

Populationsstrukturen und -dynamik bei Stechimmen (Hymenoptera, Aculeata)*

Rolf WITT

1. Einleitung

Von den über 1200 Stechimmenarten in Deutschland sind bisher nur eine relativ geringe Anzahl in ihrer Populationsstruktur intensiver untersucht worden. Dabei haben sich gerade in dieser Insektengruppe mannigfaltige Lebensformtypen mit unterschiedlichsten Soziabilitätsstufen und Populationsstrukturen entwickelt. Desgleichen liegen über die langfristigen Populationsdynamiken und die Migrationsfähigkeit der Arten erst wenige Ergebnisse vor. Für eine Beurteilung von angewandten Fragestellungen wie z. B. Gefährdungssituation, Erfassungsgrad oder Indikatoreigenschaften sind populationsbiologische bzw. bionomische Daten und Forschungsprojekte von großer Bedeutung. Entsprechende Fragestellungen werden in der Praxis allerdings häufig vernachlässigt. Anliegen des Referates ist es, einen allgemeinen Einblick in die Thematik anhand ausgewählter Beispiele aus der Forschung zu geben.

2. Grundlagen und Begriffsbestimmungen

Unter einer Population wird die Gesamtheit der Individuen einer Art in einem topographisch, ökologisch oder auch subjektiv abgrenzten Raum verstanden. Eine Population läßt sich anhand ihrer Strukturelemente, die in drei Hauptgruppen untergliedert werden können (SCHWERDTFEGER 1979), charakterisieren.

- A) Formale Strukturelemente: Dichte, Verteilung, Habitus, Altersaufbau, Geschlechteranteile.
- B) Funktionelle Strukturelemente: Verhalten (z.B. Sozialverhalten, Paarungssystem, Nistweise), Konstitution (z.B. physiologische Leistungsfähigkeit), Fruchtbarkeit (z.B. Reproduktionsrate), Sterblichkeit.
- C) Dynamische Strukturelemente: Populationsdynamik (z.B. Interaktionen mit anderen Arten, Räuber-Beute-Systeme, Wirt-Parasit-Systeme, Variabilität der Körpergröße), Dispersionsdynamik (z.B. Mobilität, Metapopulationen, Migration, Translokation), Abundanzdynamik.

In der Aufzählung sind in erster Linie die für Stechimmenpopulationen charakteristische Elemente vorgestellt, die im folgenden an Fallbeispi-

len näher erläutert werden. Zu berücksichtigen ist, daß immer noch ein Defizit an aut-, demökologische bzw. bionomische Untersuchungsergebnissen vorliegt. Vor allem fehlen aussagekräftige Langzeitstudien über Populationsstrukturen und -dynamiken.

3. Grundlegende Populationsstrukturelemente solitärer bis primitiv eusozialer Arten - Fallbeispiele

Unter den Stechimmen ist die solitäre Lebensweise, bei der jedes einzelne Weibchen unabhängig von Artgenossinnen alleine das eigene Nest versorgt, am häufigsten. Stellvertretend für diese Artengruppe sollen einige populationsbiologischen Kenndaten einer norddeutschen Population der relativ gut erforschten Sandbiene *Andrena barbilaris* (KIRBY 1802) vorgestellt werden. Die Daten wurden an individuell markierten Tieren aus einer großen Aggregation sowie einer Käfigpopulation ermittelt (WITT 1992). Die Art ist ein (Pionier-)Besiedler verschiedenster offener Sandflächen und kommt mit Ausnahme des hohen Nordens in ganz Europa vor. Während in Norddeutschland selbst innerhalb von Ortschaften gesiedelt wird, ist *Andrena barbilaris* in Süddeutschland auf naturnahe Sandbiotope angewiesen.

Die 9-11 cm große Art nistet bevorzugt in Aggregationen und kann dort in hoher Abundanz (> 1000 Nester) und Siedlungsdichte (> 10 Nester auf 10 cm²) vorkommen. Die Flugzeit der vor den Weibchen auftretenden Männchen erstreckte sich von Anfang April (bei sehr warmer Witterung auch schon ab Ende März) bis Mitte Mai. Die Weibchen flogen von Mitte April bis Anfang Juli. Während die Art im Untersuchungsgebiet in einer Generation (univoltin) auftrat, ist aus dem südlichen Verbreitungsraum auch eine bivoltine Generationsfolge bekannt. Nach VEGTER (1994) könnte es sich bei dieser zweiten Generation vielleicht auch um eine distinkte Zwillingsart handeln.

Die diurnale Aktivitätsperiode lag in der untersuchten Population zwischen 9.30 und 17.30 Uhr Ortszeit. Die beobachtete maximale, individuelle Lebensdauer betrug im Freiland bei den Männchen bis zu 51 Tage und bei den fünf ältesten Weibchen 54 bis 84 Tage. Dies ist im Vergleich mit anderen *Andrena*-Arten eine relativ hohe Lebenserwartung.

* Ausarbeitung eines Vortrags auf der ANL-Fachtagung "Ökologie der Bienen und Wespen" vom 16.-18. Juni 1997 in Laufen (Leitung: Dr. Christine Miller)

Die Entwicklung des Nachwuchses der ersten Generation bis zur Imago war bis zum Spätsommer abgeschlossen. Zwar überwinterten im Untersuchungsgebiet die Tiere im Imaginalstadium, die Möglichkeit einer potentiellen zweiten Generation ist aber gegeben.

