

Zeitschrift: Neujahrsblatt der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen
Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft Schaffhausen
Band: 43 (1991)

Artikel: Wildbienen im Schaffhauser Randen
Autor: Müller, Andreas
Kapitel: 6: Nestbau der Wildbienen
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-584677>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 08.02.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

6. Nestbau der Wildbienen

Grundelemente der Wildbienennester sind durch Trennwände voneinander abgegrenzte Kammern, die sogenannten *Brutzellen* (Abb. 8). Je nach Bienenart bestehen die Trennwände aus Erde, zerkautem Blattmaterial, Pflanzenharz, Mark- und Holzpartikeln oder Drüsensekreten.

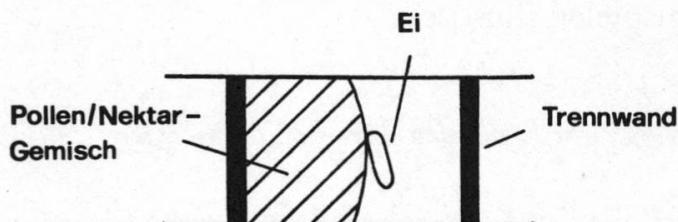


Abb. 8: Schema einer Wildbienenbrutzelle

In jede Zelle trägt das Bienenweibchen Pollen und Nektar, seltener Pollen und Blütenöl ein, legt nach Abschluss der Verproviantierungsarbeiten ein einziges Ei auf den Nahrungsvorrat, der für die gesamte Entwicklung einer Biene ausreicht, und verschließt die Zelle. Mit dem Bau einer neuen Brutzelle wird in der Regel erst dann begonnen, wenn die alte fertig verproviantiert, bestiftet und verschlossen ist. In der Brutzelle verläuft meist innerhalb eines Jahres die gesamte Entwicklung einer Biene vom Ei über Larve und Puppe bis zur Imago. Das Überwinterungsstadium ist im allgemeinen die Larve, bei früh im Jahr fliegenden Arten aber häufig die Imago. Die nestbauenden Weibchen sterben normalerweise lange vor dem Schlüpfen ihrer Nachkommen und kommen nicht in Kontakt mit Söhnen und Töchtern.

Innerhalb einer Brutzelle entwickelt sich meist nur eine Biene. Ausnahmen sind alle Hummeln (*Bombus*), bei denen jeweils mehrere Larven in einer gemeinsamen Brutzelle fressen, die laufend vergrößert wird (vgl. Kap. 7), und die Mauerbiene *Osmia brevicornis*, bei welcher das Weibchen mehrere Eier in einen grossen, pollengefüllten Hohlraum, z. B. in einen Käferfrassgang in Altholz, legt (11).

Die Nester der Wildbienen, die aus einzelnen oder zu mehreren gruppierten Brutzellen bestehen, werden auf eine für jede Bienenart charakteristische Weise an bestimmten Stellen angelegt. Folgende Nistweisen können bei den einheimischen Arten unterschieden werden:

Die angegebenen Prozentzahlen sind Schätzungen und beziehen sich auf die Bienenfauna der Schweiz

- | | |
|---|-------|
| (1) <i>Selbstgegrabene Nester im Erdboden oder in Steilwänden</i> | 48 % |
| (2) <i>Selbstgenagte Nester im Mark durrer Pflanzenstengel oder in Morschholz</i> | 4,5 % |

(3) Nester in Hohlräumen (Käferfrassgänge in Altholz, hohle Pflanzenstengel; Erd-, Fels- und Mauerspalten, Hohlräume unter Steinen; Pflanzengallen; leere Schneckengehäuse)	17 %
(4) Freinester aus Pflanzenharz oder mineralischem Mörtel an einem Substrat	1,5 %
(5) Nester aus Wachszellen in grösseren Hohlräumen	5 %
(6) Keine Nester, schmarotzende Lebensweise	24 %

Die verschiedenen Nistweisen der mitteleuropäischen Bienen sind im folgenden an wenigen Beispielen illustriert.

(1) *Selbstgegrabene Nester im Erdboden oder in Steilwänden*

Knapp die Hälfte aller einheimischen Bienenarten nisten in selbstgegrabenen Gängen im Erdboden oder in Steilwänden (vgl. Fotos 19 und 20). Durch die Ausschachtungsarbeiten während des Nest- und Brutzellenbaues häufen sich rund um die Nesteingänge kleine Hügel aus Erde an, die ein charakteristisches Erkennungsmerkmal für Bienennester im Erdboden sind (vgl. Foto 18). Meist werden die Erdhügel allerdings im Lauf der Zeit durch Wind und Regen ganz oder teilweise wieder abgetragen.

Trotz der scheinbar einheitlichen Nistweise der bodengrabenden Bienen gibt es zahlreiche Unterschiede zwischen den einzelnen Gattungen und Arten in bezug auf die *Nestarchitektur* und die *Nistplatzwahl*.

Die Brutzellen liegen je nach Bienenart wenige Zentimeter bis über einen halben Meter tief im Erdboden. Sie werden entweder linienförmig hintereinander in einem oder wenigen sich verzweigenden Gängen angelegt, befinden sich einzeln am Ende von kurzen oder längeren Seitengängen, welche von einem Hauptgang abzweigen, oder sind zu mehreren in einer Grabwabe angeordnet (Abb. 9).

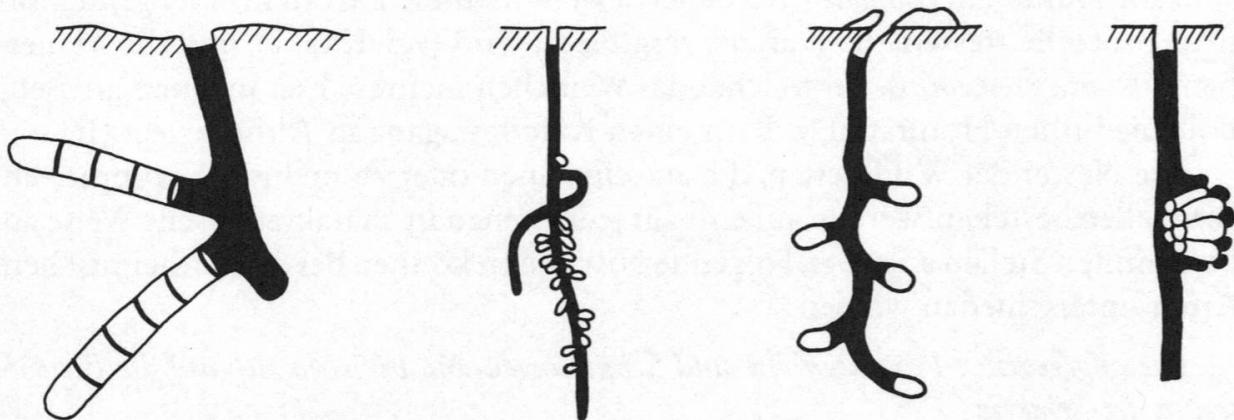


Abb. 9: Verschiedene Bautypen von Bodennestern

Aus (25) und (38), verändert.

Während gewisse Arten offene oder nur lückig bewachsene Bodenstellen besiedeln, nisten andere im Schutz einer dichteren Vegetationsdecke. Die einen schachten ihre Nester nur im Sandboden, andere wiederum nur in Löss oder Lehm aus, während eine dritte Gruppe keine deutliche Bevorzugung bestimmter Bodensubstrate erkennen lässt. Gewisse Bienenarten bauen bevorzugt in Steilwänden, andere nur in horizontalen oder schwach geneigten Flächen. Für viele Bodennister sind Nestaggregationen charakteristisch, während andere Arten einzeln nisten.

Unter den mitteleuropäischen Bienen sind die Vertreter der folgenden Gattungen fast ausnahmslos grabende Bodennister: *Colletes* (Colletidae); *Rhophanites*, *Rophitoides*, *Dufourea*, *Systropha*, *Pseudapis*, *Nomioides*, *Halictus* und *Lasioglossum* (Halictidae); *Panurgus*, *Panurginus*, *Camptopoeum*, *Melitturga* und *Andrena* (Andrenidae); *Melitta*, *Dasypoda* und *Macropis* (Melittidae); *Anthophora*, *Eucera* und *Tetralonia* (Anthophoridae). Innerhalb der Familie der Megachilidae, deren Arten grössten teils Hohlraumbezieher sind oder Freinester an Fels- und Pflanzenstrukturen bauen, schachten nur die Bastardbiene *Trachusa byssina* sowie gewisse *Megachile*- und *Osmia*-Arten ihre Nester im Erdboden selber aus.

Mit Ausnahme der Hosenbienen (*Dasypoda*) und der Megachilidae kleiden alle bodennistenden Bienen die Brutzellen und teilweise auch die Nestgänge mit was serabstossenden Drüsensekreten aus, die aus den Speicheldrüsen im Brustabschnitt oder aus den Dufourdrüsen im Hinterleib stammen (17,52). Die imprägnierende Auskleidung schützt die Nester vor eindringender Feuchtigkeit und beugt der Verpilzung der eingetragenen Nahrungsvorräte vor. Bei den Megachilidae übernehmen Fremdmaterialien wie Laub- und Blütenblätter, Harz oder Pflanzenhaare die Schutzfunktion für die Brutzellen.

