

Zur Bionomie der Sandbienen *Andrena clarkella* (KIRBY), *A. cineraria* (L.), *A. fuscipes* (KIRBY) und ihrer Kuckucksbienen (Hymenoptera: Apoidea)

Martin Gebhardt, Gabriele Röhr

Abstract: On the bionomics of the sand bees *Andrena clarkella*, *A. cineraria*, *A. fuscipes* and their cuckoo bees. - In 1983/84, the bionomics of three species of *Andrena* were studied in Northwest Germany. The habits of the associated species of *Nomada* were additionally analyzed. - In 1983, the flight season of *A. clarkella* lasted from 1 April to 10 May; males and females of *A. cineraria* had their active period from 16 April to 3 July. The flight season of *A. fuscipes* lasted from 23 July to 30 September 1983. - Except *A. fuscipes*, the studied species of *Andrena* nested in aggregations. All three species were proterandrous. Females of *A. cineraria* mated just once and resisted subsequent mating attempts. The males obviously detected virgin females by olfactory perception. - Unlike the other species, the females of *A. clarkella* closed the entrances of their nests before each collecting flight. They constructed only 1 nest each, whereas the females of *A. cineraria* and *A. fuscipes* could complete 2 nests each. The nests of *A. clarkella* were provisioned with pollen and nectar of *Salix* spec. Foraging females of *A. cineraria* visited *Taraxacum officinale*, those of *A. fuscipes* only *Calluna vulgaris*. The average duration of one collecting cycle ranged from 1 h 10 min (*A. fuscipes*) up to 2 h (*A. clarkella*). On a day with favourable conditions the females carried out 3-4 collecting cycles. The provisioning of one cell required between 6 (*A. cineraria*, *A. fuscipes*) and 12 (*A. clarkella*) collecting cycles. Usually the nests of the three *Andrena* species contained 2-3 cells. - Active females of *A. clarkella* had a life-span of 4-5 weeks, those of *A. cineraria* of about 6 weeks. In the laboratory, active males of *A. cineraria* had a maximum life-span of 54 days, the females of 67 days. - The individual behaviour patterns of the *Andrena* species are similar; the same applies to the behaviour patterns of the *Nomada* species.

1. Einleitung

Von den ca. 500 in der Bundesrepublik Deutschland nachgewiesenen Bienenarten bzw. -unterarten zählen 113 (WESTRICH 1984) bzw. 111 (WARNCKE 1986) zur Gattung *Andrena* FABRICIUS. Insbesondere im Frühling dominieren die endogäisch nistenden Sandbienen unter den auftretenden Arten und Individuen, deren Bestäubungstätigkeit als landschaftsökologischer Faktor nicht zu unterschätzen ist. Schutzmaßnahmen zur Erhaltung der durch Umweltbelastungen und Habitatvernichtung gefährdeten Wildbienenbestände sind nur bei detaillierter Kenntnis ihrer Lebensweisen und Habitatansprüche durchführbar. Obwohl Vorschläge für eingehende bionomische Untersuchungen seit langem vorliegen (LINSLEY et al. 1952), wurden bisher nur wenige *Andrena*-Arten umfassend bearbeitet. Gleiches gilt für die Kuckucksbienen der Gattung *Nomada* SCOPOLI.

2. Untersuchungsgebiete

Die beiden Untersuchungsbereiche liegen auf der Geest des Weser-Ems-Gebietes (West-Niedersachsen). Bereich 1 („Drakamp“) befindet sich 26 km westlich der Stadt Oldenburg bei der Ortschaft Godensholt, Bereich 2 („Große Höhe“) 32 km südöstlich von Oldenburg bei

Groß Ippener. - Untersuchungsbereich 1 ist ein südwestlich exponierter Teil der Uferböschung des unter Naturschutz stehenden Drakamp Schlatts (Abb. 1). Umgeben ist das Schlatt von Laub- und Nadelbäumen, daran grenzen Mischwald, Wiesen und Weiden. Der Nistbereich der untersuchten Arten *Andrena clarkella* und *A. cineraria* erstreckte sich über 20 m beiderseits eines Sandweges. Bei einer Breite von ca. 9 m nahm die Nestaggregation eine Fläche von ca. 180 m² ein. Auf dem Sandweg siedelte die nicht näher untersuchte Art *Andrena barbilabris* (KIRBY). Der Deckungsgrad des Grasbewuchses erreichte auf dem von *A. clarkella* bevorzugten, 20° geneigten Abschnitt der Böschung 40 %, während *A. cineraria* ihre Nester hauptsächlich in dem bis zu 70 % bedeckten, 25°-30° geneigten Bereich anlegte. Einige *A. cineraria*-♀♀ besiedelten auch die horizontale Fläche in Ufernähe. - Untersuchungsbereich 2 ist eine ebene, hauptsächlich mit jungen Kiefern und teilweise üppigen Beständen der Besenheide (*Calluna vulgaris*) bewachsene Aufforstungsfläche am Rande der als Truppenübungsplatz und Naherholungsgebiet genutzten Großen Höhe (Abb. 2). Der untersuchte Nistbereich von *Andrena fuscipes* nahm eine Fläche von etwa 40x50 m (ca. 2000 m²) ein. Dichte Besenheidebestände wechselten hier mit schütterem Bewuchs und offenen Sandflächen.



Abb. 1: Nistbereich von *Andrena clarkella* und *Andrena cineraria* am Drakamp (Untersuchungsbereich 1).



Abb. 2: Nistbereich von *Andrena fuscipes* an der Großen Höhe (Untersuchungsbereich 2).

Die Freilanduntersuchungen wurden von April bis Oktober 1983 durchgeführt. Im Jahre 1984 erfolgten verschiedene Nachuntersuchungen. Die Angaben zur Witterung basieren auf den Daten und Witterungsberichten des Deutschen Wetterdienstes. Die Untersuchungen begannen mit dem Einsetzen einer allgemeinen Erwärmung am 16. April 1983. Diese Wärmeperiode hielt bis zum Monatsende an. Nach zu kaltem und zu nassem Mai sowie durchschnittlichem Juni waren die Monate Juli und August von anhaltenden Hitzeperioden geprägt. Die warme, sonnige und sehr trockene Witterung ging erst Anfang September zu Ende. Im September war die Witterung wechselhaft. Am 2. Oktober 1983 setzte schließlich eine Regenperiode ein, welche die Freilandbeobachtungen beendete.

4. Untersuchungsmethoden

Zur Markierung der untersuchten Individuen wurde verschiedenfarbige Korrekturflüssigkeit verwendet. Die Markierung erfolgte dorsal auf Thorax und/oder Abdomen, wobei die Tiere nicht betäubt wurden. Dies hatte keine erkennbar negative Auswirkung auf das spätere Verhalten der Bienen. - Die Überwinterung ausgegrabener Bienen erfolgte in mit Sand gefüllten Plastikboxen, die im Freiland ca. 20 cm tief eingegraben wurden, um sie natürlichen Witterungsbedingungen auszusetzen. Zur Haltung und Beobachtung aktiver Individuen im Labor wurde ein mit Fliegendraht bespannter Raupenzuchtkasten (28x20x36 cm) verwendet, der als Bodengrund Sand (ca. 3 cm hoch) sowie einige Halme enthielt. Als Nahrung diente Zuckerkörnung.

Zur Charakterisierung des Nistsubstrats der untersuchten Bienenarten wurden an ausgegrabenen Nestern je 2 Parallelproben aus 10-20 cm Tiefe entnommen und mit Natriumpolyphosphat dispergiert. Die Korngrößenanalyse erfolgte nach dem ATTERBERG-Verfahren. Zur Bestimmung des Gehaltes an organischer Substanz wurde die konduktometrische C-Bestimmung mit dem WÖSTHOFF-Gasanalysengerät durchgeführt. Die Auswertung erfolgte nach KUNTZE et al. (1983), SCHACHTSCHABEL et al. (1982) und SCHROEDER (1978). - Die Lufttemperatur wurde im Schatten in ca. 70 cm Höhe mit einem digitalen Sekundenthermometer gemessen. Alle Zeitangaben erfolgen in Mitteleuropäischer Zeit (MEZ).

5. Ergebnisse

5.1. Die Nistbereiche

Am Drakamp nisteten die Arten *Andrena clarkella* und *A. cineraria* in stark humosem Sandboden, während das Nistsubstrat von *A. fuscipes* an der Großen Höhe ein mittelhumoser lehmiger Sandboden war (vgl. Tab. 1). Benachbarte Bereiche mit unterschiedlicher Oberflächenstruktur (Humusschicht, Deckungsgrad der Vegetation) wurden am Drakamp von jeweils anderen *Andrena*-Arten bevorzugt besiedelt (Kap. 2.).

Tab. 1: Mittelwerte der Korngrößenverteilungen und der Gehalte an organischer Substanz in den Nistsubstraten der untersuchten *Andrena*-Arten (in Gew.-%, Entnahmetiefe 10-20 cm, n = Anzahl der Bodenproben).

Aggregation	n	Korngrößenverteilung (%)			Org. Substanz (% d. Tr.-S.)
		Sand	Schluff	Ton	
Drakamp:					
<i>A. clarkella</i>	4	94,0	2,6	3,4	5,1
<i>A. cineraria</i>	4	94,2	2,7	3,1	4,6
Große Höhe:					
<i>A. fuscipes</i>	3	77,9	15,8	6,3	2,5

Untersuchungen an Grabwespen der Gattungen *Bembix* und *Microbembex* ergaben als wichtigste Faktoren für die Nistplatzwahl der ♀♀ die Oberflächentemperatur des Bodens, die Korngrößenverteilung im Nistsubstrat sowie den Deckungsgrad der Vegetation (RUBINK 1978). Als weitere bei der Nistplatzwahl solitärer Bienen wesentli-

che Faktoren nennt OSGOOD (1972, zit. nach DAVIS & LABERGE 1975) den Gehalt des Nistsubstrats an organischer Substanz sowie einen guten Abfluß des Regenwassers von der Bodenoberfläche.

Für die Eignung der Untersuchungsbereiche als Nisthabitate der *Andrena*-Arten sind demnach das Nistsubstrat, die Oberflächenstruktur und der Bewuchs des Bodens, das Mikroklima im Nistbereich sowie ausreichende Nahrungspflanzenbestände in erreichbarer Nähe maßgeblich (vgl. TISCHLER 1951, LINSLEY 1958, HAESLER 1972).