Die Paarung fand meist unmittelbar beim Schlupf der Weibchen aus den als Überwinterungsquartieren dienenden alten Nestern statt. Aufgrund des polylektischen Sammelverhaltens und der sich hieraus ergebenden diffusen Verteilung der Weibchen im Gelände, war die Wahrscheinlichkeit für die Männchen auf frische Weibchen zu treffen an den Nestaggregationen am höchsten. Die Männchen patrouillierten in Flugbahnen über den Nestbereichen und drangen während des Schlupfsvorganges der Weibchen sogar aktiv zu ihnen in das Nest vor. Eine erfolgreiche Begattung dauerte 6-10 Minuten. Durch die konkurrierenden Männchen bildeten sich vielfach regelrechte Paarungsknäuel. Die Weibchen wurden nur einmal begattet (Monandrie) und führten bei weiteren Kopulationsversuchen heftige Abwehrbewegungen aus, um paarungsbereite Männchen abzuschütteln.

Die Nester wurden bevorzugt in nährstoffarmen Sand in hoher Dichte (bis zu 12 Nester auf 10 cm²) angelegt, erreichten eine Tiefe von 5-26 cm (Mittel 12,8 cm) und enthielten maximal 3 Brutzellen. Ein Nestverschluß fehlte, der Eingang konnte aber durch die oft vorhandene Lockersandschicht verdeckt sein. Der Eingangsbereich ist mit Duftstoffen individuell markiert, die bei der Rückkehr der Weibchen zum Nest mit den in charakteristischer Weise in den Sand gehaltenen Fühlern wahrgenommen werden. Orientierungsflüge wurden nur in seltenen Fällen (zu Tagesbeginn oder nach starken Störungen) durchgeführt.

Die polylektische Art sammelte im Untersuchungsgebiet hauptsächlich an *Sorbus aucuparia* (Späte Traubenkirsche). Die Dauer eines Sammelfluges betrug im Freiland 20-190 min. (Mittel 60 min.), im Käfig im Mittel lediglich 30 min. Dabei bestanden starke Abhängigkeiten zur jeweiligen Nahrungspflanze. So betrug die Nettosammelzeit einer Pollenladung auf *Sorbus aucuparia* 8 Minuten (bei 110 besuchten Blüten, die 2-4 mal pro Tag aufgesucht wurden) und auf *Brassica napus* (Raps) mindestens 20 min. Massebestimmungen ergaben ein Gewicht von 80 mg pro Pollenladung, ein fertiger Pollenball in der Brutzelle wog durchschnittlich 615 mg. Rechnerisch wurden demnach 7,6 Pollenladungen für die Versorgung einer Zelle benötigt. Über eine quantitative Auszählung der Pollenkörner ergaben sich 5,9 bzw. 5,1 benötigte Sammelflüge pro Zelle. Diese Werte stimmten mit der beobachteten Anzahl der Sammelflüge ungefähr überein. Der zur Nestversorgung benötigte Nektar wurde parallel gesammelt. Nur zur Eigenversorgung wurden gelegentlich separate Nektarflüge getätigt. Die potentiell zur Verfügung stehende Sammelzeit wurde nur unvollständig genutzt. Selbst bei optimalen Witterungsbedingungen konnte eine verminderte Sammelaktivität

auftreten. Desweiteren wurden die Sammelflüge regelmäßig durch Ruhepausen unterbrochen. Die pro Brutzelle benötigten 5-8 Sammelflüge nahmen mindestens 2-3 Tage in Anspruch.

Ein Weibchen legte 2-3 Nester mit jeweils 2-3 Zellen an. Damit ergab sich eine maximale Reproduktionsrate von 9 Nachkommen pro Weibchen, wobei die effektiven Werte deutlich tiefer anzusiedeln waren (durchschnittlich 4-6 verproviantierte Brutzellen pro Weibchen). Die meisten Sandbienen (*Andrena*) haben ähnlich kleine Reproduktionsraten, während andere solitäre Wildbienen maximal 20-40 Nachkommen hervorbringen. Nur die Weibchen einiger sozialer Arten erreichen höhere Reproduktionsraten (*Lasioglossum malachurum* 30-100 Nachkommen; *L. marginatum* bis 1500 Nachkommen; Hummeln (*Bombus*) bis 800, Honigbiene (*Apis mellifera*) in 3-4 Jahren über 100.000 Nachkommen).

Die experimentelle Ermittlung des Heimfindervermögens ergab einen maximalen Aktionsradius von 700 m (Männchen) bis zu 1400 m (Weibchen). Diese recht großen Entfernungen deuten auf ein hohes potentielles Ausbreitungsvermögen dieser Pionierart hin. Genauere Daten zu Immi- und Emigration liegen nicht vor.

Schwankungen in der Populationsstärke werden vor allem durch die Witterung oder Vegetationsveränderungen (Sukzession) verursacht. Ein weiterer Faktor ist das Auftreten von Parasitoiden, bei *Andrena barbilaris* die spezialisierten Kuckucksbienen *Sphcodes pellucidus* und *Nomada alboguttata*. Die Induktion starker Populationschwankungen durch diese Parasitoiden konnte nicht beobachtet werden. Der Parasitoidierungsgrad scheint relativ gering zu sein, wurden doch im Käfig von 25 Brutzellen nur eine einzige Zelle durch die zwei anwesenden *N. alboguttata*-Weibchen und keine durch *S. pellucidus* belegt. Bei der verwandten, univoltin auftretenden Sandbiene *Andrena fulva* konnten in einer größeren Aggregation über fünf Jahre Dichteschwankungen zwischen 100 und 500 Nestern festgestellt werden, für die in erster Linie der Parasitierungsgrad durch die spezifische Kuckucksbiene *Nomada panzeri* verantwortlich war (PAXTON 1996). Die populationsdynamischen Effekte entsprechen den Gesetzmäßigkeiten von Räuber-Beute-Systemen.