Als Beispiel für eine grabende Megachilide, die Fremdmaterialien für die Auskleidung der Brutzellen benutzt, sei hier die Nistweise der Bastardbiene *Trachusa byssina* kurz beschrieben. Die Bastardbiene kommt im Schaffhauser Randen noch verbreitet vor. Sie gräbt zu Beginn des Nestbauzyklus einen etwa 10–15 cm langen, horizontalen oder leicht schräg nach unten führenden Gang im Erdboden aus und baut am Ende der Erdröhre eine erste Brutzelle, indem sie den Gang mit rund zehn 15–25 mm langen und 2–3 mm breiten Blattstreifen auskleidet, die sie mit Hilfe der Oberkiefer aus Blättern verschiedener Laubbäume und Sträucher ausschneidet (vgl. Fotos 21 und 22). Ist die Zellauskleidung fertiggestellt, werden die Blattstückchen auf ihrer Innenseite mit einer Schicht Harz verklebt (Abb. 10), das auf Nadelbäumen gesammelt wird. Pro Brutzelle werden rund 20–30 Harzklümpchen benötigt. Erst danach beginnt die Verproviantierung der Brutzelle mit Pollen und Nektar. Nach der Eiablage und dem Verschluss der ersten Brutzelle wird meist direkt an diese anschliessend eine zweite Brutzelle aus Blattstreifen und Harz gebaut. Zusätzlich gegrabene Seitengänge nehmen weitere Brutzellen auf, so dass schliesslich ein verzweigter Linienbau in der Erde entsteht. (7, 19, 52)

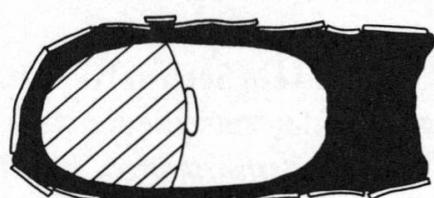


Abb. 10
Aus (7), verändert.

(2) Selbstgenagte Nester im Mark durrer Pflanzenstengel oder in Morschholz

Eine grabende Nistweise besitzen auch diejenigen Bienen, die für die Anlage der Brutzellen Gänge *im Mark durrer Pflanzenstengel* wie z.B. von Brombeeren, Rosen, Königsckerzen, Holunder und Disteln oder *in morschem Totholz* ausnagen. In ihren Nestern sind die Brutzellen stets linienförmig hintereinander angeordnet. Während in den Markstengeln in der Regel nur ein Gang ausgebildet ist, können im voluminöseren Morschholz verzweigte Linienbauten entstehen.

Ein verhältnismässig kleiner Prozentsatz der einheimischen Bienen zeigt diese Nistweise. Mehrere *Hylaeus*- (Colletidae) und die *Ceratina*-Arten (Anthophoridae) besiedeln markhaltige Pflanzenstengel, während *Lithurgus* (Megachilidae) und eine *Anthophora*-Art (Anthophoridae) ihre Nestgänge im Morschholz ausnagen. Innerhalb der Gattungen *Osmia*, *Megachile* (Megachilidae) und *Xylocopa* (Anthophoridae) gibt es sowohl markstengel- als auch totholznagende Arten.

Als Beispiele für die beschriebene Nistweise sei hier der Nestbau der markstengelbewohnenden Keulhornbiene *Ceratina cyanea* und der totholzbewohnenden Pelzbiene *Anthophora furcata* geschildert. Beide Arten kommen in der Nordschweiz vor.

Ceratina cyanea schachtet in dürren Pflanzenstengeln, deren Mark für die Bienen an einer Bruchstelle frei zugänglich sein muss, einen 20–30 cm langen Gang aus und legt in der entstandenen Röhre mehrere Brutzellen linienförmig hintereinander an. Die Trennwände zwischen den 8–15 mm langen Brutzellen bestehen aus Markpartikeln, die im Innern des Niststengels abgenagt werden (vgl. Foto 23). Die Brutzellen der Keulhornbienen werden nicht mit Drüsensekreten ausgekleidet. (19, 52)

Unter den üblicherweise bodengrabenden Pelzbielen bildet *Anthophora furcata* eine Ausnahme. Sie legt ihre linear angeordneten Brutzellen in selbstgenagten, meist vertikal verlaufenden und teilweise verzweigten Gängen in morschem Holz von umgestürzten Bäumen, Baumstrünken, Pfosten u. ä. an (Abb. 11; vgl. Foto 24). Die urnenförmigen Brutzellen werden aus mit Speichel verklebtem Holzmulm gebaut und innen mit einem wachsartigen Sekret aus der Dufourdrüse beschichtet. (19, 52)

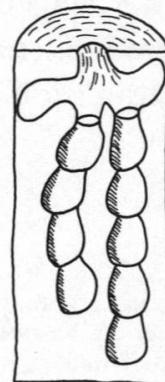


Abb. 11
Aus (19), verändert.

(3) Nester in Hohlräumen

Rund ein Sechstel der einheimischen Bienen nutzen bereits vorhandene Hohlräume der verschiedensten Art für die Nestanlage.

In *Käferfrassgängen in Totholz*, also in abgestorbenen Bäumen, Baumstrünken, Zaunpfählen usw. oder in *hohlen Pflanzenstengeln* legen viele *Hylaeus*- (Colletidae), einige *Anthidium*-, die *Heriades*- und *Chelostoma*- sowie zahlreiche *Osmia*- und *Megachile*-Arten (Megachilidae) linienförmig angeordnete Brutzellen an.

Die Nester der bei uns weitverbreiteten Löcherbiene *Heriades truncorum* bestehen aus bis zu zehn, meist aber aus vier bis fünf linear angeordneten und knapp 10 mm langen Brutzellen, die in Käferfrassgängen von 2–4 mm Durchmesser angelegt werden (Abb. 12; vgl. Foto 25). Die Trennwände zwischen den Brutzellen bestehen aus Harz von Nadel- und Laubbäumen. Auch die Zellwände sind häufig mit einer dünnen Harzsicht auskleidet. Die Nester werden an der Röhrenmündung mit einem bis zu 11 mm dicken Harzpropfen verschlossen, in dessen äusseren Bereich kleine Steinchen, Erdbröckchen, Halmteile u. ä. eingebaut werden (vgl. Foto 26). Zwischen der letzten Brutzelle und dem Nestverschluss befindet sich häufig eine Leerzelle, deren Funktion möglicherweise im Zusammenhang mit dem Schutz vor Brutparasiten steht. (16, 19, 52)



Abb. 12
Aus (16), verändert.

Die im Schaffhauser Randen häufigste Megachile-Art, die Blattschneiderbiene *Megachile willughbiella*, legt ebenfalls mehrere Brutzellen hintereinander in Käferfrassgängen an. Für den Bau der Brutzellen werden Laubblattstücke verwendet, die von den Bienen mit Hilfe ihrer Oberkiefer an verschiedenen Pflanzen wie z. B. Heckenrose oder Schwarzdorn ausgeschnitten werden (Abb. 13; vgl. Fotos 27 und 28). Mehrere Lagen von länglichen Blattausschnitten bilden die seitliche Auskleidung einer Brutzelle, während für Boden und Deckel jeweils mehrere kreisrunde Blattstücke Verwendung finden. Der Deckel einer Brutzelle bildet gleichzeitig den Boden der nächsten. Die Nester werden mit einem Propfen aus zahlreichen runden und locker im Nesteingang liegenden Blattausschnitten verschlossen. (52)

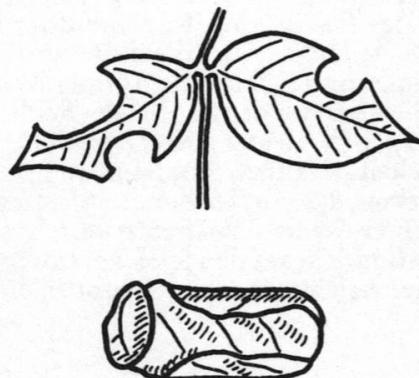


Abb. 13
Aus (24), verändert.

In Hohlräumen und Spalten im Erdboden, in Felsen und Mauerwerk oder unter Steinen nisten einige *Hylaeus*- (Colletidae) und mehrere *Anthidium*-, *Osmia*- und *Megachile*-Arten (Megachilidae).

Die Wollbiene *Anthidium punctatum* kommt im Schaffhauser Randen nur an wenigen Stellen vor. Sie nistet in wenigen Zentimetern tiefen Spalten und Löchern im Erdboden oder unter Steinen. Die Biene kleidet den für die Nestanlage ausgewählten Hohlraum mit Pflanzenhaaren aus, die mit den Oberkiefern auf wollig behaarten Blättern und Stengeln verschiedener Pflanzen, z. B. der Königskerze, abgeschabt und in Form kleiner Kügelchen zum Nest zurücktransportiert werden. Die eingetragene Pflanzenwolle wird, vermutlich unter Zugabe von Speichel, zu einer watteartigen, etwa 2 mm dicken Wand verarbeitet (Abb. 14; Foto 29). Die entstandene Brutzelle, die etwa 11 mm hoch und 8 mm breit ist, wird danach mit Pollen und Nektar verproviantiert, mit einem Ei bestiftet und verschlossen. In kleinen Hohlräumen wird nur eine Brutzelle gebaut, in grösseren sind meist mehrere dicht nebeneinander angelegt. Schliesslich wird der vor den Zellen liegende Hohlraum mit einzeln herbeigetrachten kleinen Steinchen, Holzstückchen u. ä. aufgefüllt, so dass die Nester von aussen kaum mehr zu entdecken sind. (7, 19, 52)

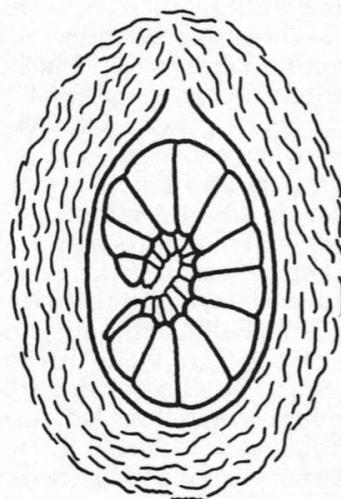


Abb. 14
Aus (7), verändert.