5.2. *Andrena clarkella* (KIRBY 1802)

5.2.1. Phänologie, Lebensdauer, Aktivitätsabundanz

Das Erscheinen der ersten *A. clarkella*-♂♂ am Drakamp konnte 1983 nicht registriert werden. Aufgrund des Witterungsverlaufs wurden sie frühestens am 1. 4. aktiv, da an diesem Tag das Temperatur-Maximum mit 13,7°C erstmals wesentlich höher lag als in den zwei Wochen zuvor mit Temperatur-Maxima von meist deutlich unter 10°C. Die ♂♂ wurden in geringer Anzahl bis zum 17. 4. beobachtet. Ihre Flugzeit betrug demnach etwa 2,5 Wochen. - Im Frühjahr 1984 flogen die ersten *A. clarkella*-♂♂ bereits am 25. 3. an der Aggregation (Temp.-Max.: 11,6°C). Die ♀♀ waren zu diesem Zeitpunkt noch nicht aktiv; es zeigte sich also eine deutliche Proterandrie. Nach einer zwischenzeitlichen Periode ungünstiger Witterung wurden am 13. 4. '84 die letzten ♂♂ registriert (Flugzeit: ca. 3 Wochen). An diesem Tag wurden dort die ersten ♀♀ beim Graben von Nestgängen beobachtet.

Im Jahre 1983 herrschten zwischen dem 1. 4. und dem ersten Beobachtungstag (16. 4.) am 4., 5., 9. und 13. 4. jeweils relativ günstige Flugbedingungen (Sonnenscheindauer > 4 h, Temp.-Max. > 9°C). An einem dieser Tage dürften die ersten *A. clarkella*-♀♀ am Drakamp erschienen sein. Die an der Aggregation aktiven ♀♀ wurden ab dem 16. 4. '83 individuell markiert. An diesem Tag erreichten sie mit 15 Individuen die höchste beobachtete Aktivitätsabundanz (Abb. 3, 6). Danach ging ihre Anzahl stetig zurück; am 30. 4. konnten noch 6 Individuen beobachtet werden. Die letz-

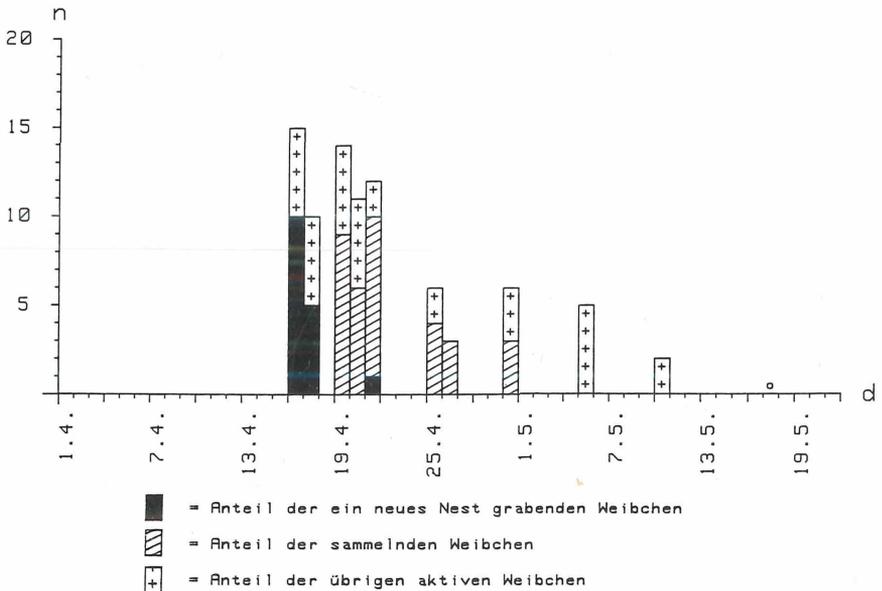


Abb. 3: Aktivitätsabundanz der *Andrena clarkella*-♀♀ an der Nestaggregation, 1983 (o - kein ♀ aktiv).

ten ♀♀ wurden am 10. 5. registriert; am 17. 5. waren alle Nester verlassen. - Insgesamt wurden 19 *A. clarkella*-♀♀ und 16 Nester an der Böschung markiert. Die ♀♀ wurden über maximal 25 Tage beobachtet; ihre Lebensdauer als aktive Imagines betrug wohl 4-5 Wochen (= Flugzeit der ♀♀). Die Gesamtflugzeit von *A. clarkella* erstreckte sich 1983 über 5,5-6 Wochen (etwa vom 1. 4.-10. 5.). - Im Jahre 1984 wurden die ♀♀ am Drakamp vom 13. 4.-19. 5. (ca. 5,5 Wochen) beobachtet. Die Gesamtflugzeit von *A. clarkella* (25. 3.-19. 5.) war mit 8 Wochen deutlich länger als 1983, da sich aufgrund ungünstiger Witterung Ende März/Anfang April '84 der Aktivitätsbeginn der ♀♀ verzögert hatte.

5.2.2. Diurnaler Aktivitätszyklus, Blütenbesuch

Die *A. clarkella*-♂♂ besuchten Blüten von *Salix spec.* und *Tussilago farfara* in der Umgebung der Aggregation, wobei sie zu allen Tageszeiten im Umkreis von mehreren hundert Metern beobachtet wurden. Im Bereich der Nester flogen stets nur einzelne ♂♂, die dort am späten Nachmittag offenbar Unterschlupf suchten (späteste Beobachtung: 17.30 Uhr). Die *A. clarkella*-♀♀ besuchten fast ausschließlich Weidenkätzchen (*Salix spec.*); einmal wurde ein frisches ♀ an *Erophila verna* beobachtet. Bevorzugter Sammelplatz waren Weiden, die einen Graben in ca. 300 m Entfernung von der Nestaggregation säumten.

Unter günstigen Witterungsbedingungen begann die Flugaktivität der ♀♀ morgens um ca. 8.30 Uhr. Obwohl die Nester erst ab ca. 9.00 Uhr von der Sonne beschienen wurden, kehrte z. B. am 21. 4. '83 um 8.50 Uhr (Lufttemperatur: 16,0°C) bereits das erste ♀ mit Pollen zum Nest zurück, während die *A. cineraria*-♀♀ der benachbarten Aggregation ihre Nester noch nicht verlassen hatten (Kap. 5.4.2.). Ihre letzten Sammelflüge beendeten die *A. clarkella*-♀♀ zwischen 16.30 und 17.15 Uhr. Später wurden nur noch grabende ♀♀ beobachtet (z. B. legten am 16. 4. gegen 17.30 Uhr einige ♀♀ Nestgänge an). - Am 20. 4. '83 herrschte um 9.15 Uhr trotz heiteren Wetters erst eine Lufttemperatur von 8,5°C, als das erste *A. clarkella*-♀ sein Nest „schwerfällig“ verließ. In einem benachbarten Gebiet sammelte ein ♀ bereits am 9. 4. '83 bei sonnigem Wetter mit einem Temperatur-Maximum von 10,5°C. Dies zeigt, daß *A. clarkella*-♀♀ schon bei Lufttemperaturen um 10°C aktiv sein können.

Bei ungünstiger Witterung blieben die ♀♀ so lange im Nesteingang sitzen, bis sich die Flugbedingungen verbesserten. Sie sammelten auch noch bei starker Bewölkung und kehrten erst bei weiterer Wetterverschlechterung und bedecktem Himmel zu ihren Nestern zurück.

5.2.3. Nestbau, Nestversorgung

Am Nachmittag des 16. 4. '83 befanden sich an der Böschung mindestens vier *A. clarkella*-♀♀ auf Nistplatzsuche. Zehn ♀♀ begannen mit der Ausschachtung von Nestgängen, fünf weitere ♀♀ taten dies am Nachmittag des folgenden Tages (Abb. 3). Die übrigen beobachteten ♀♀ verließen ihre Nester zur Nahrungsaufnahme, sie kehrten ohne gesammelten Pollen zurück. Am 19. 4. wurden erstmals sammelnde ♀♀ beobachtet, am 21. 4. wurde das letzte neue Nest gegraben. Sammelnde ♀♀ waren bis mindestens zum 30. 4. unterwegs, später beobachtete ♀♀ (am 5. 5., 10. 5.) kehrten stets ohne gesammelten Pollen zum Nest zurück (Anfang Mai waren die Weiden größtenteils verblüht).

Hatte ein ♀ nach erfolgter Nistplatzsuche (wozu es eine Zeitlang fliegend und laufend den Boden absuchte) eine geeignete Stelle gefunden, so begann es mit der Ausschachtung des Nestgangs. Diese Tätigkeit erfolgte bevorzugt am Nachmittag

(nur einmal schon um 10.30 Uhr) und erstreckte sich über mindestens 25 min (n = 16). Das ♀ löste dabei Sand mit den Mandibeln und scharfte diesen mit Vorder- und Mittelbeinen unter dem Körper hindurch hinter sich. Im Gang schob es den Sand dann jeweils rückwärts mit dem Abdomen aus dem Eingang. Die *A. clarkella*-♀♀ legten ihre Nester meist auf freier Sandfläche an, wobei auch beschattete Bereiche der Böschung besiedelt wurden. Einzelne Nester befanden sich dicht am Wegesrand (horizontale Oberfläche) und in der Abbruchkante oberhalb der Böschung (vertikale Oberfläche).

Vor jedem Sammelflug verscharrten die *A. clarkella*-♀♀ regelmäßig ihre Nesteingänge von außen (nur in 2 von 28 Fällen blieben diese offen). Die ♀♀ benötigten dafür meist etwa 1-5 min, manchmal scharften sie jedoch bis zu 15 min am Eingang, bevor sie abflogen (Abb. 4). Selbst beim ersten morgendlichen Ausflug flogen sie nur hin und wieder Orientierungsschleifen über dem Nest. Bis zur Rückkehr mit gesammeltem Pollen und Nektar vergingen durchschnittlich 1 h 35 min (n = 28, 25 min-2 h 54 min).

Durch den verscharrten Nestzugang gelangten die *A. clarkella*-♀♀ meist in wenigen Minuten ins Nest. Fanden sie den Eingang nicht gleich, so flogen sie wieder fort, kehrten mehrere Minuten später zurück und versuchten es erneut. Dieses konnte sich einige Male wiederholen, bis die ♀♀ schließlich ins Nest gelangten (beobachtet wurden bis zu 4 Anflugversuche innerhalb von 52 min).

Die Aufenthaltsdauer im Nest zwischen zwei Sammelflügen betrug durchschnittlich 24 min (n = 34, 10-35 min). Für einen Sammelzyklus (Verlassen des Nestes, Eintragen von Pollen und Nektar, erneutes Verlassen des Nestes) benötigten die *A. clarkella*-♀♀ also im Durchschnitt ca. 2 h, d. h., es konnten pro Tag maximal 4 Sammelflüge durchgeführt werden. Diese Anzahl wurde bei markierten ♀♀ mehrmals festgestellt (z. B. am 21. 4.). - Abends oder bei ungünstiger Witterung verschlossen die ♀♀ ihre Nesteingänge von innen mit Sand.