Ein abgeleitetes solitäres Verhalten stellt die kommunale Lebensweise dar, bei der mehrere Weibchen einen gemeinsamen Nesteingang benutzen, von wo aus sie zu ihren eigenen Nestern gelangen. *Andrena carantonica* (= *jacobi* PERKINS 1921) gehört zu den wenigen Arten mit dieser Lebensweise. Pro Nest konnten bis zu knapp 600 Weibchen beobachtet werden. Gleichwohl legt ein gewisser Anteil *A. carantonica*-Weibchen auch Einzelnester an. Kommunale Gesellschaften stellen offensichtlich einen Endpunkt der solitären Entwicklung dar, der nicht zu einer höheren Sozialstufe führen kann, da Selektionsmechanismen, die für die Ausbildung einer sozialen Lebensweise typisch sind, nicht nachge-

Abbildung 1

Dryudella stigma-Männchen auf Sitz-
warte



Abbildung 2

Markiertes *Andrena barbilabris*-Weib-
chen beim Nestverschluß



Abbildung 3

Bembix rostrata-Weibchen beim Nektar-
lecken

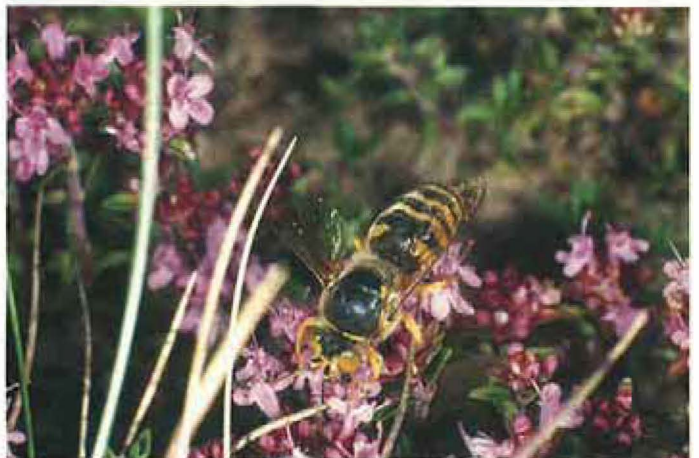


Abbildung 4

Tachysphex panzeri-Weibchen



wiesen werden konnten (PAXTON et al. 1996). Eine Steigerung der Fitness durch eine VerwandtschaftsSelektion (kin-Selektion), die eine signifikante Erhöhung des Verwandtschaftsgrades unter den Weibchen im Nest induziert, liegt nicht vor. Die Vorteile kommunaler Nester liegen in einer ökonomischen Nestkonstruktion, die bei begrenzten Nistplatzressourcen trotzdem viele Nistmöglichkeiten bietet. Desweiteren scheint eine Parasitierung des Nestes erschwert zu sein. So besteht eine höhere intraspezifische Konkurrenz unter den Parasiten beim Durchqueren des Nadelöhres "Nesteingang" und die Wahrscheinlichkeit den Eingang unbehellig passieren zu können ist niedriger, da die Flugfrequenz der Wirtstiere an dieser Stelle im Vergleich zu einem Einzelnest deutlich erhöht ist.

Von einigen Furchenbienen (Gattungen *Halictus* und *Lasioglossum*) und Keulhornbienen (Gattung *Ceratina*) sind sogar innerartliche Übergänge zwischen solitärer und primitiv eusozialer Lebensweise bekannt geworden. Dabei scheint die jeweilige Ausprägung von der geographischen Lage des Vorkommens abhängig zu sein. Als Beispiel wird der Lebenszyklus von *Lasioglossum fratellum* vorgestellt, den V.D. HEIDE (1992) in Nordwestdeutschland analysiert hat. Die boreo-montane Art kommt in der westlichen Paläarktis vor. Offene, trockene Biotope werden gemieden, im Süden werden nur höhere, kühle Lagen besiedelt. Die untersuchte Population hatte die Nester in altem, trockenem Torf eines Hochmoorrestes angelegt.

Ein Teil der Weibchen hatte eine Lebenserwartung von mindestens zwei Jahren. Die Weibchen überwinterten im alten Nest oder in dessen Nähe. Im folgenden Frühjahr wurden die alten Nester weitergeführt bzw. durch junge Weibchen neu gegründet. So waren in der Untersuchung von 7 Nestern im nächsten Jahr noch 5 besetzt und 3 nachweislich reproduktiv. Die maximal festgestellte Lebensdauer der männlichen Tiere betrug 87 Tage.

Die Imagines traten ab April im Gelände auf. Anfang Mai, insbesondere in den 2-3 Wochen nach der Nestgründung, war die größte Aktivität zu verzeichnen. Die Nestgründung kann teilweise durch mehrere Weibchen erfolgen. Ebenso können auch matrifiliale Nester (Mutter-Tochter-Nest) auftreten. Eine Arbeitsteilung oder Kastendifferenzierung ist kaum ausgeprägt. Ab Anfang Juni lies die Aktivität im Untersuchungsgebiet mit dem Ende der ersten Blühphase der Hauptpollenpflanze *Vaccinium vitis-idaea* (Preiselbeere) stark nach. Nach dem Schlupf der ersten Nachkommen ab Mitte Juni begann die inaktive Phase der Nestgründerin, die nun einen Überwinterungsgang von der Nestkammer ausgehend baute. Später fanden nur noch einzelne Sammelflüge statt, die wohl nur der Selbstversorgung dienten. Die frischgeschlüpften Weibchen flogen auch nur zur Eigenversorgung und wurden durch die Männchen meist auf Preiselbeersträuchern in deren zweiter Blühphase begattet.