Einige wenige einheimische Bienenarten besiedeln für die Anlage ihrer Nester verlassene Pflanzengallen. Als Nistplätze vereinzelter *Hylaeus*- (Colletidae), *Osmia*- und *Anthidium*-Arten (Megachilidae) wurden die durchschnittlich 20 mm grossen, kugeligen Eichengallen der Gallwespe *Andricus kollari* und die zigarrenförmigen, mehrere Zentimeter langen und rund 10–15 mm dicken Schilfgallen der Halmfliege *Lipara lucens* bekannt.

Die Maskenbiene *Hylaeus pectoralis*, die erst kürzlich auch im Kanton Schaffhausen nachgewiesen wurde, nistet fast ausschliesslich in verlassenen, letztyährigen Gallen der Schilfgallfliege *Lipara lucens*. Im röhrenförmigen Hohlraum im Innern einer verlassenen Schilfgalle (Abb. 15) werden 1–8 und 5,5–7,5 mm lange Brutzellen linienförmig hintereinander gebaut. Wie für alle Vertreter der Familie der Seidenbienen (Colletidae) charakteristisch, kleidet auch *H. pectoralis* den für die Anlage der Brutzellen gewählten Hohlraum mit einem Drüsensekret aus. Dieses Sekret, das mit der Zunge aufgetragen wird und rasch zu einem feinen Seidenhäutchen erstarrt, stammt bei den Maskenbienen vermutlich aus den Speicheldrüsen im Brustabschnitt. Aus dem gleichen Material bestehen auch die Zellzwischenwände. (19, 52)



Abb. 15
Aus (24), verändert.

In leeren Schneckengehäusen nisten in Mitteleuropa sechs *Osmia*-Arten (Megachilidae). Im Mittelmeerraum legen weitere *Osmia*-Arten sowie einige Vertreter der Gattung *Anthidium* (Megachilidae) ihre Brutzellen obligatorisch in Schnecken- schalen an.

Beim Vergleich des Nestbaues der verschiedenen schneckenhausbewohnenden Bienen zeigen sich zahlreiche arttypische und artkonstante Unterschiede. Für den Bau der Brutzellen nutzt jede Art die spiraling aufgewundenen Gänge in den leeren Schneckengehäusen auf eine unterschiedliche Weise.

Dies wird deutlich, wenn die Nestbauweisen zweier im Schaffhauser Randen vorkommender Schneckenhausbienen miteinander verglichen werden. Die Brutbiologie der einen Art, *Osmia spinulosa*, wurde bereits in Kap. 3 ausführlich beschrieben. Noch eine Stufe höher entwickelt ist das Nestbauverhalten von *Osmia bicolor* (Abb. 16; vgl. Fotos 30 und 31). *O. bicolor* baut in der Regel einzellige Nester in mittelgrossen Schneckengehäusen (*Cepaea*, *Arianta*, *Bradybaena*). Auf den Futtervorrat und den anschliessenden Hohlraum, in welchem sich die Larve entwickelt, folgt als Barriere gegen Brutparasiten auf einer Länge von 1–2 cm ein von Wänden aus zerkaute Blattmaterial begrenzter Nestverschluss aus unzähligen dichtgepackten, kleinen Steinchen und Erdbröckchen. Manchmal werden auchdürre Blatt- und Halmstückchen oder winzige Schneckenschalen als zusätzliches Füllmaterial eingetragen. Der Nestverschluss ist oft durch eine weitere Wand aus Pflanzenmörtel noch zusätzlich gekammert. Im Gegensatz zu *O. spinulosa*, welche die Nester nach ihrer Fertigstellung lediglich in eine wettergeschützte Endlage dreht, deckt *O. bicolor* das fertige Nest zusätzlich noch mit Hunderten von einzeln herbeigetrachten Pflanzenhalmen und Kiefernadeln ab. Es entsteht so ein dichter und bis faustgrosser Schutzbau, unter dem das Schneckengehäuse vollständig verborgen ist. (7, 19, 34, 52)

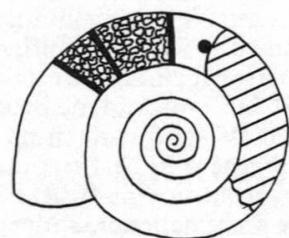


Abb. 16
Aus (34).

(4) Freinester aus Pflanzenharz oder mineralischem Mörtel an einem Substrat

Aus Pflanzenharz oder aus Erde und Steinchen gemörtelte Freinester an Fels- und Pflanzenstrukturen oder am Erdboden sind in der einheimischen Bienenfauna von einer *Anthidium*-, mehreren *Osmia*- und zwei *Megachile*-Arten (*Megachilidae*) bekannt.

Die als Beispiele für die freimörtelnde Nistweise aufgeführten drei Arten kommen alle in der Nordschweiz vor.

Die Harzbiene *Anthidium strigatum* formt aus Kiefernharz kleine, eiförmige, rund 10 mm lange und geschnäbelte Brutzel- len, die einzeln oder zu mehreren dicht gedrängt in Bodennähe an kleineren oder grösseren Steinen, dürren Pflanzenstengeln oder Baumstämmen angebracht werden (Abb. 17; vgl. Titelbild und Foto 32). (6, 7, 19, 52)

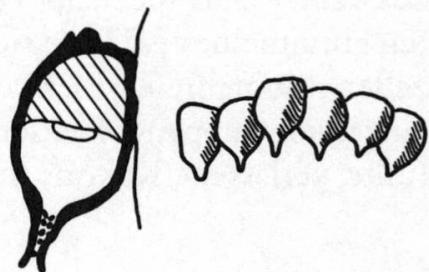


Abb. 17
Aus (6) und (24), verändert.

Die Mauerbiene *Osmia xanthomelana* baut 13–18 mm hohe, aufrecht stehende, urnenförmige Brutzellen aus lehmigem Mörtel am Erdboden zwischen Grasbüscheln oder in Nadelstreu (Abb. 18). Die 4–7 Brutzellen eines Nestes, in deren Wandung häufig Halme und Nadeln der Umgebung mit eingebaut werden, stehen meist dicht nebeneinander. (19, 52)



Abb. 18
Nach einer Foto in (52).

Die Nester der Mörtelbiene *Megachile parietina* bestehen aus mehreren, meist 4–8 vertikal orientierten, fingerhutförmigen Brutzellen, die dicht nebeneinander in kleinen Vertiefungen auf der Oberfläche von Felsen, Mauern und Steinen gemörtelt werden (Abb. 19; vgl. Fotos 33 und 34). Baumaterial für die Brutzel- len sind Steinchen und Erde, die mit Speichel vermischt einen steinharten Mörtel ergeben. Sind alle Brutzellen eines Nestes verproviantiert, bestiftet und verschlossen, wird der ganze Zellkomplex mit einer dicken Mörtelschicht überdeckt, so dass die einzelnen Brutzellen nicht mehr zu erkennen sind. In diesem Endstadium gleichen die bis zu faustgrossen Mörtelbienen-Nester einem halbkugeligen, an das Gestein geworfenen und angetrockneten Erdklumpen. (19, 52)

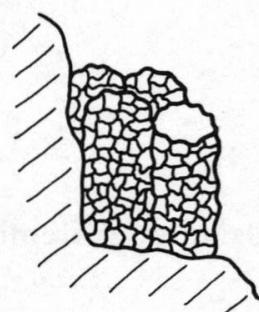


Abb. 19

(5) Nester aus Wachszellen in grösseren Hohlräumen

Die staatenbildenden Hummeln (*Bombus*) nisten in vorgefundenen grösseren Hohlräumen je nach Art entweder oberirdisch in hohlen Bäumen oder Vogelnistkästen, an der Erdoberfläche in der Kraut- und Moosschicht oder unterirdisch in verlassenen Kleinsäugernestern. Die Nester der Hummeln, die häufig etwa Handtellergrösse erreichen, unterscheiden sich durch die unregelmässige Anordnung von Brutzellen, Kokons und Vorratsbehältern grundsätzlich von denen aller anderen einheimischen Wildbienen (Abb. 20; vgl. Foto 37). Die Brutzellen, in denen sich als Ausnahme unter den Bienen stets mehrere Larven entwickeln, bestehen aus dem Wachs spezieller Hautdrüsen im Hinterleib. Im Innern eines entwickelten Hummelnestes lassen sich die folgenden Teile unterscheiden: wächserne Brutzellen mit mehreren Eiern oder Larven; Gruppen von Seidenkokons mit jeweils einzelnen Puppen; wächserne, mit Nektar gefüllte Honigtöpfe; mit Pollen gefüllte, verlassene Kokons (nur bei gewissen Arten, vgl. Kap. 7). (2, 30, 52, 53)

