

Diss. ETH No. 19624

# **Plant Diversity Effects on Plant-Pollinator Interactions in Urban and Agricultural Settings**

A dissertation submitted to the  
ETH ZÜRICH

for the degree of  
DOCTOR OF SCIENCES

presented by  
ERNEST IRENEUSZ HENNIG  
Degree in Environmental Science  
(Comparable to Msc (Master of Science))  
University Duisburg-Essen  
born 09th February 1977  
in Świebodzice (Poland)

accepted on the recommendation of  
Prof. Dr. Jaboury Ghazoul, examiner  
Prof. Dr. Felix Kienast, co-examiner  
Dr. Simon Leather, co-examiner  
Prof. Dr. Alex Widmer, co-examiner

2011

# Abstract

Most flowering plants require insects as agents of pollen transfer for successful reproduction by seed. The efficiency of the pollination process at an individual plant level may be affected by the richness and density of the surrounding plant community, as well as the structure of the wider landscape, all of which might affect the abundance of pollinators and the pattern of flower visitation among species and individuals. Plants can interact in competitive or facilitative manner in attracting flower visitors, and this might be reflected in seed set. This thesis aims to investigate questions in the field of pollination ecology. I thought to first examine how facilitative interactions differ among plant species in terms of attracting the two flower visiting invertebrate families, Apidae and Syrphidae. A following study then explored the effect of plant species richness and flower density on seed set of two plant species, which differed in terms of their bee and syrphid pollinator communities. I moved thereafter from semi-natural landscape to urban landscapes and investigated how a plant species interacts with sympatric in the urban environment in terms of attracting flower visitors generally, as well as bees and its main visitor specifically. The final chapter investigates the impact of the urban matrix on the diversity and abundance of flower visitors.

Considering plant interactions for visits of pollinating insects (Chapter 2), there were only competitive interactions with increasing plant species richness and heterospecific floral density for one of the four studied plant species *Anchusa officinalis* (L.), *Centaurea cyanus* (L.), *Centaurea jacea* (L.s.l.), and *Chrysanthemum praecox* (HORVATIĆ). Bee visits were negatively influenced by heterospecific floral density only in *C. praecox*, and syrphid visits declined with increasing heterospecific floral density and plant species richness only in *C. praecox*. Significant differences in visitor diversity and visitation frequency between the four plant species can explain the results. Indeed, the three plant species that were unaffected by plant species richness and heterospecific floral density were mainly pollinated by honeybees and bumble bees. Plants being visited by social bee species may therefore interact less with co-occurring plant species, while plant species visited by syrphids and bees to a similar extent are more likely subjected to competition with other plant species.

As visitor species richness differs among plant species, competitive or facilitative interactions

among plant species for pollination, and the outcome of such interactions in terms of seed set, might depend on the degree of generalization of pollinators' visitation to plant species. Thus plants which flowers are pollinated by a wide range of insects might be more likely involved in interactions (competitive or facilitatory) than those pollinated by few specialist pollinators. I explored this idea by comparing seed set and pollinator visitation in two plant species, *Borago officinalis*, pollinated by bees (mainly by bumblebees), and *Sinapis alba*, a generalist species pollinated by a wide variety of bees and syrphids. Community plant species richness positively affected seed set of the more specialized plant species, *Borago officinalis*, but had no impact on the species richness of its visitor community. Floral density of all plant species had a positive effect on seed set in *Borago officinalis*, but only when floral visits increased. The generalist plant, *Sinapis alba*, had reduced seed set when visitor species richness increased in species-poor plant treatments, while floral density positively affected seed set when visitor species richness increased. The results indicated that plant species richness and floral density had different and often interacting impacts on seed set in two plant species that contrast in their degree of pollinator specialization. The limited number of species compared precludes broader generalization, although the results suggest that interactions among plants for pollinator services depend on the degree of generalization in the visitor community.

