine oder einige wenige verwandte Tierarten bestäubt wird und deutliche Anpassungen an diese zeigt. Das Konzept der blütenökologischen Stiltypen spiegelt diese Sicht wider. Unter einem Stiltyp versteht man eine charakteristische Kombination von Blütenmerkmalen, die den Bau, die Physiologie and das Verhalten einer bestimmten Blütenbesuchergruppe repräsentiert. Dabei werden die Pflanzenarten nach der Tiergruppe, an die sie Anpassungen zeigen, benannt. Beispiele sind Bienenblumen, die an die Bestäubung durch Bienen angepasst sind, Falterblumen, die an Falter angepasst sind oder Vogelblumen, die an Vögel angepasst sind. Die Vorstellung, dass die Wechselbeziehungen zwischen Blüten und Blütenbesuchern überwiegend spezialisiert sind, scheint aber vor allem eine Folge davon zu sein, dass vornehmlich Arten mit spezialisierten Wechselbeziehungen untersucht wurden. Die Analyse von vollständigen Pflanzen-Blütenbesucher-Gemeinschaften hat dagegen gezeigt, dass spezialisierte Wechselbeziehungen zwischen Blüten und Blütenbesuchern eher die Ausnahme als die Regel sind. Die Pflanzen werden oft von mehreren Tiergruppen besucht und der Grad der Spezialisierung (hier Anzahl der Arten) kann zwischen einem und mehreren Dutzend Interaktionspartnern betragen. Und nicht nur der Grad der Spezialisierung innerhalb von Pflanzenarten und Tierarten variiert deutlich, auch der Grad der Spezialisierung jener Partner, mit denen eine Art Beziehungen aufweist, kann sehr unterschiedlich sein. Das vorherrschende Muster ist asymmetrisch.

Das bedeutet, dass Pflanzen, die von vielen Tierarten besucht werden, vor allem von Tieren besucht werden, die ihrerseits wenige Pflanzenarten besuchen, und Pflanzenarten, die von wenigen Tierarten besucht werden, diese wiederum viele Pflanzenarten besuchen. Dasselbe Prinzip gilt auch aus der Sicht der Blütenbesucher.

Die Ursachen, die zu den Unterschieden in der Anzahl Interaktionspartner und den daraus folgenden Interaktionsmustern in Blütenpflanzen-Blütenbesucher-Gemeinschaften führen, sind bislang noch nicht eingehend untersucht worden. In dieser Doktorarbeit testete ich die Bedeutung von zwei einfachen Regeln, die für die Strukturierung von Interaktionsmustern zwischen Blüten und Blütenbesuchern von Bedeutung sein könnten. Die erste Regel ist auf der Beobachtung basiert, dass die Belohnung, die Blüten anbieten um potentielle Bestäuber anzulocken (z.B. Nektar), unterschiedlich tief in der Blüte verborgen ist. Die zweite Regel bezieht sich auf die Beobachtung, dass Blütenbesucherindividuen dazu tendieren, sich im Verhältnis zu den verfügbaren Blütenressourcen gleichmäßig über die Pflanzen zu verteilen. Ich testete die Bedeutung dieser Regeln, indem ich die beobachteten Interaktionsmuster in einer mediterranen Blüten-Blütenbesucher-Gemeinschaft mit Mustern verglichen habe, die entstehen, wenn diese Regeln in verschiedenen Kombinationen in Monte-Carlo Simulationsmodellen berücksichtigt werden. Auf Grund der morphologischen Merkmale, die ich testen wollte, habe ich in dieser Untersuchung die Analyse auf jene Pflanzenarten beschränkt, die Nektar produzieren sowie auf jene Insektenarten, die in der Blüte nach Nektar suchen.