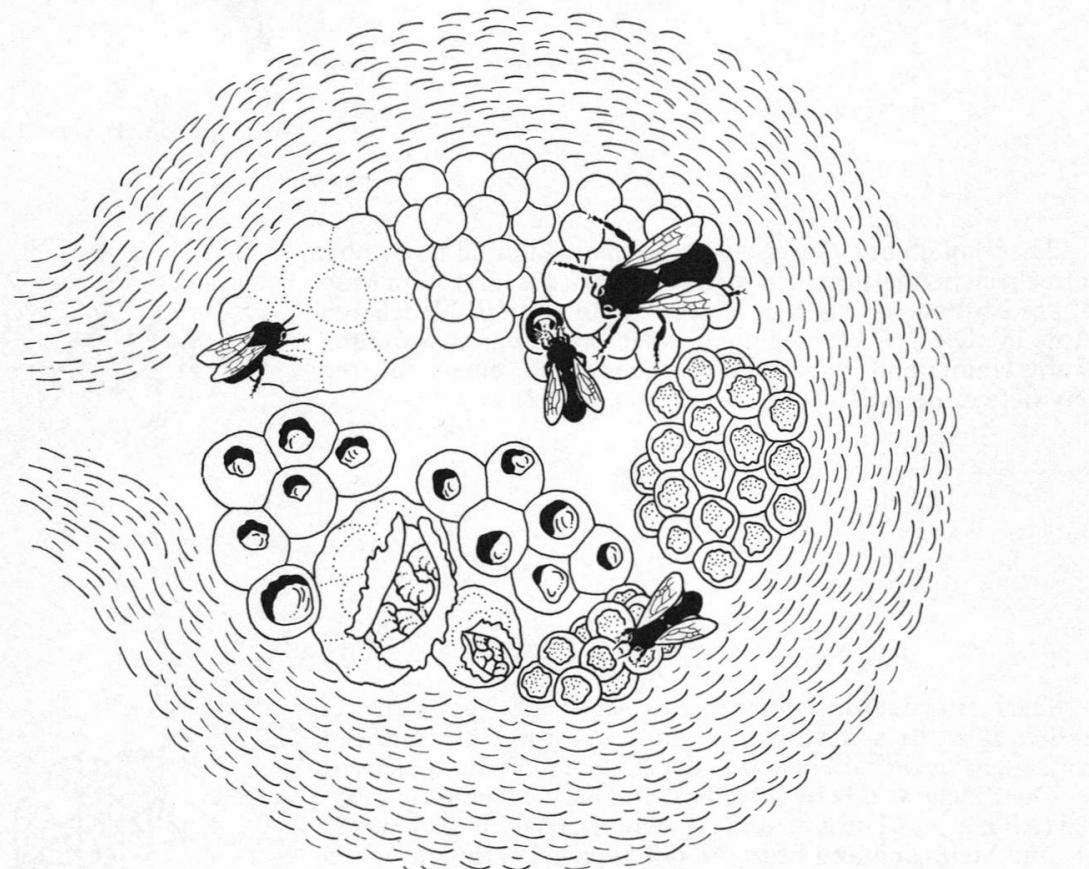


Abb. 20: Nest der Steinhummel (*Bombus lapidarius*) in einem verlassenen Mäuse-nest

Die Königin (rechts oben) sitzt auf einer Gruppe von Seidenkokons mit Arbeiterinnenpuppen; links oben und unten Gemeinschaftszellen mit Larven (teilweise geöffnet); links und in der Mitte offene Honigtöpfe aus Wachs; rechts verlassene Kokons mit Pollenvorräten. Aus (53), verändert.

(6) Keine Nester, schmarotzende Lebensweise

Bei rund einem Viertel aller einheimischen Bienenarten, den *Kuckucksbienen*, hat sich im Lauf der Stammesgeschichte ein Wechsel hin zu einer schmarotzenden Lebensweise vollzogen (vgl. Kap. 8).

Nestbau – Verhältnisse im Schaffhauser Randen

In Abb. 21 sind die Nistweisen der 142 bisher im Schaffhauser Randen nachgewiesenen Wildbienenarten nach den oben beschriebenen Typen (1) bis (6) aufgeschlüsselt.

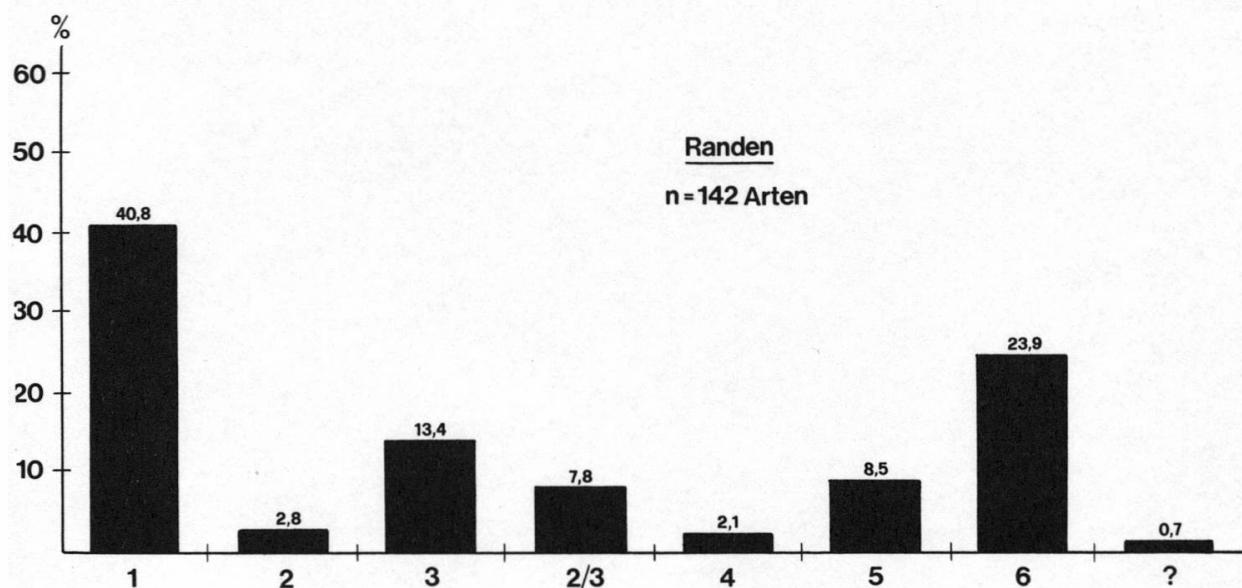


Abb. 21: Verteilung der im Schaffhauser Randen aufgefundenen Bienenarten auf die unterschiedlichen Nistweisen (1) bis (6)

Für viele Arten der Gattung *Hylaeus* (Colletidae) und einige *Megachile*-Arten (Megachilidae) ist die Kombination (2)/(3) gültig. Die betreffenden Arten können ihre Nestgänge sowohl in Mark oder Morschholz selber ausnagen als auch in vorgefundenen Hohlräumen wie Käferfrassgängen in Altholz oder hohlen Pflanzenstengeln nisten. Die Nistweise von *Osmia pilicornis* ist noch immer unbekannt. Aus (34).