5.2.4. Ergebnisse der Nestausgrabungen

Vier *A. clarkella*-Nester enthielten in 10-30 cm Tiefe 1, 2, 2 bzw. 3 Zellen. Die Zellen waren innen geglättet und mit einer farblos durchsichtigen, glänzenden Membran ausgekleidet. Zwei am 20. 6. '83 ausgegrabene Zellen enthielten *A. clarkella*-Larven; in insgesamt drei Zellen war die Brut abgestorben. In den übrigen drei Zellen befanden sich Kuckucksbienen: Eine am 20. 6. '83 ausgegrabene Larve verpuppte sich Anfang August und ergab ein *Nomada leucophthalma*-♀; am 19. 7. wurde die Puppe eines *N. leucophthalma*-♀ ausgegraben, welche bis auf die Komplexaugen und Ocellen noch unpigmentiert war; ein am 19. 10. ausgegrabenes Nest enthielt die voll entwickelte Imago eines *N. leucophthalma*-♂.

5.2.5. Verlauf der Reproduktionsphase

Zusammenfassend ergibt sich folgender Ablauf der Aktivitäten von *A. clarkella*-♀♀ am Drakamp im Frühjahr 1983:

Das Schlüpfen und die Begattung der ♀♀ erfolgten an geeigneten Tagen der ersten Aprilhälfte. Bis zum 17. 4. wurden die meisten Nestgänge gegraben. Die ♀♀ flogen zunächst nur zur Nahrungsaufnahme aus; ab 18./19. 4. begannen sie mit der Versorgung ihrer Nester, die sie bis Ende April/Anfang Mai (zu Ende gehende Weidenblüte) durchführten. Danach wurden die Nester verlassen. - Während des Zeitraums von 13 Tagen, den die beobachteten ♀♀ zur Nestversorgung nutzten (18.-30. 4.), herrschten an 6-7 Tagen günstige Flugbedingungen (Abb. 6). Ein für die untersuchte Aggregation typisches *A. clarkella*-♀ unternahm daher insgesamt 24-28 Sammelflüge zur Nestversorgung, wobei es nur ein Nest mit 2-3 Zellen anlegte. Auf die Versorgung einer Zelle entfielen demnach 8-12 Sammelflüge, für die 2-3 Flugtage benötigt wurden.

5.3.1. Phänologie, Blütenbesuch

Als die Nestaggregation beim Drakamp am 16. 4. '83 erstmals aufgesucht wurde, flogen mehrere *Nomada leucophthalma*-♂♂ und -♀♀ in der Umgebung. Die ♀♀ suchten an der Böschung nach Wirtsnestern und waren offenbar (wie ihr Wirt *Andrena clarkella*) schon seit einigen Tagen aktiv. Die letzten ♂♂ wurden am 17. 4. beobachtet; das letzte ♀ flog noch bis zum 23. 5. an der Aggregation, nachdem am 5. 5. die letzten Aufenthalte in Wirtsnestern registriert wurden. Ein Vergleich mit den Flugdaten der Wirtsart zeigt, daß die ♂♂ beider Arten etwa zur gleichen Zeit verschwanden, das letzte *N. leucophthalma*-♀ aber noch 13 Tage nach den letzten *A. clarkella*-♀♀ an der Böschung aktiv war. Dies entspricht einer Gesamtflugzeit von 40-50 Tagen.

Die *N. leucophthalma*-♂♂ flogen nur vereinzelt an der Aggregation. Meist wurden sie in der Umgebung auf Blüten festgestellt, wobei sie wie auch die ♀♀ *Salix spec.* und *Tussilago farfara* besuchten.

5.3.2. Verhalten der ♀♀ an Wirtsnestern

Von zwei markierten *N. leucophthalma*-♀♀ wurde ein ♀ nur am folgenden Tag beobachtet; das andere ♀ flog noch 10 Tage an der Aggregation (26. 4.-5. 5. '83). Bei günstiger Witterung flogen die *Nomada*-♀♀ den ganzen Tag über an den Nestern. Sie begannen und beendeten ihre täglichen Flugaktivitäten stets mit den Wirtsbienen. Meist flogen mindestens 2-3 *N. leucophthalma*-♀♀ wenige Zentimeter über der Böschung umher und untersuchten die Nesthügel von *A. clarkella*. Während der Abwesenheit sammelnder ♀♀ versuchten sie, in deren verschlossene Nester einzudringen, wobei sie sich Artgenossinnen gegenüber aggressiv verhalten konnten. In einem Fall wurde ein ♀, das gerade den verscharrten Eingang eines *A. clarkella*-Nestes aufgrub, von einem anderen *N. leucophthalma*-♀ wiederholt angegriffen, bis beide schließlich weiterflogen.

Gelangte ein *Nomada*-♀ an ein Nest, in dem das *A. clarkella*-♀ gerade Nahrungsvorrat deponierte und der Eingang daher offen war, versuchte es nie, ins Nest zu gelangen, sondern nahm in einer für alle beobachteten *Nomada*-Arten charakteristischen Weise einige Zentimeter vom Eingang entfernt eine „Lauerstellung“ ein (Abb. 4, 5). Es

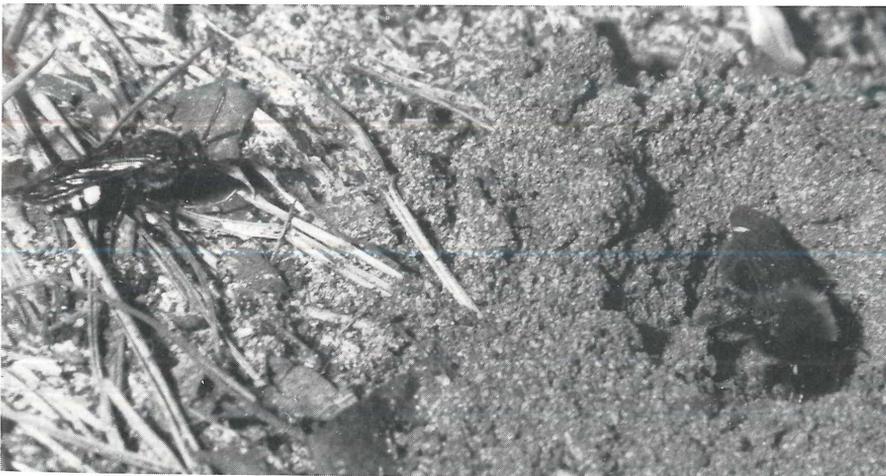


Abb. 4: *Andrena clarkella*-♀ verscharrt den Nesteingang vor einem Sammelflug; *Nomada leucophthalma*-♀ „lauert“ am Nest (Drakamp, 20. 4. 1983).

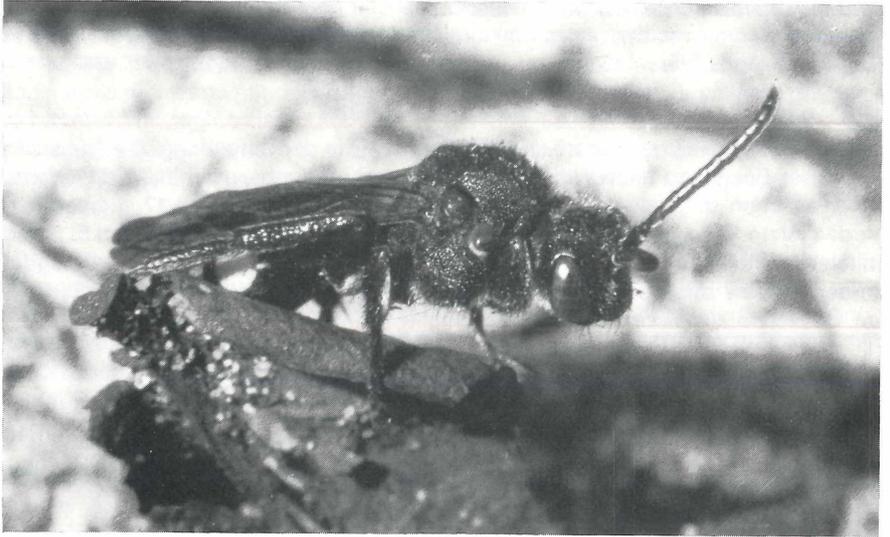


Abb. 5: *Nomada leucophthalma*-♀ in "Lauerstellung"; es fixiert mit hochgerecktem Vorderkörper, angezogenem Vorderbeinpaar und ausgestreckten Antennen den Nesteingang, bis das *Andrena clarkella*-♀ das Nest verläßt (Drakamp, 20. 4. 1983).

setzte sich dazu bevorzugt an etwas erhöhte Stellen (Steinchen, Grashalme etc.) in Richtung Nesteingang. Außer einzelnen „hastigen“ Putzbewegungen verharrte es völlig regungslos in dieser Stellung (beobachtet wurden maximal 25 min), bis das *A. clarkella*-♀ den Nesteingang verscharrt hatte und abflog. Nach 1-5 min (einmal auch sofort) grub es sich meist innerhalb von 2-3 min (einmal 8 min) ins Nest ein. Dort verbrachte es durchschnittlich 18 min (n = 5, 15-27 min), kam dann heraus und verscharrte den Eingang in der Regel wieder (vgl. Tab. 2). Während in solchen Fällen wahrscheinlich eine Eiablage in der Wirtszelle erfolgt war, kamen auch kürzere Nestsufenthalte (in einem Fall 4 min) vor, bei denen die Kuckucksbiene offenbar keine geeignete Zelle vorfand. In diesem Fall wurde der Eingang nach Verlassen des Nestes nicht wieder verschlossen.

Tab. 2: Verhalten eines markierten *Nomada leucophthalma*-♀ an Nestern von *Andrena clarkella* (Drakamp, 20. 4. 1983).

Uhrzeit	Verhalten des <i>N. leucophthalma</i> -♀
11.05	Untersucht einen Nesthügel, fliegt fort.
11.10	Lauert am Nest des ♀ A (<i>A. clarkella</i> -♀ A im Nest).
11.25	(♀ A fliegt fort).
11.35	Untersucht Nesthügel des ♀ A, fliegt fort.
12.23	Untersucht erneut Nesthügel des ♀ A, fliegt fort.
12.25	Lauert am Nest des ♀ B (<i>A. clarkella</i> -♀ B gräbt Nesteingang auf).
12.27	(♀ B schlüpft ins Nest). Untersucht Nesthügel des ♀ B.
12.30	Fliegt fort.
12.31	Lauert am Nest des ♀ C (<i>A. clarkella</i> -♀ C im Nest).
12.34	(♀ C fliegt fort).
12.35	Gräbt den Eingang dieses Nestes auf.
12.37	Dringt ins Nest ein.
12.53	Kommt aus dem Nest heraus, verscharrt das Eingangsloch, fliegt fort.