Zur Verproviantierung einer Zelle wurden 9-11 Pollensammelflüge sowie 1-2 Nektarsammelflüge benötigt. Pro Tag fanden max. 10 (Mittel 4,5) Sammelflüge statt. Im Durchschnitt wurden 4,75 (Maximum 9 Zellen) Zellen pro Nest (= pro Weibchen) angelegt. Polygyne Nester konnten bis zu 12 Zellen enthalten. Das Geschlechterverhältnis betrug bei den gezogenen Tieren etwa 1:1. Im Gelände schlüpfen aus 4 Nestern ein Männchen und 19 Weibchen. Die höchste Mortalität war in den jüngeren Entwicklungsstadien, ausgelöst durch Feuchtigkeit und Verpilzung, zu verzeichnen.

Als charakteristische Kuckucksbiene tritt die Blutbiene *Sphecodes hyalinatus* auf. Bemerkenswert ist, daß das sonst typische aggressive Verhalten zwischen den *Sphecodes*-Weibchen und ihren Wirten bei dieser Art nicht beobachtet werden konnte. Die Parasitierungsrate lag bei 1:6 (*Sphecodes:Lasioglossum*).

Bei *Lasioglossum fratellum* ist unklar, ob der Lebenszyklus eine Entwicklung hin zu sozialem Verhalten ist oder eine Rückkehr zu weitgehend solitären Leben darstellt. Die zweite Möglichkeit scheint etwas wahrscheinlicher und ist als Anpassung an kalte Klimate mit dem Wegfall der matrifilialen Phase (Sommerbrut) sowie einer verlängerten Lebensdauer der Weibchen, die mit einer geringeren Eiablage rate pro Jahr gekoppelt ist, interpretierbar. Bei den verwandten Arten *Lasioglossum albipes* und *L. calceatum* ist ebenfalls ein sekundär auftretender solitärer Lebenszyklus und eine erhöhte Lebenserwartung bei einem Teil der Weibchen als Anpassung an ein ungünstiges Klima bekannt.

4. Ausgewählte Populationsstrukturmerkmale - Dispersion und Populationsdynamik

Ein wichtiger populationsbiologischer Faktor ist die Dispersionsneigung der einzelnen Arten durch aktive Migration aber auch passive Translokation. Vor allem bei Witterungseinbrüchen, Biotopzerstörungen oder der Besiedlung neuer, potentiell geeigneter Biotope hat dieser Faktor eine entscheidende Bedeutung für die Populationsentwicklung und -dynamik.

Untersuchungen auf Feuerschiffen in der Nord- und Ostsee (HAESLER 1974) zeigten, daß Stechimmen durchaus in der Lage sind größere Distanzen zu überbrücken. Auf den 6-30 km von der Küste entfernten Standorten konnten 34 Arten (ca. 6 % der Stechimmenarten und 64 % der sozialen Arten Schleswig-Holsteins) aus den Familien der Bienen (Apidae), Grabwespen (Sphecidae) und sozialen Faltenwespen (Vespidae) mit 153 Individuen nachgewiesen werden. Der Anteil der nachgewiesenen solitären Arten war mit 29 % allerdings relativ gering. Zu berücksichtigen ist, daß für eine Arealerweiterung das erhöhte Auftreten migrierender solitärer Weibchen am Ende ihrer Reproduktionsphase und von Arbeiterinnen der sozialen Arten ohne Bedeutung ist. Mit der Landferne nahm der Männchen-Anteil aufgrund ihrer geringeren Ortstreue und

Nistplatzbindung, sowie der Anteil der sozialen Art zu. Der quantitative Höhepunkt der Individuenabundanz lag im Hochsommer, bedingt durch das natürliche Populationsmaximum der sozialen Wespenarten.

Neben diesen üblichen Wanderungsbewegungen sind gelegentlich starke Massenwanderungen sozialer Arten (Soziale Faltenwespen, Feldwespen, Hummeln) beobachtet worden, die als Reaktionsmechanismus auf suboptimale Lebensbedingungen (z.B. Wetterverschlechterung) zu werben sind (u.a. RUDEBECK 1965).

Ein Sonderfall stellen Expansionsarten dar, also Arten, die in einer progressiven, aktuellen Arealausbreitung begriffen sind, die z. B. durch anthropogenen Ursachen oder langfristigen klimatischen Änderungen ausgelöst werden kann. Ein Beispiel stellt die Grabwespe *Philanthus triangulum* (Bienenwolf) dar (HAESLER 1977). Die auffällige, sandliebende Art hatte bis 1935 ihre nordwestliche Verbreitungsgrenze im nördlichen Deutschland auf der Linie Bremen-Hamburg-Lübeck kaum überschritten. Ab 1940 wurden Ausbreitungstendenzen nach Nordwesten und auch in Dänemark registriert. Auslösender Faktor waren mehrere klimatisch gute Jahre mit Sonnenscheindauern und mittleren Monatstemperatur, die weit über dem langjährigen Mittel lagen. In ungünstigen Jahren erfolgte kein Rückfall auf das alte Areal, sondern die Populationen konnten sich halten. Bis 1974/75 konnte die Art bis auf die Friesischen Inseln vordringen. Ein weiteres Beispiel ist die Grabwespe *Sceliphron caementarium*, die aus ihrem Ursprungsgebiet Nordamerika in viele Länder eingebürgert worden ist und sich dort expansiv ausbreiten konnte. Vorkommen sind inzwischen aus dem Mittelmeerraum, Pazifikraum, Japan, Westindien, Madeira, Südamerika und Australien bekannt (HAMON et al. 1989). An den klimatischen Verbreitungsgrenzen kann es zu temporären Arealvergrößerungen aufgrund guter Witterungsbedingungen kommen. In Jahren mit schlechter Witterung ist dann eine Extinktion der Arten zu beobachten.