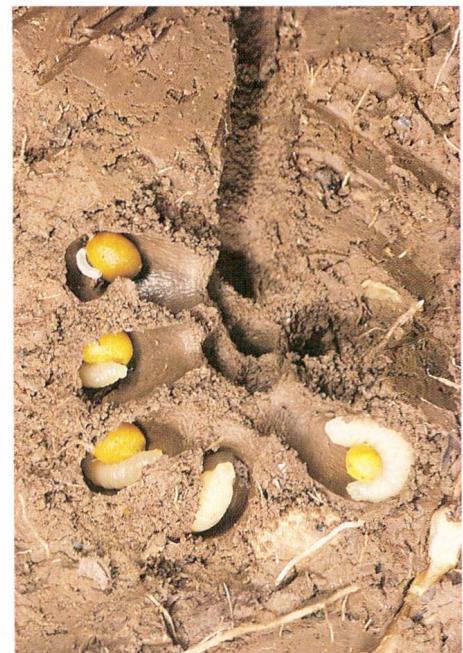
18 *Lasioglossum malachurum*



19 *Lasioglossum malachurum*



21 *Trachusa byssina*



20 *Lasioglossum malachurum*



22 *Trachusa byssina*

Nestbau I

Nestbau II



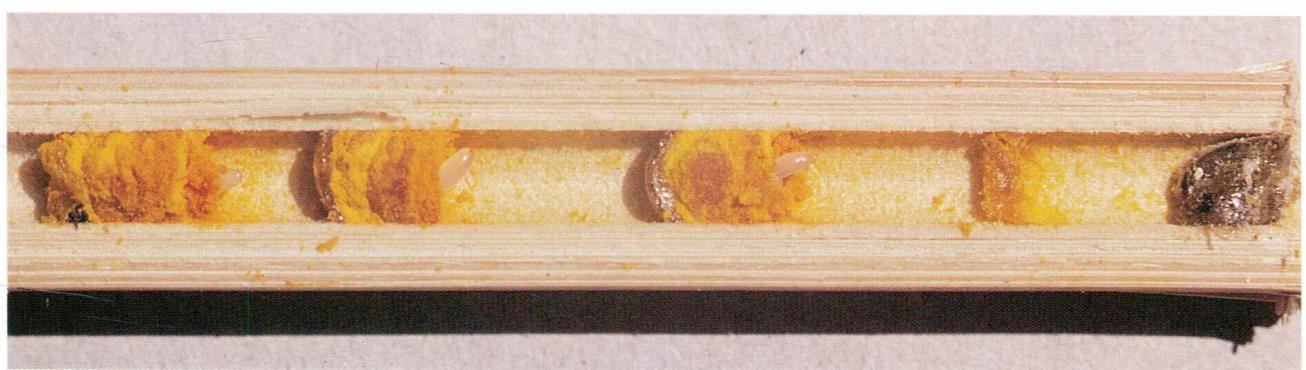
23 *Ceratina cyanea*



24 *Anthophora furcata*



26 *Heriades truncorum*



25 *Heriades truncorum*



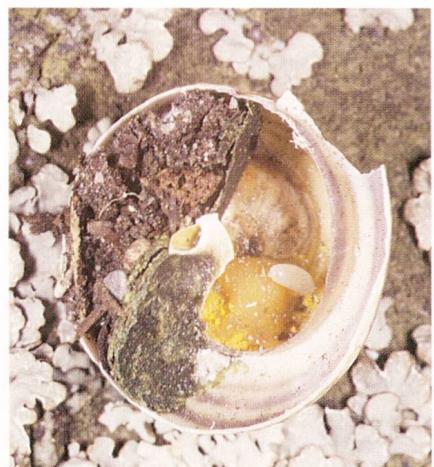
27 *Megachile willughbiella*



30 *Osmia bicolor*



28 *Megachile willughbiella*



31 *Osmia bicolor*



29 *Anthidium punctatum*

Nestbau III



32 *Anthidium strigatum*



33 *Megachile parietina*



34 *Megachile parietina*

Nestbau IV

7. Sozialverhalten der Wildbienen

Obwohl die überwiegende Mehrheit der Bienen eine solitäre Lebensweise besitzt und Staatenbildungen nur bei einem kleinen Teil von ihnen auftreten, sind die Bienen eine grundlegende Gruppe für das Studium der sozialen Insekten, da bei ihnen alle Übergänge zwischen einer rein solitären und einer hochsozialen (eusozialen) Lebensweise zu beobachten sind (30, 38).

Eusozialität ist die höchst organisierte Stufe des Sozialverhaltens, die bei staatenbildenden Insekten vorkommt. Eusoziale Vergesellschaftungen findet man neben gewissen Bienengruppen auch bei Ameisen, Wespen, Termiten und Blattläusen (33, 53). Als eusozial werden Arten bezeichnet, deren Gemeinschaften die folgenden drei Eigenschaften aufweisen:

- (1) Mehrere Individuen einer Art kooperieren bei der Brutpflege.
- (2) Es liegt eine Arbeitsteilung in eierlegende Königinnen und sterile Arbeiterinnen vor.
- (3) Es kommt zu einer Überlappung der Generationen; mindestens zwei Generationen leben gemeinsam und kooperieren: Mutter (Königin) und Töchter (Arbeiterinnen).

Die eusozialen Bienen werden unterteilt in die *primitiv eusozialen Arten* mit meist einjährigen Staaten, wenig ausgeprägten Kastenunterschieden und praktisch fehlendem Futteraustausch und in die *hoch eusozialen Arten* mit mehrjährigen Staaten, deutlichen Kastenunterschieden und Futteraustausch zwischen den erwachsenen Nestinsassen. Während die Staaten der primitiv eusozialen Arten eine solitäre Gründerphase durchlaufen, indem ein einzelnes Weibchen, die spätere Königin, ein Nest gründet und die ersten Brutzellen allein versorgt, bevor schliesslich die ersten Arbeiterinnen schlüpfen, entstehen neue Kolonien der hoch eusozialen Bienen über eine Abspaltung («Schwärmung») eines Teiles des Volkes, der aus einer frisch geschlüpften bzw. der alten Königin und Arbeiterinnen besteht. Die eierlegenden Königinnen der hoch eusozialen Bienen sind ohne ihren «Hofstaat» nicht lebensfähig und wären zur alleinigen Gründung eines neuen Staates nicht befähigt.

Zu den primitiv eusozialen Bienen zählen alle Hummeln (*Bombinae*, Familie Apidae) und verschiedene Vertreter der Furchenbienen (*Halicinae*, Familie Halictidae). Primitiv eusoziale Vergesellschaftungen treten zumindest zeitweise auch innerhalb der Holzbienen, Keulhornbienen und Allodapini (*Xylocopinae*, Familie Anthophoridae) auf (31). Hoch eusoziale Bienen sind die Honigbienen (*Apinae*, Familie Apidae) mit weltweit 4 Arten und die Stachellosen Bienen (*Meliponinae*,

subsozialer Weg

parasozialer Weg

solitär: ein einzelnes Weibchen baut und versorgt allein ein eigenes Nest.
Mehrheit der Bienenarten; Bsp: Osmia spinulosa (vgl. Kap. 3)

subsozial: ein einzelnes Weibchen betreibt aktive Brutpflege, d. h. kontrolliert die Entwicklung der Larven, säubert die Brutzellen von Unrat, verteidigt das Nest oder versorgt die Larven fortlaufend mit Nahrung und erlebt das Schlüpfen seiner Söhne und Töchter.
Ansatzweise bei wenigen Arten von Furchenbienen (Halictus) und bei Holzbienen (Xylocopa) und Keulhornbienen (Ceratina); Hummelstaaten in der Gründerphase

Nestaggregationen: zahlreiche Weibchen nisten in enger Nachbarschaft auf einer kleinen, für die Nestanlage günstigen Fläche; jedes Weibchen besitzt aber ein eigenes Nest.
Verschiedene Seidenbienen (Colletes), Furchenbienen (Halictus, Lasioglossum), Sandbienen (Andrena), Hosenbienen (Dasypoda), Mauerbienen (Osmia), Löcherbienen (Heriades), Scherenbienen (Chelostoma), Pelzbienen (Anthophora) u. a.

kommunal: mehrere Weibchen *einer Generation* benutzen ein gemeinsames Nest oder einen gemeinsamen Nesteingang; jedes Weibchen versorgt aber seine selbständig gebauten Brutzellen allein.
Einige Arten unter den Zottelbienen (Panurgus), Schwiebebienen (Melitturga), Sandbienen (Andrena) und Mauerbienen (Osmia)

quasisozial: mehrere Weibchen *einer Generation* benutzen ein gemeinsames Nest und haben gemeinsame Brutpflege; jedes Weibchen legt aber Eier.
Ansatzweise bei wenigen Mauerbienen (Osmia)

semisozial: mehrere Weibchen *einer Generation* benutzen ein gemeinsames Nest und haben gemeinsame Brutpflege; zusätzlich existiert eine reproductive Arbeitsteilung zwischen den gleichaltrigen Individuen: ein Weibchen legt Eier (Königin), die anderen Weibchen verrichten Sammel- und Bauarbeiten (Arbeiterinnen).
Bestimmte Furchenbienen (Halictus und Lasioglossum) nach erfolgter Nestgründung durch mehrere Weibchen (Polygynie)

eusozial: Angehörige mindestens *zweier Generationen*, Mutter und Töchter, benutzen ein gemeinsames Nest und haben gemeinsame Brutpflege; es gibt eine reproductive Arbeitsteilung zwischen den ungleichaltrigen Individuen.
primitiv eusozial: solitäre Gründerphase, meist nur einjährige Staaten, geringe Kastenunterschiede, meist fehlender Futteraustausch.
Verschiedene Furchenbienen (Halictus, Lasioglossum), alle Hummeln (Bombus)
hoch eusozial: soziale Gründerphase, mehrjährige Staaten, grosse Kastenunterschiede, Futteraustausch.
Honigbiene (Apis mellifera)

Abb. 22: Die zwei hypothetischen Wege der Entstehung eusozialer Staaten bei Bienen

Beispiele aus der mitteleuropäischen Bienenfauna

Familie Apidae), die mit mehreren hundert Arten eine vorwiegend tropische Verbreitung besitzen.

Es wird angenommen, dass die eusoziale Lebensweise im Lauf der Evolution allein bei den Bienen in acht voneinander unabhängigen Entwicklungslinien entstanden ist (30, 53). Auf der Grundlage der verschiedenen bei den Bienen verwirklichten sozialen Gemeinschaften kann man sich hypothetisch zwei Wege der Entwicklung der Eusozialität über Stufen zunehmend komplizierter Vergesellschaftungen vorstellen (Abb. 22). Für jede dieser verschiedenen Ebenen der sozialen Organisation gibt es Beispiele bei den Bienen. Die zwei denkbaren Wege sind der *subsoziale Weg*, der direkt über die subsoziale Stufe zur Eusozialität führt, und der *parasoziale Weg*, der über Nestaggregationen, kommunale, quasi- und semisoziale Stufe das Stadium der Eusozialität erreicht (30, 53).

In der mitteleuropäischen Wildbienenfauna kennen wir neben den mehrheitlich *solitären* Arten auch *kommunale* und *primitiv eusoziale* Arten. *Nestaggregationen* sind für viele Bienen charakteristisch, während ein *subsoziales*, *quasisoziales* oder *semisoziales* Verhalten nach unserem heutigen Wissen bei den einheimischen Bienen nur ansatzweise oder nur zeitweise in bestimmten Phasen des Lebenszyklus auftritt.

Für jede der verschiedenen Ebenen der sozialen Organisation soll im folgenden mindestens ein Beispiel aus der mitteleuropäischen Bienenfauna vorgestellt werden.

Mit Ausnahme von *Osmia inermis*, die eine vorwiegend alpine Verbreitung besitzt, kommen alle in den folgenden Beispielen aufgeführten Arten auch in der Nordschweiz vor.