In urban environments plant and animal communities are expected to be altered in comparison to (semi-)natural environments due to fragmentation and alteration of habitats, pollution, disturbance, and introduction of non-native plant and animal species. I considered plant species interactions in the context of two landscape metrics: extent and edge density of green area in an urban ecosystem. Correlations of flower visits per flower of the focal plant, *Trifolium pratense*, with the two landscape metrics showed that extent of green area affect pollinator visitation more than edge density of green area. The correlation coefficients increased with geographic scale. I also showed that the extent of green area affected plant-plant interactions for floral visits by bees in that with increasing extent of green area co-occurring plant species seemed to have less negative impact on visits by bees to *T. pratense*. This suggests that competitive effects among plant species for pollinator visits are relaxed at larger extent of green areas. This effect, however, was influenced by the frequency of the main visitor *Bombus pascuorum*. Excluding *B. pascuorum* only heterospecific flower abundance interacted with the extent of green area negatively on visits by the remaining bees. Effects of plant communities on visitation patterns of plants thus need to take into account landscape factor and visitor composition to explain their impact.

Diversity of and visits by flower visitors might also be shaped by the landscape structure interacting with local plant community diversity. The influence of extent and edge density of green areas on the diversity of bees and syrphids and on the local plot visits by bees, bees without the most common visitor species, the honeybee *Apis mellifera*, and syrphids were investigated separately, in relation to local plant diversity and abundance.

Correlation coefficients between the response variables and the extent of green area increased with scale (except for plot visits by all bees), while edge density varied over the scale from 20 to 200 m radius considerably except for syrphid diversity as well as bee and syrphid plot visits. Variation of bee and syrphid diversity as well as syrphid plot visits are thus better explained by patterns at larger scales, while the extent of green area was more important than green area edge density. The different impact of the urban landscape on foraging of bees and syrphids with regards to plant diversity and floral abundance implies that management activities in the urban environment need to take into account the urban structure.

# Zusammenfassung

Die meisten Blütenpflanzen benötigen Insekten als Vektoren für Pollentransfer und eine erfolgreiche Reproduktion. Die Effizienz des Bestäubungsprozesses auf der Ebene einer einzelnen Pflanze kann durch den Reichtum an Arten in der Pflanzengesellschaft, deren Blütendichte und der Landschaftsstruktur beeinträchtigt werden, welche ebenso die Vielfalt der Bestäuber und die Abundanz der Blütenbesuche beeinflussen. Pflanzen können Betreff ihrer Blütenbesuche miteinander konkurrieren oder einander unterstützend interagieren, das sich im reproduktiven Erfolg widerspiegeln kann. Die vorliegende Dissertation untersucht Fragen bezüglich der Interaktion von Pflanzen um Bestäuberdienste in (semi-)natürlichen und urbanen Gebieten sowie den Effekt der urbanen Landschaft auf Pflanze-Bestäuber-Interaktionen.

Im ersten Schritt wurden positive Interaktionen zwischen Pflanzen hinsichtlich des Einflusses auf Blütenbesuche durch die Wirbellosenfamilien Bienen (Apidae) und Schwebfliegen (Syrphidae) untersucht. Eine nachfolgende Studie untersuchte dann die Wirkung des Artenreichtums und der Blütendichte auf die Samenproduktion in zwei Pflanzenarten, die sich im Bezug auf ihre Bestäubergemeinschaften unterscheiden. Im Anschluß daran wurde der Blick von naturnahen Landschaften auf urbane Landschaften geschwenkt und untersucht, wie eine Pflanzenart in einem urbanen Ambiente mit sympatrischen Arten im Hinblick auf Blütenbesuche von allen potentiellen Bestäuberarten, Bienen und ihrem wichtigsten Besucher interagiert. Das letzte Kapitel analysiert die Auswirkungen der urbanen Matrix auf die Vielfalt sowie Häufigkeit von blütenbesuchenden Insekten.