Je nach ihrem Dispersionspotential ist die Fähigkeit einzelner Arten neue, mehr oder weniger isoliert liegende Biotope zu erreichen und dauerhaft zu besiedeln unterschiedlich ausgeprägt. Modellhaft würde die Besiedlung junger Düneninseln durch Stechimmen (inkl. Ameisen) von HAESLER (1988) untersucht.

Die seit etwa 100 Jahre bestehenden, nur von Naturschutzwarten bewohnten Ostfriesischen Inseln Mellum (Landentfernung 7 km, Fläche 6,3 km²) und Memmert (Festlandentfernung 13 km, Entfernung von der nächsten Nachbarinsel 1 km, Fläche 6,1 km²) wurden zwischen 1984 und 1986 intensiv erfaßt. Vergleichsdaten liegen von 1917/18 (Memmert), von 1974-76 (Mellum) und von Untersuchungen der benachbarten Ostfriesische Inseln vor. Die Ergebnisse geben wichtige Hinweise auf die

Besiedlungsgeschwindigkeit und den Artenumschlag.

Auf Memmert konnten 94 Arten nachgewiesen werden, von denen 56 (= 60 %) als indigen gelten können. Auf Mellum traten 110 Arten auf, von denen 42 (= 38 %) als indigen eingestuft wurden. Beide Inseln zusammengenommen werden von 73 bodenständigen Arten besiedelt, das sind nur 10,5 % der Arten des norddeutschen Flachlandes bzw. 24,1 % der Arten der alten Ostfriesischen Inseln. Dabei sind nur 2,9 % der norddeutschen, solitäre Arten auf beiden Inseln gleichzeitig vertreten. Der Anteil solitärer Arten, die nur in einem Jahr nachgewiesen werden konnten lag mit 45 bzw. 51 % zudem recht hoch. Von den 24 sozialen Bienen- und Wespenarten, die eine relativ starke Dispersionsneigung haben, konnten aber nur drei Hummelarten als bodenständig eingestuft werden, dies entspricht 15 % dieser Artgruppe auf den Ostfriesischen Inseln. Unter den solitären Stechimmen stellten sich die Grabwespen als am erfolgreichsten heraus, darunter besonders hypergäisch nistende Arten, deren prozentualer Anteil höher als auf den alten Ostfriesischen Inseln war. Es zeigte sich, daß trotz adäquater Biotope viele zu erwartende Arten die Inseln noch nicht dauerhaft besiedeln konnten. Offensichtlich ist die Etablierung einer individuenarmen Populationen noch keine Garantie für ein langfristiges Vorkommen einer Art. Eine Ergänzung mit Individuen aus benachbarten Populationen, die zusammen eine Metapopulation bilden, ist von großer Bedeutung. Entfernungen von über 6 km werden von solitären Stechimmen aber offensichtlich nur sporadisch überwunden. Der Anteil synanthroper und eurytoyper Arten, die teilweise auch eingeschleppt worden waren, war mit 46 % der auf den alten Ostfriesischen Inseln vorkommenden Arten relativ hoch.

Der Artenumschlag lag auf Memmert in 68 Jahren bei einer Zunahme um 0,5 Arten pro Jahr. Die synchrone Aussterberate betrug 0,2 Arten pro Jahr. Auf Mellum betrug der Zuwachs von 1976 bis 1986 1,4 Arten pro Jahr, bei einer Aussterberate von 0,4 Arten pro Jahr, wobei zu berücksichtigen ist, daß der Besiedlungsstand von Mellum einer deutlich jüngeren Phase als derjenige von Memmert zuzuordnen ist und der Artenanstieg pro Jahr sich demnach verringern wird.

Das Dispersionspotential und die Fähigkeit einzelner Arten neue Biotope zu besiedeln hat auch auf die Artenzusammensetzung von Habitatinseln des Binnenlandes starken Einfluß. Bei der naturschutzfachlichen und landschaftsökologischen Beurteilung von anthropogenen Eingriffen in Biotopstrukturen ist ein fundiertes Wissen über diese Faktoren von großer Bedeutung. Am Beispiel einiger ausgewählter Ergebnisse aus einer Umweltverträglichkeitsstudie soll dies verdeutlicht werden. In einem Monitoringprojekt wurde die Wiederbesiedlung durch Grabwespen (Sphecidae) von nach einem Eingriff renaturierter bzw. zerstörter Flächen und Ausweichbewegungen auf benachbarte naturnahe Teilflächen

registriert (WITT, unveröff.). Die Ergebnisse wurden zur Prognose von Regenerationszeiträumen für die jeweilige biotoptypische Grabwespenfauna, für die Bewertung der Flächen und die Festlegung von Ausgleichsforderungen herangezogen. Vor der dem Eingriff nachgeschalteten Monitoringuntersuchung stand die Erfassung des Ausgangszustandes auf den betroffenen Flächen sowie eine Beurteilung der Wiederbesiedlungschancen und der Qualität der benachbarten Biotopstrukturen.

Von einem ursprünglich 13 ha großen, sekundär entstandenen Trockenbiotop mit großflächigen, vegetationsarmen Sandflächen, Trockenrasen und dünenähnlichen Sandhügeln mit einem bemerkenswerten Artenspektrum an psammophilen Grabwespen (WITT 1996) blieben nach den Baumaßnahmen nur im Randbereich kleine Flächen erhalten. Die Hauptfläche wurde nach dem Abtransport großer Sandmengen eingeebnet, teilweise mit Fremdmaterial vermengt und ruderalisiert zunehmend.