Nestaggregationen: Die auf Weiden (*Salix*) als Pollenquelle spezialisierte Sandbiene *Andrena vaga* braucht für die Nestanlage sandige, offene Bodenstellen (vgl. Foto 35). Häufig nisten an solchen günstigen Stellen Hunderte bis Tausende von Individuen auf engstem Raum nebeneinander. Jedes Weibchen schachtet sein eigenes Nest im Boden aus und verproviantiert die Brutzellen ohne Mithilfe von Artgenossen und weist somit eine rein solitäre Lebensweise auf. Die Nestansammlungen von *A. vaga* entstehen wohl eher aufgrund einer günstigen Beschaffenheit des Bodensubstrates als aus sozialen Gründen. Trotzdem bieten Nestaggregationen Gelegenheit für eine Entwicklung in Richtung einer höheren sozialen Organisation, indem sie das Entstehen von kommunalen Gemeinschaften begünstigen.

kommunal: Bei der bodennistenden Sandbiene *Andrena bucephala* benutzen mehrere Weibchen denselben Nesteingang. Im Innern des Nestes besitzt aber jedes Weibchen einen eigenen Bezirk und eigene Brutzellen, die von ihm allein gebaut und selbstständig mit Pollen und Nektar versorgt werden (36). Der Vorteil einer kommunalen Verhaltensweise liegt in einer verbesserten Abwehr von Brutparasiten, da ein unbemerktes Eindringen in ein kommunales Nest, wo ständig einige Bienen anwesend sind, bedeutend erschwert ist.

quasisozial: Die Mauerbiene *Osmia inermis* baut Gemeinschaftsnester unter flachen Steinen, die bis zu 200 Brutzellen umfassen können (40). Die Brutzellen bestehen aus zerkautem Blattmaterial und befinden sich in einer zusammenhängenden Wabe an der Unterseite eines Steines (vgl. Foto 36). Die Nester werden von den Bienen ringsum mit Sand so gegen den Untergrund abgedichtet, dass nur ein kleines Einflugsloch frei bleibt. Bis zu zwölf gleichzeitig bauende Weibchen wurden an einem einzigen Nest beobachtet. In diesen Gemeinschaftsnestern baut und versorgt jedes Weibchen seine eige-

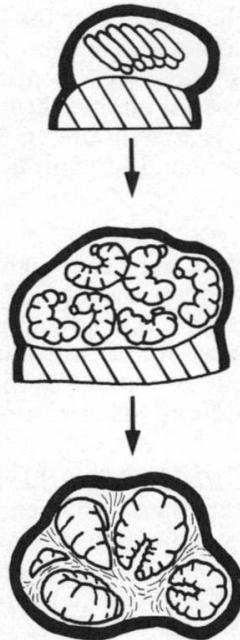
nen Brutzellen, so dass man auch hier von einer kommunalen Nistweise sprechen könnte. Da der Sandwall jedoch durch die gemeinschaftliche Tätigkeit aller Weibchen entsteht, sind bei *O. inermis* erste Ansätze zu einem quasisozialen Verhalten vorhanden.

semisozial: Die Gemeinschaften der bodennistenden Furchenbiene *Halictus maculatus* durchlaufen zu Beginn häufig eine semisoziale Phase, um erst später das primitiv eusoziale Stadium zu erreichen (25). Bis zu zehn begattete Jungweibchen überwintern im Geburtsnest. Im Frühjahr kommt es zu einer polygynen Nestgründung: zwei bis drei Weibchen derselben Generation, meist Schwestern, beginnen mit Zellenbau und Verproviantierungsarbeiten. Meist legt jedoch nur das grösste Weibchen Eier, während die anderen Nestbewohnerinnen die Funktion von sterilen Hilfsweibchen übernehmen. Mit dem Schlüpfen der Arbeiterinnen aus den gemeinschaftlich versorgten Zellen löst sich die semisoziale Gemeinschaft auf und tritt in das primitiv eusoziale Stadium ein. Die Hilfsweibchen verlassen das Nest, und an ihre Stelle treten die frisch geschlüpften Arbeiterinnen, die, abgesehen von der Eiablage, welche weiterhin von ihrer Mutter, der Königin, getätigter wird, alle Brutfürsorgehandlungen im Nest übernehmen.

subsozial: Die Keulhornbiene *Ceratina cyanea* zeigt erste Ansätze zu einem subsozialen Verhalten. Sie nistet solitär in selbstgenagten Gängen in dünnen, markhaltigen Stengeln (vgl. Foto 23). Ein einzelnes Weibchen legt im Frühsommer mehrere Brutzellen linienförmig hintereinander an und bewacht das Nest. Die langlebigen Weibchen, die sich gewöhnlich im vorderen Teil der Neströhre aufhalten, sind meist noch am Leben, wenn ihre Söhne und Töchter die Brutzellen im Spätsommer als vollentwickelte Bienen verlassen (52). Die beiden Generationen kommen somit im Gegensatz zu den meisten solitären Bienenarten miteinander in Kontakt, was eine Voraussetzung für das Entstehen von eusozialen Gemeinschaften über die Stufe der Subsozialität ist. Allerdings kann man die Verhältnisse bei *C. cyanea* nicht als eigentlich subsozial bezeichnen, da nach unserem heutigen Wissen keine Brutfürsorgehandlungen vorkommen, die über das hinausgehen, was von anderen Solitärbienen bekannt ist. Subsoziale Gemeinschaften, die ihren Namen wirklich verdienen, sind dagegen von anderen, nicht einheimischen Keulhornbienen bekannt (31). Hier öffnet das nestbauende Weibchen regelmäßig die fertig verproviantierten und bestifteten Brutzellen, kontrolliert die Entwicklung der Larven und entfernt Kotbällchen und andere Abfälle, indem es diese in die Zellzwischenwände einbaut. Die Kontrolle der Brutzellen ist dabei stets verbunden mit der Zerstörung und dem Wiederaufbau der Zellwände.

Ein der Definition der Subsozialität genau entsprechendes Verhalten finden wir in der einheimischen Bienenfauna nach heutigem Wissen nur während der Gründerphase eines Hummelstaates ausgebildet.

primitiv eusozial: Die Hummeln (*Bombus*) bilden einjährige Staaten. Ein im Spätsommer oder Herbst begattetes Hummelweibchen gründet nach der Überwinterung im Frühjahr ein neues Nest, das je nach Art unterirdisch in Kleinsäugerbauen, an der Erdoberfläche in der Krautschicht oder unter Moospolstern, oder oberirdisch in Baumhöhlen und Vogelnistkästen angelegt sein kann (vgl. Kap. 6). Die spätere Königin des Hummelstaates trägt vorerst Pollen und Nektar in ihr Nest ein und formt mit dem gesammelten nektarfeuchten Pollen einen Nahrungsklumpen, auf den sie 8–16 Eier ablegt (Abb. 23). Nach der Eiablage überdeckt sie die erste Brutkammer mit Wachs, das aus speziellen Hautdrüsen zwischen den Rücken- und den Bauchsegmenten als kleine Schüppchen ausgeschieden wird, und bebrütet die Eier, indem sie in einer sattelförmigen Grube auf der Brutkammer sitzt und mittels der Flugmuskulatur Wärme erzeugt. Die Königin ernährt sich während dieser Zeit von Nektar, den sie bei der Nestgründung eingetragen und in einem aus Wachs gebauten, fingerhutförmigen «Honigtopf» eingelagert hat. Nach etwa 3–5 Tagen schlüpfen die Larven in der ersten Brutzelle und ernähren sich gemeinsam vom Pollenvorrat. Sobald der Futtervorrat verbraucht ist, besitzt die Königin das Wachs auf, versorgt die Larven durch die entstandene Öffnung mit nektarfeuchtem Pol-



len und verschliesst die Brutkammer wieder. Dies kann sich unter Umständen mehrfach wiederholen. Die Hummelmgemeinschaft hat nun das *subsoziale Stadium* erreicht. Mit dem Heranwachsen der Larven muss die Brutkammer mit Wachs fortlaufend erweitert werden, und es entsteht ein blasiges Gebilde mit mehreren Erhebungen. Fressen die Hummellarven vorerst noch gemeinsam in einer einzigen Brutzelle, spinnen sie sich rund eine Woche nach dem Schlüpfen kurz vor der Verpuppung einzeln in einen Kokon ein und unterteilen so die Brutkammer. Zu diesem Zeitpunkt entfernt die Königin die Wachsschicht rund um die Kokons und baut daraus eine oder mehrere neue Brutkammern, die sie wiederum mit einer Anzahl Eiern belegt. Die neuen Brutkammern werden auf den Kokonhaufen der noch nicht geschlüpften Hummeln errichtet. Nach einem 7–10 Tage dauernden Puppenstadium schlüpfen die ersten Arbeiterinnen aus ihren Kokons aus. Sie übernehmen nun zahlreiche Arbeiten im Nest und unterstützen ihre Mutter beim Aufbau des Staates: sie sammeln Pollen und Nektar, bauen Brutzellen und Honigtopfe, verteidigen das Nest und versorgen die Brut. Einzig die Eiablage bleibt weiterhin ausschliesslich Sache der Königin, die bereits wenige Tage nach dem Schlüpfen der ersten Arbeiterinnen das Nest nicht mehr verlässt. Der Hummelstaat ist nun in das *primitiv eusoziale Stadium* mit gemeinsamer Brutpflege, reproduktiver Arbeitsteilung und Überlappung der Generationen eingetreten (vgl. Foto 37).

Bei der Versorgung der Brut durch Arbeiterinnen und Königin lassen sich bei den Hummeln zwei Gruppen unterscheiden. Die ursprünglicheren «pocket-makers» bauen seitlich an eine Zelle mit heranwachsenden Larven separate Taschen aus Wachs, die gegen die Brutkammer hin offen sind und mit Pollen gefüllt werden (Abb. 24). Die Larven fressen kontinuierlich aus diesen Taschen. Die «pollen-storers» dagegen füllen den gesammelten Pollen vorerst in die verlassenen und gereinigten Puppenkokons, von wo aus er, gemischt mit Nektar aus den wächsernen Honigtopfen, durch ein Loch in der Wachsdecke der Brutkammer von den Arbeiterinnen und der Königin direkt an die Larven verfüttert wird (vgl. Abb. 20).