Auch nach längeren Nestsufenthalten suchten die *Nomada*-♀♀ sofort nach weiteren Wirtsnestern. Ein zweiter längerer Nestsufenthalt am selben Tag wurde aber nicht festgestellt. Aufgrund der Beobachtungen markierter ♀♀ ist anzunehmen, daß die nächste Eiablage am folgenden Tag in einem anderen Wirtsnest erfolgte.

gang zu öffnen. In vielen Fällen gaben sie nach mehreren Grabversuchen (Dauer 5-15 min) auf und verließen den Nesthügel, untersuchten ihn später jedoch erneut. Sie kehrten auch zu solchen Nestern zurück, in denen sie an einem der vorherigen Tage offensichtlich bereits zur Eiablage gelangt waren. Ein erneuter längerer Aufenthalt in diesen Nestern wurde allerdings nicht beobachtet. Anhand der markierten Tiere wurde außerdem festgestellt, daß in einem *A. clarkella*-Nest im Abstand von mehreren Tagen zwei *N. leucophthalma*-♀♀ zur Eiablage gelangen konnten.

Die Eiablage erfolgte offenbar in Zellen, die von den *Andrena*-♀♀ gerade versorgt wurden. In fast allen beobachteten Fällen hatten die Wirtsbienen vor dem Nestaufenthalt eines *Nomada*-♀ bereits mindestens einen Sammelflug durchgeführt; sie trugen danach unverändert weiteren Nahrungsvorrat ein.

5.4. *Andrena cineraria* (LINNAEUS 1758)

5.4.1. Phänologie, Lebensdauer, Aktivitätsabundanz

Am 16. 4. '83, dem ersten Beobachtungstag am Drakamp, schwärmten an der sonnenbeschienenen Böschung bei Temperaturen um 18°C (Abb. 6) bereits zahlreiche *A. cineraria*-♂♂, von denen 26 Individuen markiert wurden. Bis zum 20. 4. nahm die Anzahl der ♂♂ noch zu; am 25. 4. war ihre Anzahl aber schon deutlich reduziert. Am 30. 4. schwärmten noch ca. 15 ♂♂, von denen das letzte markierte Individuum am 10. 5. beobachtet wurde. Dies entspricht einer Lebensdauer von mindestens 25 Tagen. Das letzte unmarkierte *A. cineraria*-♂ flog am 20. 5. an der Aggregation, also ca. 35 Tage nach Erscheinen der ersten aktiven ♂♂.

A. cineraria-♀♀ flogen erst ab dem 20. 4. in größerer Zahl an der Aggregation (Abb. 7). Es zeigte sich also eine deutliche Proterandrie. Die Anzahl der ♀♀ nahm bis Ende April stark zu; so wurden am 25. 4. 12 ♀♀ an der Böschung beobachtet. Weitere ♀♀ erschienen noch bis etwa Mitte Mai. Das in diesem Monat oft ungünstige Wetter führte jedoch zu einem Rückgang der Nestbauaktivitäten. Nach Wetterbesserung Ende Mai/Anfang Juni folgte ein zweites Aktivitätsmaximum, wobei am 2./3. 6. jeweils 17 ♀♀ festgestellt wurden. Danach ging ihre Anzahl wieder zurück; nach dem 12. 6. waren - auch aufgrund des schlechter werdenden Wetters - nur noch einzelne *A. cineraria*-♀♀ aktiv. Am 3. 7. wurde das letzte, stark abgeflogene ♀ am Drakamp beobachtet. Insgesamt wurden 47 ♀♀ registriert.

Die längsten Beobachtungen markierter ♀♀ erstreckten sich über 45, 43 und 36 Tage. Bei einer Gesamtflugzeit von 79 Tagen (16. 4.-3. 7. '83) müssen daher die letz-

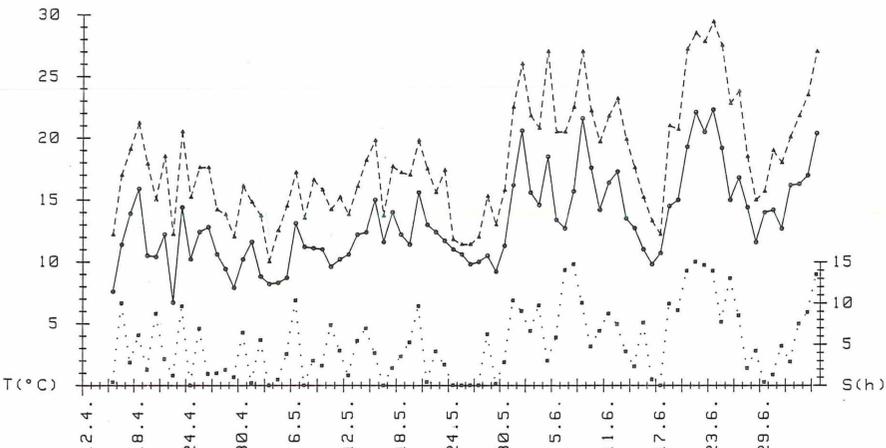


Abb. 6: Witterungsverlauf im Frühling 1983 in Oldenburg (Ol.) (Daten des Deutschen Wetterdienstes, Station Oldenburg) (———— = mittlere Tagestemperatur, - - - - = Temperatur-Maximum, ···· = Sonnenscheindauer).

ten ♀♀ ca. 5 Wochen nach den ersten ♀♀ an der Aggregation erschienen sein, also um den 20. 5. '83. Zu dieser Zeit wurden auch die letzten *A. cineraria*-♂♂ dort beobachtet (Abb. 8).

Der zahlenmäßige Zuwachs der an der Aggregation gegrabenen Nester verlief zunächst weitgehend proportional zur Anzahl der ♀♀ (Abb. 7). Aus der Summendifferenz im ersten Drittel der beiden Kurven ergibt sich, daß etwa 70 % der registrierten *A. cineraria*-♀♀ im Beobachtungsbereich Nester anlegten. Gegen Ende Mai stieg die Zahl neu gegrabener Nester gegenüber der Anzahl der ♀♀ überproportional an; ab Anfang Juni wurde deren Anzahl deutlich übertroffen. Dies wurde dadurch verursacht, daß ab Mitte Mai die ersten ♀♀ mit der Anlage ihres zweiten Nestes begannen. Bei Störungen (z. B. Verschüttung des Nesteingangs) konnte auch noch ein drittes Nest angelegt werden. Bis zum 11. 6. wurden insgesamt 60 Nester markiert, danach wurden keine neuen Nester mehr entdeckt. Mit einer Ausnahme waren am 14. 6. alle Nester fertiggestellt. Demnach hatten etwa 30 *A. cineraria*-♀♀ je 2 Nester im Beobachtungsbereich angelegt.

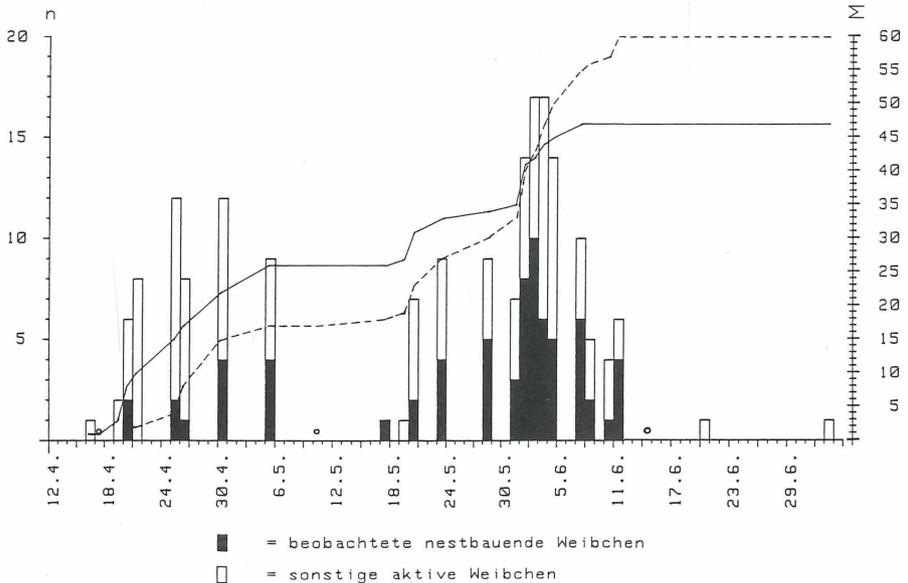


Abb. 7: Aktivitätsabundanz der *Andrena cineraria*-♀♀ an der Nestaggregation, 1983 (o - kein ♀ aktiv; unter „nestbauenden ♀♀“ werden grabende und sammelnde ♀♀ zusammengefaßt); Zunahme der Anzahlen erfaßter ♀♀ und Nester (— = Σ ♀♀, - - - = Σ Nester).

5.4.2. Diurnaler Aktivitätszyklus

Normalerweise begannen die *A. cineraria*-♂♂ ihren Schwarmflug, sobald die Böschung um ca. 8.45 Uhr von der Sonne beschienen wurde. Am 20. 4. lag jedoch die Lufttemperatur trotz heiterer Witterung um 9.15 Uhr erst bei 8,5°C. Die ersten ♂♂ flogen an diesem Tag ab 9.50 Uhr; die volle Aktivitätsdichte war um 10.20 Uhr bei 11,8°C erreicht. Am 30. 4. begann die Flugaktivität der ♂♂ um 9.35 Uhr bei 10,3°C, am 5. 5. - bei vorheriger starker Bewölkung - erst um 10.50 Uhr bei 10,2°C. Bei Temperaturen unter 10°C flogen die *A. cineraria*-♂♂ nicht. - Die ♂♂ schwärmten zu allen Tageszeiten an der Böschung. Aufkommende starke Bewölkung führte zur Einschränkung ihrer Flugaktivitäten. Bei bedecktem Himmel flogen sie nicht mehr, setzten den Schwarmflug aber fort, sobald die Sonne wieder schien. Zwischen ca. 16.30 und 17.30 Uhr beendeten sie ihre Flugaktivitäten und zogen sich wohl (wie auch bei Wetterverschlechterung) in Schlupfwinkel am Boden zurück. Bei aufkommendem Regen suchten die ♂♂ in der Böschung befindliche Löcher einzeln oder zu zweit auf und verschlossen diese hinter sich mit Sand.

Die ersten aktiven *A. cineraria*-♀♀ wurden gegen 9.00 Uhr an der Aggregation beobachtet, sofern die Lufttemperatur über 10°C lag. Vor dem ersten morgendlichen Ausflug saßen die ♀♀ ab ca. 8.45 Uhr mehrere Minuten mit ausgestreckten Antennen im Nesteingang. Sammelnde ♀♀ waren den ganzen Tag über aktiv, selbst bei starker Bewölkung. Erst bei bedecktem Himmel kehrten sie zum Nest zurück bzw. blieben im Nest. Ab ca. 17.00 Uhr beendeten sie ihre Flugaktivitäten und verschlossen ihre Nester von innen mit Sand. Anfang Juni waren bei sehr günstiger Witterung noch bis gegen 18.30 Uhr sammelnde ♀♀ aktiv. - Grabarbeiten zur Anlage eines Nestgangs oder weiterer Zellen im Nest wurden nachmittags - häufig noch am Spätnachmittag - durchgeführt, während der Verschluß fertiggestellter Nester vormittags erfolgte (Kap. 5.4.4.).