Die nach dem Eingriff noch vorkommenden stenotopen Zielarten besiedelten in erster Linie kleinflächige Rückzugsareale in den Randbereichen. So konnte sich eine Restpopulation mit weniger als 10 Individuen der Kreiselwespe *Bembix rostrata* vorläufig auf einer Fläche von nur 60 m² etablieren, die 200-1000 m von den alten, individuenreichen Nistplätzen entfernt liegt. Ein weiterer potentiell geeigneter kleinflächiger Nistbereiche in ca. 500 m Entfernung wurde, wahrscheinlich in Zusammenhang mit der hohen Siedlungsdichte und dem daraus resultierenden Populationsdruck, erst ein Jahr später besiedelt. Nach TENGÖ et al. (1990) sind Aktionsradien von 500 m bis 1000 m allerdings nicht ungewöhnlich. Während der Nestversorgungsphase konnte im Untersuchungsgebiet aber nur ein Aktionsradius von 70 m ermittelt werden.

Desgleichen waren die vorher in sehr großer Abundanz vorkommenden Zielarten *Dinetus pictus* und *Tachysphex helveticus* in der Lage auf kleine, naturnahe Restflächen (< 20 m²) auszuweichen. Aufgrund der kleinen Populationen und einer Nistplatzkonkurrenzsituation mit anderen psammophilen Arten sind die Bestände allerdings als labil und störungsempfindlich anzusehen. Dies wurde durch Bestandseinbrüche in den Folgejahren bestätigt. Einigen anderen, anspruchsvolleren Zielarten (z.B. *Cerceris interrupta*) gelang es nicht, nach dem Eingriff potentielle Ausweichhabitats zu besiedeln. Ein Abschluß der durch den Bau induzierten Artendynamik und Einwanderungs- und Aussterbevorgänge ist auch mehrere Jahre nach Ende der Maßnahmen noch nicht erreicht.

Offensichtlich sind viele Grabwespenarten, darunter einige seltene, stenotope Vertreter, bei einer Zerstörung ihrer Hauptbiotope in der Lage sich auf Kleinstbiotope zurückziehen und dort zum Teil länger in kleinen Populationen zu überdauern. Von ähnlichen Beobachtungen berichtet DOLLFUSS (1988) aus Österreich. Ein Rückschluß auf eine

mangelnde Indikatorfähigkeit ist aber hieraus nicht zu folgern, da zugleich quantitative Belange berücksichtigt werden müssen. Gerade Kleinstpopulationen können über ehemals vorhandene Artenspektren Auskunft geben. Zu differenzieren sind Arten, die natürlicherweise nur in sehr geringen Dichten auftreten (z.B. die seltene Grabwespe *Ampulex fasciata*) und deshalb eine Gefährdung nicht unmittelbar ableitbar ist. Mittels einer quantitativen und qualitativen Analyse der Populationsstrukturen von Indikatorarten lassen sich durchaus landschaftsplanerisch relevante und aussagekräftige Schlußfolgerungen treffen.

Auf einer zweiten Fläche, einem saumartigen, schmalen Sandtrockenrasen an einem Kiefernwaldrand, wurden Teile der wertvollen Bereiche während der Baumaßnahmen durch Bodenbewegungen und Verdichtung beeinflusst. In der Umgebung waren für die anspruchsvollen Arten nur im eingeschränkten Maße potentielle Ausweichbiotope vorhanden. Durch die Anlage einer neuen Grabenböschung und dem Aufwuchs von Ruderalpflanzen boten sich für Pionierbesiedler vorerst gute Bedingungen. So erreichte die Zielart *Lestica subterranea*, ein charakteristischer Bewohner xerothermer Waldländer, im ersten Jahr nach den Baumaßnahmen sehr hohe Populationsdichten, die in den Folgejahren aber wieder zurückgingen. Eine schnelle Besiedlung ist sicherlich durch die in der Umgebung etablierte Metapopulation möglich gewesen. Während des Schlupfes und der Nestversorgungsphase konnten allerdings nur Aktionsradien von bis zu 100 m registriert werden. Ein Austausch mit den weiter entfernten Teilpopulationen konnte nur im Einzelfall beobachtet werden. Die stenotope Art *Tachysphex panzeri* konnte sich, nachdem ihr ursprüngliches Habitat zerstört worden war, nur auf einer sehr kleinen, unbeeinflussten Restfläche in wenigen Individuen halten. Die endgültige Extinktion der extrem störungsempfindlichen Population manifestierte sich erst zwei Jahre nach Abschluß der Baumaßnahmen. Anspruchsvolle Arten, die auf langfristig stabile Biotopbedingungen angewiesen sind, lagen in ihrer Abundanz, soweit sie sich noch auf Restflächen halten konnten, meist unter ihrem spezifischen Wert der "Mindestpopulationsgröße" (minimal valuable population). Eine Wiederbesiedlung mit derartigen Vertretern konnte bisher nicht festgestellt werden. Andererseits konnten häufige Arten aus der ökologischen Gruppe der xerothermophilen Pionierbesiedler (z.B. *Cerceris arenaria*, *Crossocerus wesmaeli*, *Dryudella stigma*) immer noch oder bald wieder nachgewiesen werden, traten aber nach einigen Jahren meist nur noch in geringerer Abundanz oder gar nicht mehr auf. Wie zu erwarten, konnte sich selbst in potentiell geeigneten Biotopen auch nach 4 Jahren noch keine adäquate, stabile Grabwespenfauna ohne erhöhten Artenumschlag einstellen.