Im Lauf des Sommers werden fortlaufend neue Arbeiterinnenbruten erzeugt, die Koloniegröße nimmt nun immer weiter zu. Erst auf dem Höhepunkt der Kolonieentwicklung, der je nach Hummelart mit einer Volksgrösse von 30–600 Arbeiterinnen erreicht ist, beginnt mit der Erzeugung von Geschlechtstieren die letzte Phase im Lebenszyklus der Hummeln. Aus unbefruchteten Eiern entwickeln sich Dronen, aus befruchteten Eiern Jungköniginnen. Beide Geschlechter verlassen darauf die Nester und verpaaren sich. Die begatteten Jungköniginnen überwintern in einem geschützten Versteck im Erdoden oder unter Moospolstern und gründen im nächsten Frühjahr einen neuen Hummelstaat, während die alten Königinen, die Arbeiterinnen und die Dronen im Herbst sterben. Die Hummelköniginnen erreichen ein Alter von 12–15 Monaten, die Arbeiterinnen leben 6–12 Wochen.

Im Vergleich zu den Staaten der hoch eusozialen Honigbiene (*Apis mellifera*) sind die primitiv eusozialen Kolonien der Hummeln durch mehrere ursprüngliche Merkmale gekennzeichnet. Sie sind einjährig, durchlaufen eine solitäre Gründerphase, die Kastenunterschiede sind gering, so dass meist flüssende Übergänge in der Körpergröße zwischen Königin und den grössten Arbeiterinnen bestehen, und ein direkter Futteraustausch zwischen den erwachsenen Koloniemitgliedern fehlt. (2, 30, 52, 53)

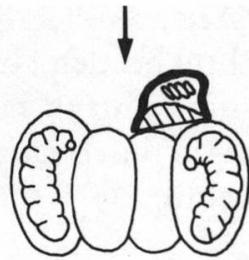


Abb. 23: Entwicklung einer Brutzelle bei Hummeln
Aus (30), (52) und (53), verändert.

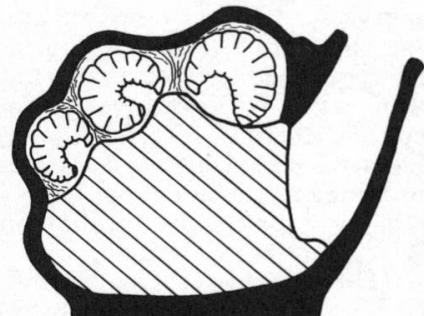


Abb. 24
Aus (30), verändert.

Neben den Hummeln besitzen die beiden Furchenbienen *Lasioglossum malachurum* und *L. marginatum* das am fortschrittlichsten entwickelte Sozialverhalten unter den mitteleuropäischen Wildbienen, wobei *L. marginatum* sogar als weltweit einzige bekannte Furchenbiene mehrjährige Staaten ausbildet. In den Grundzügen sind sich die primitiv eusozialen Staaten der Hummeln und der beiden *Lasio-*

glossum-Arten ähnlich. Ein wesentlicher Unterschied besteht darin, dass die Arbeiterinnenbrut bei den Hummeln kontinuierlich über den ganzen Sommer hin gebildet wird, während bei den beiden Furchenbienen die einzelnen Brutversorgungsphasen durch kürzere oder längere Zeiten völliger Inaktivität voneinander getrennt sind.

L. malachurum kommt im Randen vor, die nächsten bekannten Vorkommen von *L. marginatum* liegen im Zürcher Weinland.

Lasioglossum malachurum: Im Frühjahr, meist Anfang April, beginnen die überwinterten und bereits im Herbst geschlüpften und begatteten Weibchen mit dem Bau von Nestern. Meist nisten mehrere Weibchen in enger Nachbarschaft (vgl. Foto 18). Ein einzelnes Weibchen, die spätere Königin, gräbt im Erdboden einen 20–25 cm tiefen Hauptgang aus, bevor 6–7, maximal 11 Brutzellen angelegt, verproviantiert und bestiftet werden (vgl. Foto 20). Nach Abschluss dieser ersten Versorgungsphase verschliesst die Nestgründerin von innen das Nest und wartet das Schlüpfen der ersten Brut ab, das etwa Mitte Juni erfolgt. Während dieser Ruhephase sind im Bereich einer Nestansammlung keine Weibchen zu erblicken (Abb. 25). Die erste Brut besteht ausschliesslich aus unbegatteten Arbeiterinnen, die nach ihrem Schlüpfen gemeinsam Zellen für die zweite Brut ausschachten, Pollen und Nektar sammeln und den Nesteingang bewachen (vgl. Foto 19). Die fertig verproviantierten Brutzellen dieser zweiten Versorgungsphase werden von der Königin je mit einem Ei bestiftet. Die Zahl der Zellen der zweiten Brut liegt in Mitteleuropa bei etwa 20–25, in Südeuropa bei 30 und mehr. Die zweite Brut schlüpft Mitte August, ebenfalls nach einer längeren Ruhepause, während der das Nest wiederum verschlossen bleibt. Sie besteht in Mitteleuropa bereits aus Jungköniginnen und Männchen, die das Nest verlassen und sich verpaaren. Die Arbeiterinnen und Männchen sterben in den ersten Frostnächten, während die begatteten Weibchen überwintern, um im nächsten Frühjahr neue Nester zu gründen.

Die Anzahl der Arbeiterinnenbruten, die jeweils durch längere Inaktivitätsperioden unterbrochen sind, ist je nach geographischer Lage verschieden. In weiten Teilen Mitteleuropas bildet *L. malachurum* nur eine Arbeiterinnenbrut aus, in klimatisch begünstigten Gebieten sind es zwei, im Mittelmeerraum drei und in Israel sogar vier Arbeiterinnenbruten. Die Nester werden mit jeder Brutphase tiefer und ausgedehnter, so dass die volksreichsten Nester in Südeuropa im August über 200 Brutzelten enthalten können.

Die Königin von *L. malachurum* lebt 12–13 Monate, die Arbeiterinnen jeweils einige Wochen. Arbeiterinnen und Königin unterscheiden sich deutlich in der Grösse. Der Größenunterschied war dafür verantwortlich, dass die Arbeiterinnen lange Zeit als selbständige Art betrachtet wurden. (10, 28, 30, 38, 52)

Lasioglossum marginatum: Die Lebenszyklen von *L. malachurum* und *L. marginatum* sind einander sehr ähnlich, mit dem Unterschied, dass bei *L. marginatum* zwischen den zahlreicheren Arbeiterinnenbruten bedeutend längere, nämlich fast ein volles Jahr dauernde Ruhepausen eingeschaltet werden, was zur Entstehung der fünf- bis sechsjährigen Staaten bei *L. marginatum* führt (Abb. 26). Ein be-

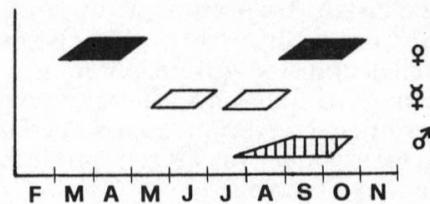


Abb. 25: Flugzeit von Königinnen, Arbeiterinnen und Männchen von *L. malachurum*
Aus (39), verändert.

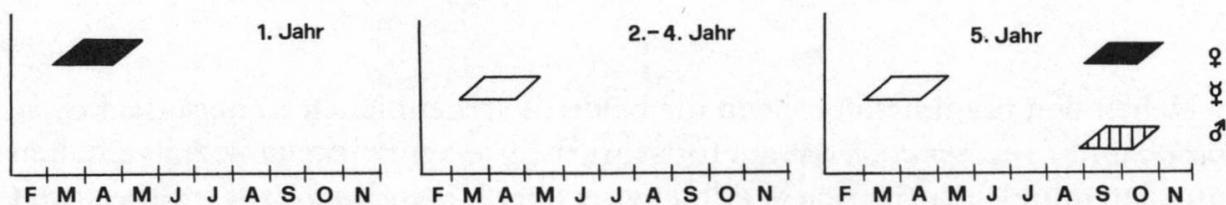


Abb. 26: Flugzeiten von Königinnen, Arbeiterinnen und Männchen von *L. marginatum*
Aus (39), verändert.

gattetes, im Geburtsnest überwinteretes Weibchen, die spätere Königin, gründet im Frühling ein neues Nest im Boden, versorgt die 2–6 Zellen mit einem Vorratsgemisch aus Pollen und Nektar, verschliesst bereits im Mai das Nest und legt schliesslich in jede verproviantierte Zelle ein Ei. Die Nachkommen, unbegattete Arbeiterinnen der 1. Generation, schlüpfen im Sommer, bleiben aber mit der Königin im verschlossenen Nest und verlassen es in diesem Jahr nicht mehr. Erst im folgenden Frühjahr wird das Nest geöffnet. Die im letzten Sommer geschlüpften Arbeiterinnen verlassen es erstmals und bauen und versorgen neue Zellen (vgl. Foto 38). Bereits im Mai wird das Nest wieder geschlossen, und die Königin belegt die Zellen mit je einem Ei. Im Sommer schlüpft die 2. Arbeiterinnengeneration, 6–18 Weibchen, die wiederum bis zum nächsten Frühjahr im verschlossenen Nest bleiben; die 1. Arbeiterinnengeneration stirbt. Dies wiederholt sich im dritten Jahr mit einer 3. und im vierten Jahr mit einer 4. Arbeiterinnengeneration mit 15–54 bzw. 54–162 Arbeiterinnen. Erst im fünften oder im sechsten Jahr mit 162–486 bzw. 486–1458 Arbeiterinnen tritt der Bienenstaat in sein Endstadium. Die Weibchen der letzten Arbeiterinnenbrut bauen und versorgen eine grosse Zahl neuer Brutzellen, die im Unterschied zu den vorangegangenen Jahren Männchen und begattungsfähige Weibchen ergeben. Noch im Herbst des fünften oder sechsten Jahres öffnet sich das Nest, die Männchen verlassen es, dringen in andere offene und damit gleichaltrige Nester ein und begatten dort die Weibchen. Diese überwintern im Geburtsnest und gründen im darauffolgenden Frühjahr als Jungköniginnen neue Nester.