In KAPITEL 2 testete ich drei Merkmale, die potentiell die Morphologie möglicher Besucher einschränken: die Tiefe und den Durchmesser von Blütenstrukturen, die den Nektar bergen, und die Größe von Blütenteilen, die potentiell als Landeplatz dienen können. Zusätzlich testete ich die Bedeutung der Blütenmenge für die Anzahl der Blütenbesucherarten. Ich stellte die Hypothese auf, dass umso stärker die Größenbeschränkung ist und umso weniger Blüten eine Pflanzenart aufweist, desto weniger Besucherarten auf dieser Pflanzenart zu finden sein werden. Ich fand tatsächlich, dass die Tiefe und der Durchmesser der Nektarröhre und die Anzahl Blüten sehr gut die Anzahl der Blütenbesucherarten zu erklären vermag. Die Größe der Blüteteile, die als

Landeplatz dienen können, beschränkte dagegen die Körpergröße der Besucher nicht und stand auch nicht im Zusammenhang mit der Anzahl der Besucherarten. Die potentielle Anzahl jener Blütenbesucherarten im lokalen Artenpool, die einen längeren und dünneren Rüssel als die Nektarröhre einer Pflanzenart haben, war signifikant positiv korreliert mit der beobachteten Anzahl Besucherarten. Ich konnte auch zeigen, dass die beobachteten Besucher eine zufällige Auswahl aus der Menge der potentiellen Besucher darstellte. Die beobachtete und die erwartete mittlere Rüssellänge waren hoch korreliert.

In KAPITEL 3 argumentierte ich weiter, dass sofern die Größe und die Menge der Blüten die Anzahl der Blütenbesucher beschränkt, diese Regeln auch in der Lage sein sollten vorherzusagen, ob eine Pflanzenart von spezialisierten oder unspezialisierten Blütenbesuchern besucht wird. Das bedeutet, dass diese Regeln auch die allgemein in Pflanzen-Blütenbesucher-Gemeinschaften beobachtete Asymmetrie der Interaktionsmuster erklären können sollte. Die Monte-Carlo Simulationen zeigten, dass sowohl morphologische Einschränkungen (Nektartiefe) als auch die Häufigkeit des Vorkommens dieser Arten im Artenpool in der Lage waren, asymmetrische Interaktionsmuster auf dem Niveau der Gemeinschaft zu generieren. Jedoch ermöglichte nur die Nektartiefe art-spezifische Vorhersagen über den Grad der Asymmetrie zu machen. Daraus kann man schließen, dass asymmetrische Interaktionsmuster in erster Linie ein Resultat der Größenbeschränkung sind. Nur wenn die Besucher das Größenkriterium erfüllen, das heißt ihre Rüssel länger sind als die Nektarröhre, spielen wahrscheinlichkeitsbestimmte Interaktionen, welche proportional zur Häufigkeit dieser Arten im Artenpool sind, eine Rolle.

Im zweiten Teil von KAPITEL 3 untersuchte ich die möglichen Konsequenzen dieser Regeln für die Aussterbewahrscheinlichkeiten von Arten. Die Simulationsmodelle gaben die Möglichkeit abzuschätzen, ob asymmetrische Wechselbeziehungen in der Lage sind, das Aussterberisiko von Spezialisten und Generalisten anzugleichen, eine Behauptung die gelegentlich in der Literatur zu finden ist. Ich stellte die Hypothese auf, dass, selbst wenn die Stabilität in asymmetrisch strukturierten Gemeinschaften höher ist als in zufällig oder symmetrisch strukturierten Gemeinschaften, das durch Zufallsprozesse bedingte kurzfristige

Aussterberisiko für morphologisch spezialisierte Arten größer sein sollte als für nicht spezialisierte Arten. Die Simulationen ließen in der Tat erkennen, dass eine durch eine Größenbeschränkung verursachte Asymmetrie das kurzfristige Aussterberisiko von Spezialisten und Generalisten nicht angleicht. Die Größenbeschränkung führte zu einem größeren Aussterberisiko für morphologisch spezialisierte Arten. In dem untersuchten System waren Spezialisten seltener als Generalisten. Deshalb führte das Einbeziehen der Häufigkeit in die Simulationsmodelle dazu, dass der Unterschied im Aussterberisiko zwischen Spezialisten und Generalisten weiter vergrößert wurde.