5.4.3. Flugaktivitäten, Kopulationsverhalten der ♂♂

Die *A. cineraria*-♂♂ flogen ca. 10-20 cm über der Böschung umher und suchten dabei offensichtlich die Bodenoberfläche ab. Sie ließen sich öfters nieder, liefen kurze Strecken über den Boden und untersuchten dort befindliche Löcher. Dabei krochen sie manchmal hinein oder gruben sich ein und kamen teilweise erst nach mehreren Minuten wieder heraus. Die ♂♂ schwärmten fast ausschließlich über der sonnenbeschienenen Böschung, in der sich die meisten Nester befanden. Nur selten suchten einzelne ♂♂ in der nächsten Umgebung den Boden ab. - Abseits der Aggregation wurden *A. cineraria*-♂♂ nur auf Blüten angetroffen. Sie besuchten Weidenkätzchen (*Salix spec.*) sowie die Blüten von *Stellaria media*, *Taraxacum officinale* und *Tussilago farfara* auf Wiesen und an Wegrändern in bis zu 300 m Entfernung.

Um die Bindung schwärmender ♂♂ an eine Nestaggregation zu prüfen, wurden an der untersuchten Böschung und an einer weiteren kleinen *A. cineraria*-Aggregation in 115 m Entfernung je drei ♂♂ markiert und an der jeweils anderen Aggregation gleichzeitig ausgesetzt. Nach 30 bzw. 110 min waren die ersten beiden ♂♂ zu ihrer Aggregation an der untersuchten Böschung zurückgekehrt. Das dritte ♂ wurde erst am folgenden Tag dort festgestellt, während die drei ♂♂ der benachbarten Aggregation nicht wiedergesehen wurden.

Die hohe Paarungsbereitschaft der schwärmenden *A. cineraria*-♂♂ zeigte sich in öfters beobachteten Kopulationsversuchen untereinander, wobei sich ein ♂ plötzlich auf ein anderes, meist am Boden sitzendes ♂ stürzte, es gleich darauf aber wieder losließ. An der Aggregation fliegende ♀♀ wurden von den ♂♂ in der Regel kaum beachtet. Selten erfolgten kurze Kopulationsversuche, die ♀♀ leisteten jedoch stets heftigen Widerstand. Kopulationsbereite ♂♂ wurden bis zum 5. 5. '83 an der Aggregation festgestellt, ohne daß Kopulationen beobachtet werden konnten. Am 20. 4. wurde jedoch beobachtet, wie ein ♂ in einen Gang schlüpfte, in dem sich ein ♀ aufhielt. Im Inneren ertönte daraufhin ein lang anhaltender Schnarrlaut¹. Kurze Zeit später wurde mehrere Minuten lang ein rhythmisch wiederkehrender Schnarrlaut hörbar, wie er bei Kopulationen vom ♂ erzeugt wird (Kap. 5.8.). Nach 9 min kam das ♂ wieder heraus, während das ♀ die Öffnung von innen mit Sand verschloß.

5.4.4. Nestbau, Nestversorgung

Am 20. 4. wurden nachmittags an der Aggregation die ersten *A. cineraria*-♀♀ bei der Nistplatzsuche festgestellt (Abb. 7). Sie suchten fliegend und laufend die Bodenoberfläche ab und gruben ansatzweise an verschiedenen Stellen. Dieses Verhalten erstreckte sich über 1-3 h. Schließlich begannen die ♀♀ an geeigneten Stellen mit der

1) Das „Schnarren“ entsteht nach KAESTNER (1973) durch Vibrationsstöße der Flugmuskulatur. Es wird bei Erregung hörbar und ähnelt dem Fluggeräusch. Die Flügel vibrieren dabei, schlagen aber nicht.

Anlage ihrer Nester, indem sie länger als 1 h ununterbrochen gruben. Sie bevorzugten leicht versteckte Stellen wie z. B. unter Grasbüscheln, so daß vor allem dichter bewachsene, sonnige Bereiche der Böschung besiedelt wurden. Dadurch ergab sich eine weitgehende räumliche Trennung der Nistbereiche von *A. clarkella* und *A. cineraria* (vgl. Kap. 5.2.3.).

Die *A. cineraria*-♀♀ gruben in der gleichen Weise wie die *A. clarkella*-♀♀ (Kap. 5.2.3.). Die Anlage des Nestgangs und der ersten Zelle erfolgte offenbar im Laufe eines Nachmittags bis zum Abend, da die ♀♀ bei ihren zweiten Nestern schon am darauffolgenden Vormittag mit der Nestversorgung beginnen konnten. Später ausgehobener frischer Sand zeigte die Anlage weiterer Zellen im Nest an. Zum Verschluß einer fertigen Zelle wurde mehrmals im Nesteingang Sand losgebissen, mit den Vorderbeinen in den Gang gescharrt und rückwärts mit dem Abdomen nach unten geschoben. Der Verschluß fertiggestellter Nester erfolgte auf die gleiche Weise, wobei die ♀♀ morgens 1-2 h benötigten, um ihr Nest mit Sand zu füllen. Da der Gang nicht ganz bis zur Bodenoberfläche aufgefüllt wurde, blieb das Eingangsloch offen. Gleich danach begaben sich die ♀♀ erneut auf Nistplatzsuche und legten bis zum Abend ein weiteres Nest an. Am 11. 6. '83 wurden die letzten ♀♀ grabend sowie beim Verschließen fertiger Nester registriert. - Verschiedentlich war auch zu beobachten, daß ♀♀ über mehrere Minuten die Innenseiten der Nesteingänge mit den Mandibeln bearbeiteten, ohne dabei Sand loszubeißen.

Die *A. cineraria*-♀♀ ließen ihre Nester stets offen, wenn sie diese für Sammelflüge verließen. Ein Verschluß der Nesteingänge erfolgte nach Beendigung der täglichen Flugaktivitäten, bei aufkommendem Niederschlag sowie bei Störungen am Nest. Die ♀♀ scharrten dazu unten im Nestgang Sand zusammen und schoben diesen rückwärts mit dem Abdomen in das Eingangsloch. Nach Verlassen des Nestes wurden nur dann Orientierungsschleifen geflogen, wenn sich die unmittelbare Umgebung des Eingangs verändert hatte. Ansonsten erfolgte auch der erste morgendliche Ausflug ohne derartige Schleifen.

Bei der Rückkehr zum Nest flogen die ♀♀ den Eingang direkt an und schlüpfen schnell hinein. Wurde der Nesteingang während ihrer Abwesenheit jedoch verschüttet oder versperrt, so hatten sie große Schwierigkeiten, ins Nest zu gelangen. blieb Suchen und Graben am Nesthügel nach einigen Minuten ohne Erfolg, so flog das ♀ davon, kehrte kurz darauf zurück und versuchte es erneut. Dies konnte sich über längere Zeit wiederholen. Beobachtete ♀♀ hatten damit nach 30 min bzw. erst nach 2 h 20 min Erfolg. Ein weiteres ♀ gab nach 2,5 h und 8-9 Anflugversuchen auf und begann mit der Suche nach einem neuen Nistplatz.

Wohl die meisten ♀♀ gruben und versorgten nacheinander 3 Zellen pro Nest; es wurden jedoch auch Nester mit nur 2 Zellen festgestellt (Kap. 5.4.6.). Unter den Witterungsbedingungen des Frühjahrs 1983 brauchten die *A. cineraria*-♀♀ zur Fertigstellung eines Nestes mit 3 Zellen in der Regel 2-2,5 Wochen. Innerhalb dieses Zeitraumes konnten im Mai an 7 Tagen Sammelflüge unternommen werden, wobei an manchen Tagen nur zeitweise günstige Witterung herrschte. Daraus läßt sich ableiten, daß zur Versorgung einer Zelle mindestens 2 Tage benötigt wurden (Abb. 9). Während der Schönwetterperiode Anfang Juni (Abb. 6) gelang es einigen ♀♀, ihre zweiten Nester je nach Anzahl der angelegten Zellen in nur 4-8 Tagen fertigzustellen, da sie an fast jedem Tag Sammelflüge durchführen konnten (Kap. 5.4.5.).

5.4.5. Blütenbesuch, Sammeltätigkeit

Bis zum 26. 4. '83 sammelten die frisch geschlüpften und begatteten ♀♀ noch nicht. Sie flogen zwar an ihren Nestern aus und ein, der Blütenbesuch erfolgte aber offenbar nur zur Selbstversorgung. Diese Flüge dauerten jeweils 1-3 h. Ein ♀ konnte an

einem Tag mehrere solcher Flüge durchführen, wobei es zwischendurch zum Nest zurückkehrte und für längere Zeit im Eingang saß (mehrfach wurde dies über mindestens 30 min beobachtet). Noch am 20. 5. zeigten dieses Verhalten einige ♀♀, die offenbar erst wenige Tage zuvor geschlüpft waren.

Die erste Beobachtung sammelnder und polleneintragender ♀♀ erfolgte am 30. 4., ca. 10 Tage nach Anlage der ersten Nester (Abb. 8). In den Monaten April und Mai wurden die *A. cineraria*-♀♀ nur an Blüten von *Taraxacum officinale* angetroffen, der auf den umliegenden Wiesen teilweise dichte Bestände bildete. Dabei konnten sie sich bis zu 300 m von der Aggregation entfernen. Zumindest später müssen noch andere Blüten besucht worden sein, da dann auch hellerer Pollen eingetragen wurde und der Löwenzahn Anfang Juni bereits verblüht war. In der zweiten Maidekade ging die Sammelaktivität auch bei gutem Wetter zurück, da in dieser Zeit wohl die ersten Nester der meisten ♀♀ fertig wurden. Am 31. 5. flogen trotz sonniger Witterung keine sammelnden ♀♀ an der Böschung. Einige nicht sammelnde ♀♀ verschlossen ihre Nester wie auch an den folgenden Tagen bereits zwischen 13.00 und 14.00 Uhr.

Eine zweite Sammelphase - nun zur Versorgung der zweiten Nester - folgte Anfang Juni. Am 2. 6. wurden 7 pollen- und nektareintragende ♀♀ registriert; ein ♀ verschloß das fertiggestellte Nest, zwei weitere ♀♀ suchten neue Nistplätze (Abb. 7). Während der nächsten Tage nahm die Sammelaktivität wieder ab; am 7. 6. wurden die letzten sammelnden ♀♀ beobachtet. Die Sammelaktivität der *A. cineraria*-♀♀ erstreckte sich somit über einen Zeitraum von 39 Tagen.