Die Königin von *L. marginatum* lebt 5–6 Jahre, die Arbeiterinnen werden ungefähr ein Jahr alt. Trotz dieser so hoch entwickelten Sozialstruktur zeigen Königin und Arbeiterinnen keine Unterschiede in Körpergrösse und äusserer Morphologie. (30, 37, 38, 52)

In bezug auf die evolutive Höhe der sozialen Organisation ist die deutlichste Zäsur zwischen den primitiv eusozialen und hoch eusozialen Bienenarten ausgebildet. Die Stufen solitär bis primitiv eusozial stehen einander näher. Einzelindividuen der hoch eusozialen Bienen sind allein nicht überlebensfähig, eine Rückkehr zum solitären Leben ist nicht mehr möglich, während bei allen anderen Stufen zumindest während einer Phase des Lebenszyklus ein solitärer Abschnitt auftritt. In Mitteleuropa ist die Honigbiene (*Apis mellifera*) die einzige Art mit hoch eusozial organisierten Staaten. Auf sie soll hier nicht weiter eingegangen werden.

Die eusozialen Staaten der Hautflügler sind durch die Kaste der sterilen Arbeiterinnen charakterisiert, die keine eigenen Nachkommen erzeugen, sondern ihrer Mutter bei der Aufzucht jüngerer Geschwister helfen. Dies scheint auf den ersten Blick in Widerspruch zu der auf Darwin zurückgehenden Theorie der Natürlichen Auslese zu stehen, wonach jedes Individuum eine möglichst grosse Zahl von Nachkommen erzeugen und damit möglichst viel von seinen eigenen Erbanlagen an die nächste Generation weitergeben sollte. Es ist deshalb zunächst unverständlich, wie sich im Lauf der Evolution Kinderlosigkeit durchsetzen konnte.

Der Schlüssel für die Lösung könnte zumindest teilweise in der besonderen Geschlechtsbestimmung bei den Hymenopteren, der *Haplodiploidie* liegen: aus unbefruchteten Eiern entwickeln sich haploide Männchen, aus befruchteten Eiern diploide Weibchen. Die Königinnen in den Staaten der Hymenopteren sind diploid und weisen deshalb mit ihren Töchtern einen Verwandtschaftsgrad von 50 % auf, d. h., die Hälfte aller Gene zwischen der Mutter und ihren Nachkommen ist identisch. Die Töchter dagegen erhalten von ihrem haploiden Vater alle einen identischen Satz Gene, welcher die Hälfte ihrer Erbanlagen ausmacht, während die andere Hälfte des Gensatzes, der von der diploiden Mutter stammt, mit einer Wahrscheinlichkeit von 50 % bei Schwestern gemeinsam auftritt, so dass der Verwandtschaftsgrad zwischen Schwestern 75 % beträgt. Damit sind, bedingt durch die *Haplodiploidie*, Schwestern näher miteinander verwandt als Mutter und Nachkommen. Eine sterile Arbeiterin hat einen grösseren genetischen Nutzen, wenn sie fortpflanzungsfähige Schwestern aufzieht, mit welchen sie durchschnittlich 75 % aller Gene gemeinsam hat, als wenn sie eigene Nachkommen erzeugen und aufziehen würde, mit denen sie lediglich einen Verwandtschaftsgrad von 50 % aufweist.

Diese erstaunlichen Verwandtschaftsverhältnisse könnten auch erklären, weshalb nur Weibchen bei der Aufzucht ihrer Schwestern helfen. Die haploiden Männchen, die alle ihre Erbanlagen von der Mutter erhalten haben, besitzen durchschnittlich nur 50 % aller Gene mit ihren Schwestern gemeinsam und erhielten deshalb keinen selektiven Vorteil, wenn sie auf die eigene Fortpflanzung verzichten würden (26).

Die ungewöhnliche Geschlechtsbestimmung prädestiniert die Hautflügler zur Ausbildung von sterilen Arbeiterinnenkästen und zur Eusozialität. Vermutlich ist die Eusozialität allein innerhalb der Hymenopteren elfmal unabhängig voneinander bei Ameisen, Wespen und Bienen entstanden, während im gesamten übrigen Insektenreich nur noch gerade Termiten und gewisse Blattläuse Staaten mit sterilen Arbeiterkästen besitzen (33, 53). Haplodiploidie kann aber nicht als alleinige Begründung für die Entstehung von Eusozialität herangezogen werden, da nur bei einem kleinen Teil der haplodiploiden Hautflügler sterile Kästen zu beobachten sind, diese umgekehrt aber bei den diploiden Termiten vorkommen. Faktoren ökologischer Natur, wie z. B. der Schutz vor Brutparasiten oder die Erleichterung beim Nestbau, müssen eine ebenfalls wichtige Rolle bei der Herausbildung eusozialer Staaten gespielt haben. Zudem sind die oben skizzierten Verwandtschaftsverhältnisse nur dann gültig, wenn in den Kolonien der sozialen Insekten nur eine und nicht mehrere Königinnen Eier legen und wenn sich die Königin jeweils nur ein einziges Mal zu Beginn der Saison verpaart. Nester mit mehreren Königinnen und Mehrfachpaarungen sind aber von verschiedenen eusozialen Hautflüglern bekannt geworden, wodurch der Wert der genetischen Theorie des Sozialverhaltens geschmälert wird. Trotzdem scheint die Haplodiploidie eine wichtige genetische Voraussetzung für die Entstehung steriler Kästen bei den Hautflüglern gewesen zu sein.

Sozialverhalten – Verhältnisse im Schaffhauser Randen

Unter Einschluss der kommunalen Arten besitzen rund ein Fünftel (21,3 %) von den bis heute aufgefundenen 108 nestbauenden Bienenarten im Schaffhauser Randen eine soziale Lebensweise (Abb. 27). Von den 23 sozialen Arten sind 2 communal (die Sandbienen *Andrena bucephala* und *A. jacobi*) und 21 primitiv eusozial (mehrere *Halictus*- und *Lasioglossum*- und alle *Bombus*-Arten).

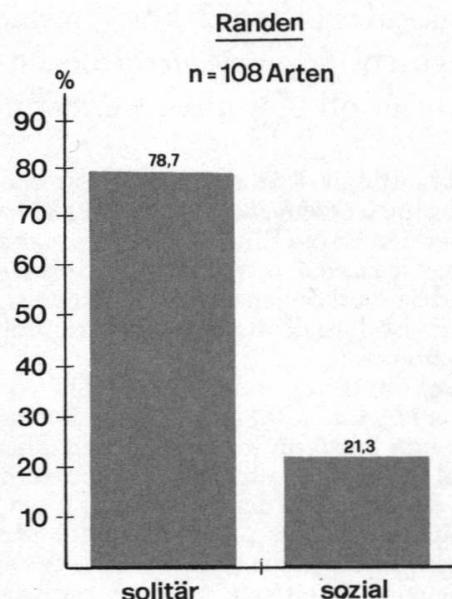


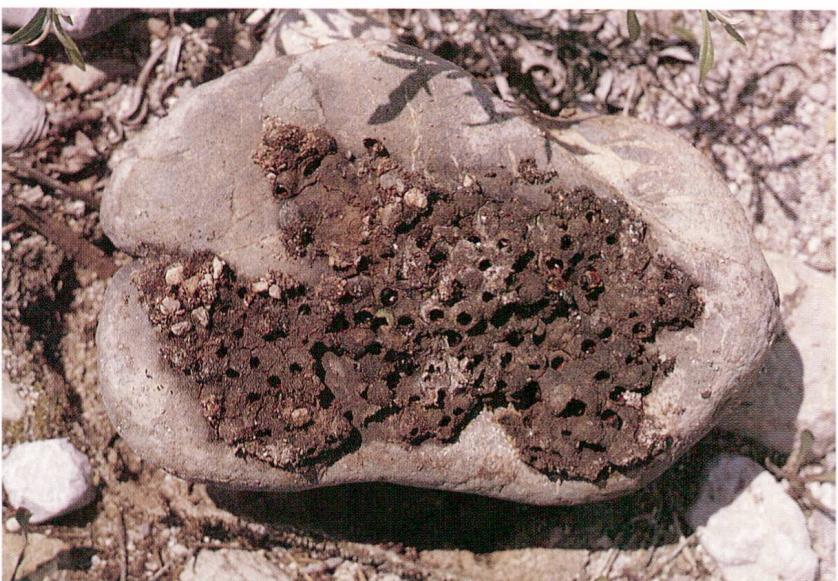
Abb. 27: Anteile der solitären und sozialen Arten unter den nestbauenden Bienen im Schaffhauser Randen Aus (34).



35 *Andrena vaga*



38 *Lasioglossum marginatum*



36 *Osmia inermis*



37 *Bombus pascuorum*

Sozialverhalten