Als letzten Schritt (KAPITEL 4) testete ich den Einfluss der Größenbeschränkung und der Frequenzverteilung auf das Maß der Übereinstimmung von Rüssellänge und Nektarröhre. Der Grad der Übereinstimmung kann ein bedeutsamer Faktor sein, der Besuchsraten und Bestäubungs-effizienz der Blütenbesucher beeinflusst. Ein vorhersagbares Maß der Übereinstimmung verschafft den Blüten die Möglichkeit, sich an die vorherrschende Morphologie der Blütenbesucher anzupassen. Wenn es wahr ist, dass die Größenbeschränkung den Grad der Spezialisierung einer Art bestimmt, dann sollten generalistische Pflanzen von einer großen Anzahl Blütenbesuchern besucht werden, deren Rüssellänge nicht gut an die Tiefe der Nektarröhren der Blüten angepasst ist. In diesem Fall sollte also die Übereinstimmung gering sein. Diese Erwartung lässt jedoch außer Betracht, dass sobald sich die Blütenbesucher proportional zur Häufigkeit der Arten im Artenpool über die Pflanzenarten verteilen, die Frequenzverteilung der Merkmale innerhalb der Pflanzen- und Tierarten den Grad der morphologischen Übereinstimmung beeinflusst. Ich konnte anhand einfacher analytischer Modelberechnungen zeigen, dass unter der Annahme einer Größenbeschränkung und unter der Annahme von Blütenbesuchen proportional zur Frequenz der Merkmale, die Frequenzverteilung eine große Rolle spielt. Nimmt die Anzahl der Arten oder Individuen mit zunehmender Rüssellänge ab (wie zum Beispiel bei einer schiefen Verteilung mit einem Schwerpunkt auf der linken Seite – vergleichbar mit einer log-normalen Verteilung), und nimmt die Anzahl der Pflanzenarten oder Individuen mit zunehmender Nektartiefe zu (wie bei einer gespiegelten log-normalen Verteilung), dann passen Rüssellängen und Nektartiefen sowohl

für Generalisten als auch für Spezialisten gut zueinander. Das gilt in diesem Fall sowohl für die Pflanzen als auch für die Tiere. Alle anderen Verteilungen und Verteilungskombinationen (z.B. alle Rüssellängen oder Nektartiefen kommen gleich häufig vor, beide nehmen ab oder beide nehmen zu) führen theoretisch zu größeren Diskrepanzen für morphologisch generalistische Arten (Pflanzen mit offen dargebotenem Nektar und Blütenbesucher mit langen Rüsseln).

Die Analyse des untersuchten mediterranen Bestäubungswebs ergab, dass sowohl Rüssellängen als auch Nektarröhren log-normal verteilt waren (die meisten Arten verfügten über kurze Rüssel oder wenig tief verborgenen Nektar). Dies galt sowohl für die Verteilung basierend auf Artenzahlen als auch auf Individuenzahlen. Weiterhin konnte ich zeigen, dass Blütenbesucher mit einem langen Rüssel eine schlechtere Übereinstimmung mit den Nektarröhren der von ihnen besuchten Pflanzenarten zeigten als dies bei Blütenbesuchern mit einem kurzen Rüssel der Fall war. Dahingegen unterschieden sich Pflanzenarten mit offen dargebotenem oder tief verborgenem Nektar kaum voneinander. Für beide Pflanzengruppen galt, dass die Besucher in einem hohen Maß in ihrer Größe zu den Blüten passten. Das beobachtete Maß der Übereinstimmung entsprach sowohl für die Tiere als auch für die Pflanzen den auf Basis des analytischen Modells zu erwarteten Grad der Übereinstimmung. Zusammenfassend lässt sich sagen, dass schon jene beiden einfachen Regeln zu einem hohen Maße vorhersagen konnten, inwieweit Rüssellängen und Nektarröhren zueinander passen, was nochmals die Bedeutung dieser Regeln unterstreicht. Die beobachteten Abweichungen von den Modellerwartungen können schließlich als Ausgangspunkt genommen werden, um den potentiellen Einfluss weiterer Faktoren zu untersuchen, wie zum Beispiel die Konkurrenz zwischen den Blütenbesuchern oder Präferenzen bestimmter Blütenbesucher für bestimmte Nektartiefen oder Nektarmengen.