Besiedlungsphänomene von Inseln bzw. inselartigen Habitaten des Festlandes lassen sich tendenziell

auch auf neugeschaffene Habitats in Gärten und anderen anthropogenen Pionierstandorten übertragen. Selbst bei entsprechend stechimmenfreundlicher Gestaltung ist hier über Jahre ein starker Artenwechsel mit einem relativ kleinen Anteil an stetigen Arten festzustellen. Häufig ist der Anteil hypergäischer nistender Tiere besonders hoch, aber gerade in den ersten Jahren können selbst anspruchsvollere Sandnister auftreten.

Die Wiederbesiedlung gestörter Bereiche hängt neben der Artpräsenz in der näheren Umgebung auch von der natürlichen Populationsdynamik in Form langfristiger Abundanzschwankungen ab. Diese unterliegt einem starken Einfluß durch das Witterungsgeschehen, der Klimaentwicklung aber auch dem Parasitendruck.

So kann sicherlich auch der von vielen Arten bekannte "Überlieger"-Anteil (Schlupf der Imagines erst nach mindestens zwei Überwinterungen der Ruhestadien zur Überbrückung ungünstiger Perioden) Auswirkungen auf die Abundanz haben. Dichteschwankungen mit einem Faktor > 10 innerhalb weniger Jahre sind keine Seltenheit. Oftmals sind die genauen Ursachen von extremen Abundanzschwankungen noch ungeklärt, so z. B. bei der Grabwespe *Mimumesa bruxellensis* oder der Pelzbiene *Anthophora plagiata* (ALFKEN 1913).

Eine bionomische Untersuchung der Mauerbiene *Osmia maritima* (HAESELER 1982) ergab, daß die Populationsdichte und Reproduktionsrate dieser Art in erster Linie durch den Temperaturverlauf und die Sonnenscheindauer gesteuert werden. Ein entscheidender Einfluß durch die Parasitoiden *Sapyga quinquepunctata* und *Stelis ornatula* konnte in diesem Zeitraum nicht festgestellt werden. Die extrem warmen Sommer 1975/76 ermöglichten in den beiden Folgejahren hohe Populationsdichten mit 52 bzw. 58 Weibchen. Die in den nächsten Jahren einsetzende schlechte Witterung verursachte einen starken Einbruch der Population auf unter 10 Weibchen. Bei einer maximalen Flugzeit von 50 Tagen können unter optimalen Bedingungen rund 50 Zellen pro Weibchen erstellt werden. Durch die schlechten Witterungsbedingungen standen 1979 nur 17 gute Tage zur Verfügung, in denen aber nur 14 Zellen fertiggestellt wurden. Leistungsabfall durch Alterung und Ressourcenmangel, in diesem Fall an zum Nestbau notwendigen Blättern von *Viola canina* und *Oenothera*, führen zu einer weiteren Reduktion der theoretisch erstellbaren Zellen.

5. Populationsdynamik und Erfassungsgrad

Populationsbiologische Forschungsergebnisse über langjährige Abundanzschwankungen sollten vermehrt Eingang in die Interpretation von Repräsentativität und Erfassungsgrad bei Kartierungen sowie Gefährdungseinstufungen finden. So ist in einjährigen Untersuchungen, die bei Gutachten üblich sind, vor allem bei Bienen von einem deutlich geringerem Erfassungsgrad auszugehen als bisher vielfach an-

genommen wurde. Gründe hierfür liegen, abgesehen von Populationsschwankungen, in der starken Abhängigkeit von den Witterungsbedingungen, einer schweren Erfassbarkeit aufgrund der kurzen Verweildauer der Bienen an ihren Nestern und den geringen Reproduktionsraten. Zu diesen Ergebnissen kommt eine grundlegende wissenschaftliche Studie der Bienenfauna der ostfriesischen Insel Norderney (HAESELER 1990). Ausgewertet wurden Daten von 45 optimalen und 21 suboptimalen Fangtagen, die gleichmäßig über die Flugperiode verteilt waren und die alle Landschaftselemente der Insel berücksichtigen.

47,8 % der erfaßten Arten wurden an 5 oder weniger Tagen nachgewiesen, 23 % nur an einem Tag und nur 8 % an mehr als 15 Tagen. In dem im Vergleich zu vielen terrestrischen Biotopen gut definierbaren, abgegrenztem Biotopverbund der Insel ist davon auszugehen, daß erst nach 16 ganztägigen Erhebungen bei optimaler Witterung verteilt über 5 Jahre durch einen Spezialisten ein Erfassungsgrad von 80 % erreicht worden ist. In den bei Gutachten üblichen 5-8 Erfassungstagen pro Fläche ist demzufolge ein Erfassungsgrad von unter 50 % keine Seltenheit. Die Möglichkeit einer substantiellen Beurteilung einer Erfassung bietet, im Gegensatz zu einer klassischen Arten-Areal-Kurve, eine kumulative Arten-Areal-Kurve nach HAESELER (1990). Gleichwohl stellen diese Ergebnisse nicht in Frage, daß eine fundierte Beurteilung landschaftsökologischer Fragestellungen auch anhand von einjährigen Kartierergebnissen durch einen Spezialisten möglich ist (WITT 1998).

6. Literatur

ALFKEN, J. D. (1913):
Die Bienenfauna von Bremen. - Abh. Nat. Ver. Bremen 22: 1-220.