Bei der Untersuchung von Pflanzen-Interaktionen bezüglich der Besuche von Bestäubern (Kapitel 2), liessen sich nur kompetitive Wechselwirkungen mit zunehmender Artenzahl und Blütendichte von heterospezifischen Pflanzen bei einer der vier untersuchten Pflanzenarten *Anchusa officinalis* (L.), *Centaurea cyanus* (L.), *Centaurea jacea* (L.s.l.) und *Chrysanthemum praecox* (HORVATIĆ) feststellen. Die Blütenbesuche durch Bienen nahmen mit steigender Blütendichte heterospezifischer Arten nur bei der Art *C. praecox* ab, während Blütenbesuche durch Schwebfliegen mit zunehmender Blütendichte wie auch Artenzahl an Pflanzen ebenso nur in *C. praecox* abnahmen. Dieses Ergebnis kann durch die signifikanten Unterschiede in der Vielfalt und

Häufigkeiten an Blütenbesuchen zwischen den vier Pflanzenarten erklärt werden. So wurden die drei Pflanzenarten, deren Blütenbesuche nicht durch den Artenreichtum und der Blütendichte heterospezifischer Arten beeinflusst waren vor allem von den sozialen Honigbienen und Hummeln besucht. Pflanzen, welche demnach vor allem von sozialen Bienenarten besucht werden, könnten daher weniger mit sympatrischen Pflanzenarten interagieren, während jene Pflanzenarten, die sowohl von Schwebfliegen wie Bienen in annähernd gleichem Umfang besucht werden eher einem Wettbewerb um Blütenbesuche mit anderen Pflanzenarten unterliegen.

Da der Artenreichtum an Besuchern sich zwischen Pflanzenarten unterscheidet, können kompetitive sowie unterstützende Wechselwirkungen zwischen Pflanzenarten für die Bestäubung und damit deren Ausgang auf die Samenproduktion vom Ausmaß der Zusammensetzung der Bestäubergemeinschaft abhängen. Pflanzen, deren Blüten von einer Vielzahl an Insekten bestäubt werden sind möglicherweise eher in Interaktionen (Wettbewerb oder mutualistische bzw. kommensalistische Interaktionen) involviert als jene, die von wenigen Insektenarten bestäubt werden. Dem liegt zugrunde, daß bei einem größeren Besucherpool eine höhere Wahrscheinlichkeit besteht, daß es Arten gibt, die mehrere Pflanzen besuchen. Ich untersuchte diese Idee durch den Vergleich von Samenproduktion und Bestäuberbesuchen in den zwei Pflanzenarten, *Borago officinalis*, die von Bienen (hauptsächlich von Hummeln) bestäubt wurde, und *Sinapis alba*, eine Pflanzenart mit einem größerem Besucherspektrum bestehend aus Bienen und Schwebfliegen. Eine Zunahme der Pflanzendiversität hatte einen positiven Effekt auf die Samenproduktion von *Borago officinalis*, jedoch nicht auf das Artenreichtum ihrer Besucher. Im Gegensatz dazu produzierte *Sinapis alba* weniger Samen mit zunehmender Pflanzendiversität, wenn zugleich der Artenreichtum an Besucher sich erhöhte. Die Blütendichte aller Pflanzenarten hatte einen positiven Effekt auf die Samenproduktion von *Borago officinalis*, jedoch nur, wenn die Zahl an Blütenbesuchen ebenso zunahm. Im Vergleich wirkte sich die Blütendichte zwar auch positiv auf die Samenproduktion in *S. alba* aus, doch nur wenn die Artenvielfalt an Besuchern sich zugleich erhöhte. Diese Ergebnisse zeigen, dass die Pflanzendiversität und die Blütendichte unterschiedlich und oft miteinander wechselwirkende Auswirkungen auf die Samenproduktion in zwei Pflanzenarten haben, die sich in ihren Bestäubergemeinschaften unterscheiden. Die begrenzte Zahl von Pflanzenarten, die in dem Experiment genutzt wurde, lassen jedoch eine Verallgemeinerung der Ergebnisse in Bezug auf andere Pflanzen weniger zu, gleichwohl lassen die Ergebnisse die Vermutung zu, daß Wechselwirkungen zwischen Pflanzen um Bestäuberdienste von der Zusammensetzung und damit vom potentiellen Grad der Generalisierung innerhalb der Besuchergemeinschaft abhängen.