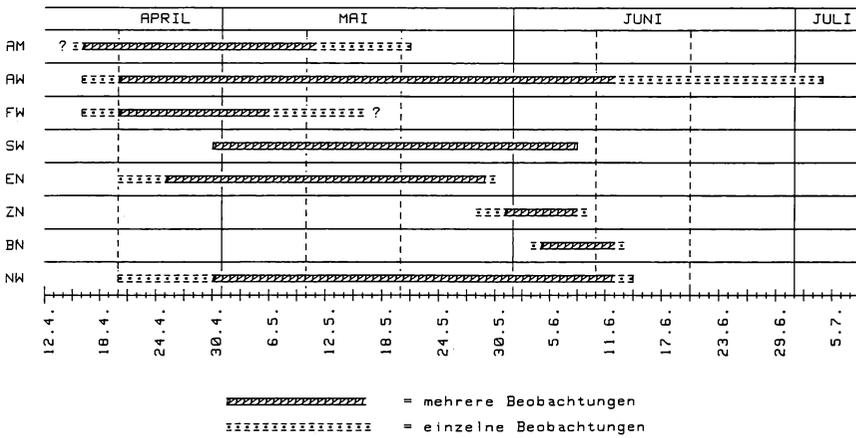


Abb. 8: Aktivitätsphasen von *Andrena cineraria*, *Nomada lathburiana* und *Nomada goodeniana* an der Nestaggregation, 1983 (? = Zeitpunkt nicht exakt festzulegen).

- AM: Flugzeit der *Andrena cineraria*-♂♂
- AW: Flugzeit der *Andrena cineraria*-♀♀
- FW: Auftreten frischer *A. cineraria*-♀♀
- SW: Auftreten sammelnder *A. cineraria*-♀♀
- EN: Anlage und Versorgung der ersten Nester
- ZN: Anlage und Versorgung der zweiten Nester
- BN: Verschluß der letzten Nester (Beendigung der Nestbauphase)
- NW: Auftreten von *Nomada lathburiana*- und *N. goodeniana*-♀♀

Die Dauer eines Sammelfluges betrug durchschnittlich 1 h 30 min (n = 17, 32 min - 2 h 15 min). Nach dem Aufsuchen des Nestes benötigten die ♀♀ durchschnittlich 20 min, um Pollen und Nektar in der Brutzelle zu deponieren und zum nächsten Flug zu starten (n = 17, 10-27 min). An einem Tag mit optimaler Witterung waren daher von 9.00-17.00 Uhr maximal 4 Sammelflüge möglich. Unsere Beobachtungen ergaben, daß die ♀♀ bei entsprechendem Wetter zumindest 3 Sammelflüge pro Tag regelmäßig unternahmen. Für die Versorgung einer Zelle wurden demnach im Laufe von 2-

3 Tagen insgesamt 6-10 Flüge durchgeführt (Kap. 5.4.4.). Ein Nest mit 3 Zellen erforderte also durchschnittlich 24 Sammelflüge.

5.4.6. Ergebnisse der Nestausgrabungen

Von 5 *A. cineraria*-Nestern enthielten 3 Nester je 3 Zellen und 2 Nester je 2 Zellen in 10-22 cm Tiefe. Sie entsprachen den Zellen von *A. clarkella* (Kap. 5.2.4.). - Eines der Nester wurde bereits Ende April markiert, das zugehörige ♀ sammelte jedoch erst vom 23. 5.-4. 6. '83. Am 19. 7. enthielt dieses Nest 2 frische, noch völlig weiße Puppen, die jedoch später abstarben. Der Inhalt der dritten Zelle war verschimmelt. Da die Verpuppung kurz vor der Ausgrabung erfolgt sein mußte, wurden die Ei- und Larvenstadien in 6-7 Wochen durchlaufen. Die anderen 4 Nester waren alle im Zeitraum vom 31. 5.-7. 6. angelegt worden, so daß es wohl die zweiten Nester der jeweiligen ♀♀ waren. Die Ausgrabungen erfolgten am 19. 10. '83 und erbrachten sämtlich voll entwickelte Imagines (6 ♂♂, 3 ♀♀, 1 *Nomada lathburiana*-♂).

5.4.7. Verlauf der Reproduktionsphase

Anhand der Freilandbeobachtungen an mehreren *A. cineraria*-♀♀ ergibt sich zusammenfassend ein Überblick über die Aktivitäten eines ♀ vom Verlassen seiner Zelle bis zu seinem natürlichen Tod. Da nicht an jedem Tag Beobachtungen durchgeführt werden konnten, wurde versucht, anhand des Witterungsverlaufs die Aktivitäten eines ♀ während der fehlenden Beobachtungstage zu rekonstruieren (vgl. Abb. 6, 7). Die folgenden Angaben gelten so nur für die speziellen Witterungsverhältnisse im Frühjahr 1983 am Drakamp. In Abb. 9 ist der Verlauf der aktiven Phase (Reproduktionsphase) im Lebenslauf eines solchen *A. cineraria*-♀ schematisch dargestellt.

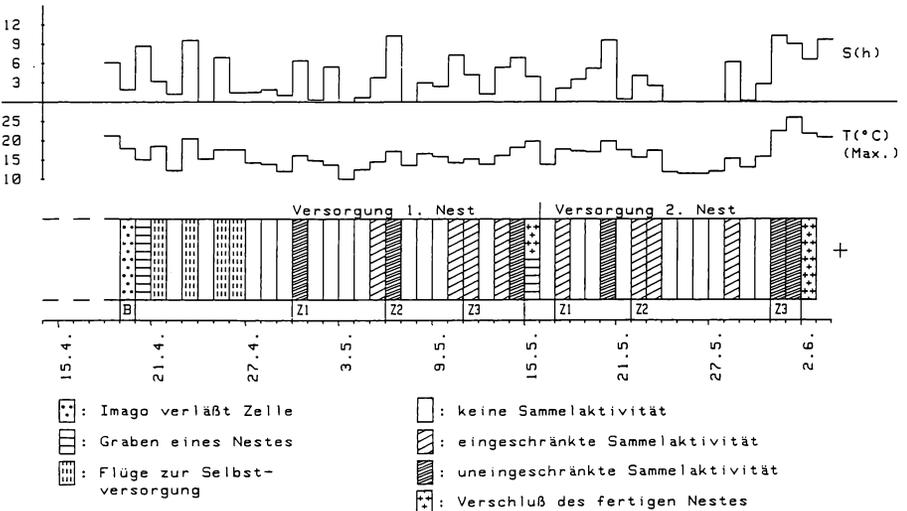


Abb. 9: Schematisierter Verlauf der Reproduktionsphase eines *Andrena cineraria*-♀ am Drakamp, 1983 (S = Sonnenscheindauer, T = Temperatur-Maximum, B = Begattung des ♀, Z = Anlage einer Zelle, + = Tod des ♀).

Nach dem Schlüpfen der Imago aus der Zelle, der sofortigen Begattung durch ein meist wohl in den Gang des ♀ eingedrungenes ♂ und der Anlage des ersten Nestes folgte zunächst eine ca. zehntägige „Reifungsphase“, in der nur Flüge zur Selbstversorgung unternommen wurden (Kap. 5.4.5.). Für die Versorgung einer Zelle mit Nahrungsvorrat waren ca. 8 Sammelflüge nötig, welche an 2-3 Tagen mit günstiger Witterung durchgeführt werden konnten (Kap. 5.4.4.). Bis etwa Mitte Mai wurden 3 Zellen im Nest angelegt und versorgt, dann wurde das Nest verschlossen. Noch am selben Tag grub das ♀ ein zweites Nest, welches wieder mit 3 Zellen versehen und Anfang Juni fertiggestellt und verschlossen wurde. Kurz darauf starb das ♀ nach etwa sechswöchiger Aktivität. Für später schlüpfende ♀♀ verschob sich dieser Ablauf ent-

sprechend. So konnte sich der Aktivitätsbeginn bis etwa Mitte Mai verzögern; der Tod eines solchen ♀ trat dann erst etwa Ende Juni ein (Kap. 5.4.1.). Ein dem Schema der Abb. 9 entsprechendes ♀ lebte 45 Tage als aktive Imago, wovon es 23 Tage aufgrund ungünstiger Witterungsbedingungen ohne Flugaktivität im Nest verbrachte.

5.5. *Nomada lathburiana* (KIRBY 1802), *Nomada goodeniana* (KIRBY 1802)

5.5.1. Phänologie, Blütenbesuch

Nomada lathburiana-♂♂ wurden vereinzelt vom 16.-25. 4. '83 am Drakamp beobachtet. Die ersten ♀♀ erschienen am 21. 4. an der Aggregation, also 5 Tage nach dem ersten ♀ ihres Wirtes *Andrena cineraria*. Bis zum 11. 6. flogen mehrere *N. lathburiana*-♀♀ im Bereich der *A. cineraria*-Nester. Die Gesamtflugzeit betrug somit 57 Tage. - *Nomada goodeniana* wurde als zweite Kuckucksbienenart an den Nestern von *A. cineraria* festgestellt. Die ♂♂ wurden nur am 20. 4. beobachtet, während die ♀♀ erstmals am 30. 4. an der Aggregation flogen. Mehrere ♀♀ waren dort bis zum 11. 6. aktiv. Die Gesamtflugzeit von *N. goodeniana* erstreckte sich über 53 Tage.

Die ♂♂ und ♀♀ von *N. lathburiana* besuchten Blüten auf den umliegenden Wiesen (*Taraxacum officinale*, *Stellaria media*). Für *N. goodeniana* liegen keine Beobachtungen zum Blütenbesuch vor.

5.5.2. Verhalten der ♀♀ an Wirtsnestern

Die ♀♀ von *N. lathburiana* und *N. goodeniana* zeigten erstmals am 30. 4. ihr typisches Verhalten an den Nesteingängen der Wirtsart, die mit der Nestversorgung gerade begonnen hatte. Ihr Verschwinden fällt zeitlich mit dem Verschluß der letzten fertiggestellten Nester, d. h. mit der Beendigung der Nestbauphase von *A. cineraria*, zusammen (Abb. 8). Beide *Nomada*-Arten waren also während der gesamten Nestversorgungsphase ihrer Wirtsart an deren Nestern präsent (30. 4.-11. 6., 43 Tage).

Ein *N. lathburiana*-♀ wurde am 2. 6. '83 markiert und danach fast täglich an der Aggregation beobachtet. Es flog dort bis zum 11. 6., also mindestens 10 Tage. Von den *N. goodeniana*-♀♀ wurden 6 Individuen markiert. Das am längsten beobachtete ♀ flog vom 30. 4.-11. 6. (43 Tage) an der Aggregation. Es wurde - wie auch andere markierte *N. goodeniana*-♀♀ - an fast jedem Beobachtungstag an der Böschung festgestellt, so daß die Flugaktivität dieses ♀ an 13 Tagen registriert werden konnte. Die ♀♀ beider *Nomada*-Arten untersuchten an jedem Tag mehrere *A. cineraria*-Nester, wobei markierte Individuen zu allen Tageszeiten an der Aggregation aktiv waren. Die tägliche Dauer ihrer Flugaktivitäten entsprach der ihrer Wirtsbienen.