DOLLFUSS, H. (1988):
Faunistische Untersuchungen über die Brauchbarkeit von Grabwespen (Hym., Sphecidae) als Umweltindikatoren durch Vergleich neuer und alter Aufnahmen von ausgewählten Lokalfaunen im östlichen Österreich. - Linz. Biol. Beitr. 20/1: 3-36.

HAESELER, V. (1974):
Aculeate Hymenopteren über Nord- und Ostsee nach Untersuchungen auf Feuerschiffen. - Ent. Scand. 5: 123-136.

— (1977):
Der Bienenwolf *Philanthus triangulum* FABRICIUS in Nordwestdeutschland (Hym. Sphecidae). - Allgem. Deutsche Imkerz. 10: 289-292.

— (1982):
Zur Bionomie der Küstendünen bewohnenden Biene *Osmia maritima* FRIESE (Hym.: Apoidea: Megachilidae). - Zool. Jb. Syst., 109: 117-144.

— (1988):

Kolonisationserfolg von Ameisen, Wespen und Bienen auf jungen Düneninseln der südlichen Nordsee (Hymenoptera: Aculeata). - *Drosera* '88: 207-236.

— (1990):

Wildbienen der ostfriesischen Insel Norderney (Hym.: Apoidea). - *Faun.-Ökol. Mitt.* 6: 125-146.

HAMON, J.; J. BITSCH, F. SCHWARTZ, J.-M. MALDÈS, R. DELMAS, A. ADAMSKI & H. TUSSAC (1989):

Quelques observations sur la distribution en France d'un insecte américain *Sceliphron caementarium* (DRURY 1773) (Hym., Sphecidae). - *L'Entomol.* 45(2): 115-120.

HEIDE, A. VON DER (1992):

Zur Bionomie von *Lasioglossum (Evylaens) fratellum* (PÉREZ), einer Furchenbiene mit ungewöhnlich langlebigen Weibchen. - *Drosera* 1992 (2): 171-188.

PAXTON, R. J. (1996):

Untersuchungen zur Populationsdynamik der Einsiedlerbiene *Andrena fulva* (MÜLLER 1766) und ihrer Kleptoparasiten *Nomada panzeri* LEPELETIER, 1841 (Hym., Apoidea). - *Beitr. Hymenopt.-Tagung Stuttgart*: 16.

PAXTON, R. J.; P. A. THORÉN, J. TENGÖ, A. ESTOUP & P. PAMILO (1996):

Mating structure and nestmate relatedness in a communal bee, *Andrena jacobae* (Hym., Andrenidae), using microsattellites. - *Molec. Ecol.* 5: 511-519.

RUDEBECK, G. (1965):

On a migration movement of wasps, mainly *Vespula rufa* (L.) at Falsterbo, Sweden. - *Proc. ent. Soc. London (A)* 40: 1-8.

SCHWERDTFEGGER, F. (1979):

Ökologie der Tiere - Demökologie. - Paul Parey Verlag: 450 S.

TENGÖ, J.; H. SCHÖNE & H. + J. CHMURZYNSKI (1990):

Homing in the digger wasp *Bembix rostrata* (Hym., Sphecidae) in relation to sex and stage. - *Ethology* 86: 47-56.

VEGTER, K. (1994):

Verbergt *Andrena barbilabris* (Hym.: Apidae) een tweelingsort? - *Ent. Ber., Amst.* 54(7): 135-137.

WITT, R. (1992):

Zur Bionomie der Sandbiene *Andrena barbilabris* (KIRBY 1802) und ihrer Kuckucksbiene *Nomada alboguttata* (HERRICH-SCHÄFFER 1839) und *Sphecodes pellucidus* (SMITH 1845). - *Drosera* 1992 (1): 47-81.

— (1996):

Beitrag zur Grabwespenfauna Brandenburgs (Hym.: Sphecidae). - *Drosera* '96(2): 103-112.

— (1998):

Wespen. - Naturbuch Verlag Augsburg, 360 S.

Anschrift des Verfassers:

Dipl. Biol. Rolf Witt
Lindenstr. 22
D-26123 Oldenburg

Berichte der ANL 21 (1997)

Herausgeber:

Bayerische Akademie für Naturschutz
und Landschaftspflege (ANL)

Seethaler Str. 6

D-83410 Laufen

Telefon: 08682/8963-0

Telefax: 08682/8963-17 (Verwaltung)

08682/1560 (Fachbereiche)

E-Mail: Naturschutzakademie@t-online.de

Internet: <http://www.anl.de>

Die Bayerische Akademie für Naturschutz
und Landschaftspflege ist eine dem
Geschäftsbereich des Bayerischen Staatsministeriums
für Landesentwicklung und Umweltfragen
angehörnde Einrichtung.

Schriftleitung und Redaktion:

Dr. Notker Mallach, ANL

Dieser Bericht erscheint verspätet;
Autorenkorrekturen erfolgten im Herbst 1998.

Für die Einzelbeiträge zeichnen die
jeweiligen Autoren verantwortlich.

Die Herstellung von Vervielfältigungen -
auch auszugsweise -
aus den Veröffentlichungen der
Bayerischen Akademie für Naturschutz
und Landschaftspflege sowie die
Benutzung zur Herstellung anderer
Veröffentlichungen bedürfen der
schriftlichen Genehmigung unseres Hauses.

Erscheinungsweise:

Einmal jährlich

Bezugsbedingungen:

Siehe Publikationsliste am Ende des Heftes

Satz: Christina Brüderl, ANL

Druck und Buchbinderei: Pustet Druck Service,
84529 Tittmoning

Druck auf Recyclingpapier (aus 100% Altpapier)

ISSN 0344-6042

ISBN 3-931175-43-X