Es kann angenommen werden, daß die Zusammensetzung der Pflanzen- und Tiergemeinschaften in der urbanen Umwelt anders ist als in einer (semi-)natürlichen Umwelt, was auf Fragmentierung, Veränderung von Lebensräumen, Verschmutzung und die Einführung von gebietsfremden Pflanzen- und Tierarten zurückzuführen ist. Ich betrachtete die Interaktionen zwischen

Pflanzenarten in einem urbanen Ökosystem mit Bezug auf die zwei Landschaftsmetriken Umfang und Grenzlinienanteil (Randbiotop) von Grünflächen. Die Korrelationen der Blütenbesuche pro Blüte bei der Zielpflanze *Trifolium pratense* mit den beiden Landschaftsmetriken ergaben, daß das Ausmaß der Grünflächen die Besuche der Bestäuber mehr beeinflusste als der Grenzlinienanteil. Die Korrelationskoeffizienten erhöhten sich bei beiden Landschaftsmetriken mit geographischer Skala, das auf zunehmende Bedeutung der Landschaftsmetriken mit Zunahme der betrachtenden Fläche hinweist. Ich zeigte auch, daß das Ausmaß der Grünflächen die Pflanze-Pflanze-Interaktionen bezüglich der Blütenbesuche beeinflusste. So nahmen mit zunehmender Größe die negativen Auswirkungen von anderen Pflanzenarten auf die Bienenbesuche zu *T. pratense* ab. Dies deutet darauf hin, dass kompetitive Interaktionen zwischen Pflanzenarten um Besuche von Bestäubern mit zunehmendem Ausmaß an Grünflächen abnehmen. Jedoch hing dieser Zusammenhang maßgeblich vom häufigsten Besucher, der Hummel *Bombus pascuorum*, ab. Bei der Analyse der Besuchsdaten ohne die Besuche von *B. pascuorum* hatte die Pflanzendiversität keinen Effekt. Allerdings nahm die Zahl der Besuche der verbleibenden Bienen mit zunehmender Abundanz heterospezifischer Blüten und Grünflächen ab. Die unterschiedlichen Ergebnisse zeigen, daß bei der Betrachtung von Pflanzenbesuchen durch Insekten neben der Pflanzengemeinschaft ebenso die Landschaftsstruktur und die Zusammensetzung der Bestäubergemeinschaft berücksichtigt werden muß.

Die Vielfalt und Zahl an blütenbesuchenden Insekten kann damit durch die Interaktion zwischen Landschaftsstruktur und der lokalen Pflanzengesellschaft beeinflusst werden. Der Einfluß des Umfangs und der Grenzliniendichte (Randbiotop) von Grünflächen auf die Vielfalt von Bienen und Schwebfliegen und auf die lokalen Besuche der Untersuchungsflächen (nicht der Blüten) aller Bienen, Bienen mit Ausschluß des häufigsten Besuchers, der Honigbiene *Apis mellifera*, und Schwebfliegen wurden in Bezug zu der lokal untersuchten Pflanzendiversität und Blütendichte analysiert. Die Korrelationskoeffizienten zwischen den Antwortvariablen und dem Ausmaß an Grünflächen nahmen mit der Skala zu (ausgenommen Besuche durch alle Bienen), während die Grenzliniendichte über die ganze analysierte Skala, d.h. 20 bis 200 m Radius, mit Ausnahme für die Schwebfliegenvielfalt sowie die Besuche durch Bienen und Schwebfliegen erheblich variierte. Die Variation in der Vielfalt an Bienen und Schwebfliegen sowie der lokalen Besuche durch Schwebfliegen sind somit besser durch Muster auf größeren Skalen erklärt, während der Umfang an Grünflächen wichtiger war als deren Grenzliniendichte (Randbiotop). Die unterschiedlichen Auswirkungen der urbanen Landschaft auf die Nahrungssuche von Bienen und Schwebfliegen in Wechselwirkung mit der Vielfalt und Blütenabundanz zeigt auf, daß Management-Aktivitäten im städtischen Umfeld die urbane Struktur und ihren unterschiedlichen Einfluß auf die jeweiligen Bestäuberfamilien berücksichtigen müssen.