Im Verhalten zeigten sich folgende Unterschiede zu den *Nomada leucophthalma*-♀♀ (Kap. 5.3.2.):

Für die *N. lathburiana*- und *N. goodeniana*-♀♀ entfiel das Aufgraben der Nesteingänge. Sie näherten sich „vorsichtig“ einem offenen Nest und „witterten“ mit ihren Antennen am Eingang. Manchmal schlüpfte sie dabei auch in den Nestgang, kamen aber bei Anwesenheit eines *Andrena*-♀ sofort wieder heraus und nahmen meist die schon beschriebene „Lauerstellung“ am Nest ein (Kap. 5.3.2.; längste Beobachtung eines „lauernden“ *N. goodeniana*-♀: 15 min). Offenbar konnten sie bereits am Nesteingang (olfaktorisch?) feststellen, ob sich ein *Andrena*-♀ im Nest befand. Wurden „lauernde“ *N. goodeniana*-♀♀ von ihrer Warte verjagt, so kehrten sie oft nach kurzer Zeit zurück und nahmen erneut die gleiche Stellung ein. Befand sich das *A. cineraria*-♀ auf einem Sammelflug, so schlüpfte das *Nomada*-♀ ins Nest und hielt sich dort mehrere Minuten auf (*N. goodeniana*-♀♀: 6-12 min, 8 Beobachtungen). Beim Verlassen des Nestes ließen die *Nomada*-♀♀ beider Arten den Eingang offen (im Gegensatz zu den *N. leucophthalma*-♀♀, Kap. 5.3.2.); die *A. cineraria*-♀♀ versorgten ihre Nester danach unverändert weiter.

Ein markiertes *N. goodeniana*-♀ drang an drei aufeinanderfolgenden Tagen jeweils in ein anderes *A. cineraria*-Nest ein. In den ersten beiden Nestern erfolgten wohl Eiablagen, da das ♀ dort 8 bzw. 6 min verweilte, während es sich im dritten Nest nur kurzzeitig aufhielt. Nach jedem Nestaufenthalt setzten die *Nomada*-♀♀ ihre Flüge an der Böschung fort und untersuchten weitere Nester. Wie bei *N. leucophthalma* ergab sich aber auch bei diesen beiden *Nomada*-Arten kein Hinweis auf eine zweite Eiablage am selben Tag (vgl. Kap. 5.3.2.).

Einzelne markierte *N. goodeniana*-♀♀ flogen am selben Tag sowohl an der untersuchten Nestaggregation als auch in benachbarten Bereichen, wo sich weitere *Andrena*-Nester befanden. Sie wurden dort teilweise mehrmals im Abstand von jeweils einigen Minuten angetroffen. Diese *Nomada*-♀♀ suchten also wiederholt eine Strecke von mindestens 150 m nach Wirtsnestern ab.

5.6. *Andrena fuscipes* (KIRBY 1802)

5.6.1. Phänologie, Lebensdauer, Aktivitätsabundanz

Am 26. 7. '83, dem Beginn der Untersuchungen an der Großen Höhe, schwärmten bereits viele *A. fuscipes*-♂♂ an den gerade aufgeblühten *Calluna*-Sträuchern und um das Gebüsch. Nur vereinzelt wurden frische, noch nicht sammelnde ♀♀ angetroffen (Proterandrie). Die Flugzeit von *A. fuscipes* hatte offenbar mit der Wetterbesserung 3-4 Tage zuvor begonnen (Abb. 10, 11). Die ersten sammelnden *A. fuscipes*-♀♀ wurden am 2. 8. an *Calluna* beobachtet; ihre Anzahl stieg bis zum 7. 8. stark an. Am 21. 8. wurden nochmals 11 sammelnde markierte ♀♀ im Beobachtungsbereich registriert. Anfang September war der Höhepunkt der Heideblüte überschritten und die Witterungsbedingungen verschlechterten sich. Die Anzahl schwärmender ♂♂ hatte stark abgenommen; die letzten wurden am 11. 9. beobachtet. Auch die Zahl der ♀♀ ging ab Anfang September deutlich zurück, nachdem die meisten der markierten Nester fertiggestellt waren. Nach der Schlechtwetterperiode des Septembers waren nur noch einzelne sammelnde ♀♀ bis zum 29. 9. aktiv. Die Besenheide war Ende September fast vollständig verblüht.

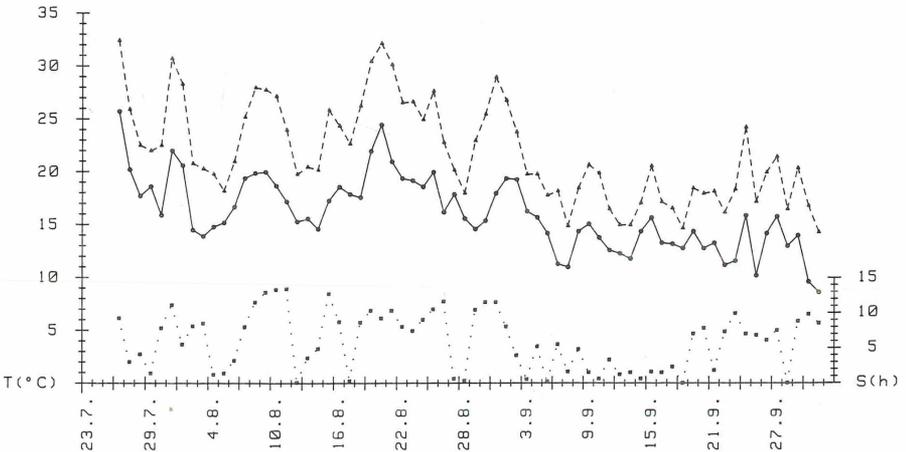


Abb. 10: Witterungsverlauf im Sommer 1983 in Oldenburg (Ol.) (Daten des Deutschen Wetterdienstes, Station Oldenburg) (— = mittlere Tagestemperatur, - - - = Temperatur-Maximum, ···· = Sonnenscheindauer).

Die Wiederbeobachtungsrates der 28 zu Beginn der Flugzeit markierten ♂♂ war - wohl aufgrund der Größe der beflogenen Fläche - sehr niedrig. Nur zwei dieser ♂♂ wurden nach 13 bzw. 21 Tagen nochmals im Beobachtungsbereich registriert (Flugzeit: 1.-21. 8. '83). Von den 44 markierten ♀♀ flogen nur 3 ♀♀ jeweils länger als 10 Tage - 13, 15 und 18 Tage - im Beobachtungsbereich. Nach Fertigstellung eines Ne-

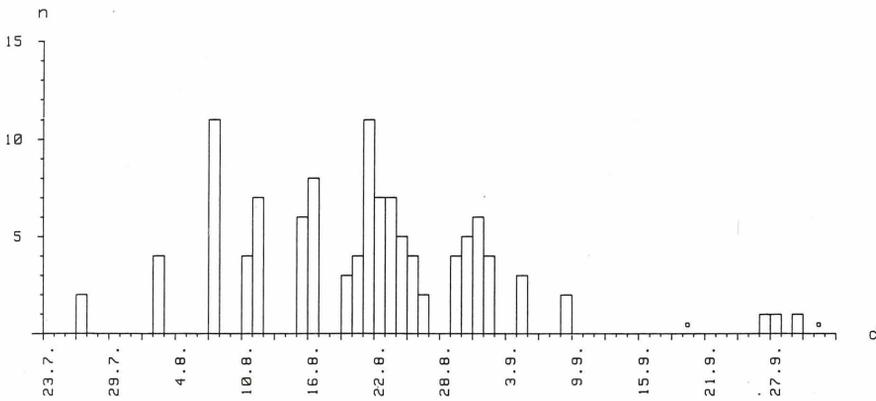


Abb. 11: Aktivitätsabundanz markierter *Andrena fuscipes*-♀♀ im Beobachtungsbereich, 1983 (o - kein ♀ aktiv).

stes suchten sie offenbar Bereiche außerhalb der Untersuchungsfläche auf, während gleichzeitig bis Anfang September unmarkierte ♀♀ in den Beobachtungsbereich einflogen und mit dem Nestbau begannen (vgl. Kap. 5.6.3.).

Die Gesamtflugzeit von *A. fuscipes* erstreckte sich 1983 im Untersuchungsbereich über 10 Wochen (ca. 23. 7.-30. 9.); die ♂♂ flogen etwa 7 Wochen (bis zum 11. 9.). Zwischen dem 7. 8. und 8. 9. konnten im Beobachtungsbereich Anlage und Versorgung von 13 Nestern registriert werden.

5.6.2. Diurnaler Aktivitätszyklus, Blütenbesuch

Bei sonniger Witterung und Lufttemperaturen über 18°C lag der morgendliche Flugbeginn der *A. fuscipes*-♂♂ und -♀♀ zwischen 8.00 und 9.00 Uhr. Die ♀♀ begannen sogleich mit der Sammeltätigkeit, während die ♂♂ sich an *Calluna*-Blüten versorgten und ihren Schwarmflug aufnahmen. Den ganzen Tag über flogen ♂♂ im Untersuchungsbereich um kleine Kiefern und Birken sowie an Blüten der Besenheide. Gegen Abend verstärkte sich der Blütenbesuch; zwischen 18.00 und 18.30 Uhr beendeten die ♂♂ ihre Flugaktivitäten.

Auch die *A. fuscipes*-♀♀ wurden ausschließlich an Blüten von *Calluna vulgaris* angetroffen. Sammelnde ♀♀ konnten den ganzen Tag über beobachtet werden. Manche Individuen führten am jeweiligen Beobachtungstag nur vormittags bzw. nachmittags Sammelflüge durch und verbrachten die übrige Zeit im Nest. Ab 18.30 Uhr kehrten die ♀♀ in ihre Nester zurück und verschlossen die Eingänge mit Sand. Die letzten ♀♀ beendeten ihre Sammelflüge bis 19.30 Uhr (der Untersuchungsbereich lag ab ca. 19.00 Uhr voll im Schatten).

♂♂ und ♀♀ waren noch bei starker Bewölkung und Temperaturen um 17°C aktiv, flogen jedoch nur während die Sonne schien. Bei einer Temperatur von 16°C waren keine Flugaktivitäten mehr festzustellen.

5.6.3. Nestbau, Nestversorgung

Die Nester wurden von den *A. fuscipes*-♀♀ meist unter *Calluna*-Büscheln oder an kleinen Steinen und ähnlichem angelegt. Sie verteilten sich über den mit *Calluna* bewachsenen Bereich der Aufforstungsfläche, bildeten also keine Aggregation. Die meisten Nester lagen einzeln, nur wenige zu zweit oder zu dritt beieinander (entsprechend schwärmten die ♂♂ auf der ganzen Fläche um das Gebüsch, ohne sich an einer bestimmten Stelle zu konzentrieren).