### **Allgemeine Schlussfolgerungen**

In dieser Doktorarbeit habe ich zeigen können, dass die Kombination von zwei einfachen Regeln zu einem überraschend großen Maß die beobachteten Interaktionsmuster von Blüten und Blütenbesuchern erklären können. Diese Regeln waren zum einen die Größenbeschränkung, die die Tiefe der Nektarbergung den Rüssellängen der potentiellen

Blütenbesucher auferlegt, und zum anderen, dass die Blütenbesuche sich proportional zur Häufigkeit von Nektartiefen und Rüssellängen im lokalen Artenpool über die Arten verteilen. Um die Interaktionsmuster zu beschreiben, benutzte ich den Grad der Spezialisierung, den Grad der Asymmetrie der Interaktionen und den Grad der morphologischen Übereinstimmung von Rüssellängen und Nektarröhren. Größenbeschränkungen und Interaktionen proportional zur Häufigkeit der Arten konnten weitgehend die beobachteten Unterschiede in der Anzahl der Interaktionspartner erklären (den Grad der Spezialisierung). Beide Regeln waren auch in der Lage, das beobachtete asymmetrische Interaktionsmuster zu generieren: Generalistische Pflanzenarten werden vor allem von spezialistischen Blütenbesuchern besucht und spezialistische Pflanzenarten von generalistischen Blütenbesuchern. Das bedeutet, dass Pflanzenarten, die den Blütenbesuchern kaum morphologische Beschränkungen auferlegen, überwiegend von Tieren besucht werden, die morphologisch in ihrer Blütenwahl beschränkt sind und dass Pflanzenarten, die den Blütenbesuchern deutliche morphologische Beschränkungen auferlegen, überwiegend von Tieren besucht werden, die in ihrer Blütenwahl morphologisch nicht einschränkt sind. Beide Regeln können auch relativ gut den beobachteten Grad der Übereinstimmung von Rüssellänge und Nektarröhre vorhersagen. Der Grad der morphologischen Übereinstimmung wird stark beeinflusst von den Frequenzverteilungen der Merkmale im lokalen Artenpool. Diese ähnelte sowohl bei den Nektarröhren als auch bei den Rüssellängen einer log-normalen Verteilung, wie sie charakteristisch für die Körpermassenverteilungen von Tieren ist. Diese Ergebnisse zeigen auf wie wichtig es ist, zum einen diejenigen morphologischen Merkmale zu finden, die eine Einschränkung für die Interaktionen zwischen Blüten und Bestäubern darstellen und zum anderem die Verteilungsmuster dieser Merkmale im lokalen Artenpool festzustellen. Dies ist essentiell für die Konstruktion realistischer Simulationsmodelle. Diese Modelle bilden ein wichtiges Hilfsmittel, um die Interaktionsmuster zwischen Pflanzen und Bestäubern auf dem Niveau von ganzen Gemeinschaften zu verstehen. Die Kenntnis über Interaktionsmuster und der ihnen zugrunde liegenden Ursachen ist daneben unentbehrlich für das Verständnis der Evolution von Pflanzen und ihren Bestäubern und kann auch eine wichtige Basis für einen besseren Erhalt der Artenvielfalt bilden.