Die Aktivitäten der ♀♀ bei Anlage und Verschluß ihrer Nester entsprachen den Verhaltensweisen von *A. cineraria* (Kap. 5.4.4.). Während der Sammeltätigkeit der ♀♀

blieben die Nestingänge stets offen. Nach Verlassen des Nestes flogen die ♀♀ direkt zum nächstgelegenen *Calluna*-Strauch und sammelten auch weiterhin in der Nähe ihres Nestes (markierte ♀♀ entfernten sich dabei 10-15 m vom Nest). Ein beobachtetes ♀ sammelte - nur von gelegentlichem Zusammenstreifen des Pollens aus der Körperbehaarung unterbrochen - etwa 1 h an den Blüten einiger benachbarter *Calluna*-Sträucher. Die Sammelflüge dauerten durchschnittlich 52 min (n = 31, 28-84 min), Nestaufenthalte zum Deponieren des Nahrungsvorrats durchschnittlich 18 min (n = 25, 11-28 min). Für einen Sammelzyklus wurden also im Durchschnitt 70 min benötigt; die beobachteten ♀♀ führten pro Tag 3-4 Sammelflüge durch. Anlage, Versorgung und Verschluss der Nester erfolgten jeweils innerhalb von 5-10 Tagen (bei einem Nest in nur 3 Tagen), wobei an jeweils 3-6 Tagen Nahrungsvorrat eingetragen wurde. Bei 2-4 Zellen pro Nest (Kap. 5.6.4.) erforderte die Versorgung einer Zelle 1-2 Tage, an denen etwa 6 Sammelflüge durchgeführt wurden.

Im Untersuchungsbereich wurden bis Anfang September nistplatzsuchende *A. fuscipes*-♀♀ und frisch angelegte Nester registriert. Folgende Beobachtungen deuten darauf hin, daß die ♀♀ zwei Nester nacheinander anlegten:

Ein markiertes ♀, das am 29. 8. sein Nest verschlossen und verlassen hatte, wurde am 9. 9. erneut sammelnd beobachtet. Ein weiteres markiertes ♀ sammelte noch 15 Tage nach der ersten entsprechenden Beobachtung, konnte also in der Zwischenzeit ein Nest fertiggestellt und das zweite Nest begonnen haben.

Die sammelnden ♀♀ wurden von schwärmenden ♂♂ zwar manchmal kurz angefliegen, Kopulationsversuche wurden aber nicht beobachtet. Das Verhalten der ♀♀ am Nest (Verschluss des Eingangs, Orientierungsschleifen) entsprach den bereits erfolgten Beschreibungen (Kap. 5.4.4.). Im Gegensatz zu den ♀♀ der anderen hier untersuchten *Andrena*-Arten erzeugten in die Hand genommene *A. fuscipes*-♀♀ einen deutlich wahrnehmbaren zitronenartigen Duft.

5.6.4. Ergebnisse der Nestausgrabungen

Vier *A. fuscipes*-Nester enthielten in 10-15 cm Tiefe 1, 2, 2 bzw. 4 Zellen. Sie wiesen eine innere Auskleidung entsprechend den bereits beschriebenen *Andrena*-Zellen auf (Kap. 5.2.4.). Am 22. 10. '83 ausgegrabene Nester enthielten nicht ausgewachsene Larven unterschiedlicher Größe (Körperlängen von 6-10 mm); in den Zellen befanden sich Reste der Nahrungsvorräte. Am 21. 12. '83 waren in ausgegrabenen Zellen keine Pollenreste mehr erkennbar. Die Larven überwinterten in diesem Stadium. In einem am 28. 6. '84 ausgegrabenen Nest hatten sich die Larven noch nicht verpuppt.

5.7. *Nomada rufipes* FABRICIUS 1793

5.7.1. Phänologie

Am 26. 7. '83 flogen nur einzelne *Nomada rufipes*-♂♂ im Untersuchungsbereich an der Großen Höhe und besuchten *Calluna*-Blüten. Die ersten *N. rufipes*-♀♀ wurden dort am 7. 8. beobachtet. Von 6 markierten ♀♀ waren 2 Individuen noch nach 16 bzw. 19 Tagen an den Nestern ihres Wirtes *Andrena fuscipes* aktiv. ♂♂ wurden bis zum 30. 8. (Flugzeit: ca. 5 Wochen), ♀♀ bis zum 19. 9. (Flugzeit: ca. 6 Wochen) beobachtet. Die Gesamtflugzeit von *N. rufipes* erstreckte sich im Untersuchungsbereich über 8 Wochen.

5.7.2. Verhalten der ♀♀ an Wirtsnestern

Die ♂♂ und ♀♀ von *Nomada rufipes* waren den ganzen Tag über aktiv. Während die ♂♂ hauptsächlich beim Blütenbesuch an *Calluna* angetroffen wurden, flogen die

♀♀ suchend dicht über dem Boden zwischen den *Calluna*-Sträuchern umher. An den *A. fuscipes*-Nestern hielten sich *N. rufipes*-♀♀ bis zu 1 h auf, wobei sie meist in der bereits beschriebenen „Lauerstellung“ verharrten (Kap. 5.3.2.). Sie warteten, bis das jeweilige *A. fuscipes*-♀ sein Nest verließ, schlüpfen dann hinein und hielten sich - offenbar zur Eiablage - 14-19 min darin auf (4 Beobachtungen). Nach dem Nestaufenthalt versuchten die *Nomada*-♀♀ stets, den Eingang zu verscharren, was ihnen jedoch aufgrund des festen Bodens kaum gelang. Nach einigen Sekunden flogen sie Schleifen über dem Nest und verließen es. Die *A. fuscipes*-♀♀ sammelten danach stets unverändert weiter. In einem der beobachteten Nester hielt sich an zwei aufeinanderfolgenden Tagen jeweils ein *N. rufipes*-♀ für mehrere Minuten auf.

Einmal „lauerte“ ein *N. rufipes*-♀ am Nest, bevor das *A. fuscipes*-♀ vom Sammelflug zurückkehrte. Während sich das *Andrena*-♀ zum Deponieren des Nahrungsvorrats im Nest aufhielt, schlüpfte das *Nomada*-♀ ebenfalls hinein, kam erst nach 8 min wieder heraus und „lauerte“ erneut am Eingang. Nach dem Abflug des *Andrena*-♀ hielt sich das *Nomada*-♀ weitere 15 min im Nest auf (Tab. 3).

Tab. 3: Verhalten eines markierten *Nomada rufipes*-♀ an einem Nest von *Andrena fuscipes* (Große Höhe, 22. 8. 1983).

Uhrzeit	Verhalten des <i>N. rufipes</i> -♀
15.39	Setzt sich lauernd an den Nesteingang.
15.55	(<i>A. fuscipes</i> -♀ schlüpft mit gesammeltem Pollen ins Nest). Schlüpft nach dem <i>A. fuscipes</i> -♀ ins Nest.
16.03	Kommt heraus, setzt sich lauernd an den Nesteingang.
16.06	Schlüpft erneut ins Nest, kommt kurz darauf wieder heraus, setzt sich lauernd an den Nesteingang.
16.33	Läuft zum Eingangsloch, wittert hinein, kehrt zum alten Sitzplatz zurück, nimmt wieder Lauerstellung ein.
16.43	(<i>A. fuscipes</i> -♀ kommt aus Nest heraus, fliegt fort). Fliegt nach Abflug des <i>A. fuscipes</i> -♀ sofort zum Eingangsloch, schlüpft hinein.
16.58	Kommt aus Nest heraus, versucht, das Eingangsloch zu verscharren.
16.59	Fliegt größer werdende Schleifen über dem Nesteingang, dann fort.

5.8. Laborbeobachtungen an *Andrena cineraria*

Die im Oktober 1983 ausgegrabenen Imagines von *A. cineraria* wurden in mit Sand gefüllte Plastikboxen gesetzt, in denen sie sich eingruben. Anschließend wurden die Boxen im Freiland vergraben (Kap. 4.). Nach mehreren Nachtfrösten wurde ein Teil der Boxen am 10. 12. '83 ins Labor überführt und bei 10-15°C aufbewahrt. Ende Januar 1984 wurden die ersten ♂♂ und ♀♀ aktiv. Die restlichen Boxen wurden am 5. 3. ins Labor gebracht; zwischen dem 8. und 30. 3. erschienen die darin befindlichen Individuen. Die gerade aktiv gewordenen Bienen schieden jeweils einen Tropfen weißlicher, dickflüssiger Substanz durch den After aus (wohl das Meconium).

Das Verhalten der aktiven Tiere wurde in einem kleinen Käfig beobachtet (Kap. 4.). Während ein Teil der Bienen bereits in den Plastikboxen kopulieren konnte, erfolgte bei isoliert gehaltenen ♀♀ die Kopulation kurz nach Einsetzen in den Käfig. Bemerkenswert ist das Verhalten zweier *A. cineraria*-♂♂ nach Einsetzen eines unbegatteten ♀. Sie untersuchten eine Zeitlang die Stelle am Käfigboden, an der das ♀ abgesetzt worden war, welches sich aber schon von dort entfernt hatte. Kurze Zeit später hatte eines der ♂♂ das ♀ entdeckt und kopulierte ca. 30 sec lang, wobei es in regelmäßigen Abständen von wenigen Sekunden zusammenzuckte und dabei jeweils einen Schnarrlaut erzeugte (vgl. Kap. 5.4.3.). Begattete ♀♀ blieben von den weiterhin kopulationsbereiten ♂♂ weitgehend unbeachtet; vereinzelt beobachtete Kopulationsversuche wehrten die ♀♀ sofort ab. Die *A. cineraria*-♀♀ kopulierten also nur einmal.

Zur Nachtruhe verkrochen sich die meisten Individuen in Ritzen und Spalten am Käfigboden. Manche ♂♂ und ♀♀ gruben sich in den Boden ein und verschlossen die Öffnung mit Sand. Einzelne *A. cineraria*-♂♂ übernachteten, indem sie sich an den Spitzen der Halme festklammerten. Ein außerdem im Käfig befindliches *Nomada leucophthalma*-♂ biß sich am Maschendraht fest und ließ seinen Körper mit angezogenen Beinen frei herabhängen (vgl. FRIESE 1923, SCHREMMER 1955).

Die Lebensdauer einiger im Käfig gehaltener Imagines von *Andrena cineraria* betrug bei den ♂♂ 54 und 46 Tage, bei den ♀♀ 67, 45 und 35 Tage.

6. Diskussion

6.1. Die *Andrena*-Arten

Von den drei untersuchten *Andrena*-Arten, für welche die wichtigsten Beobachtungsdaten in Tab. 4 zusammengestellt sind, bildete nur *A. fuscipes* keine Nestaggregation (vgl. MICHENER 1974); ihre Nester lagen meist einzeln über die Untersuchungsfläche verteilt. Die Bildung von Aggregationen ist offenbar von den Standortbedingungen abhängig. So nistet *A. cineraria* nach PERKINS (1919) sowohl in Aggregationen als auch einzeln. WESTRICH (1985) fand an einem Hochwasserdamm in der Oberrheinebene einzeln und verstreut angelegte Nester der häufig große Aggregationen bildenden *Andrena flavipes* PANZER. - Bei allen drei Arten wurde Proterandrie festgestellt. Nach PERKINS (1919) erscheinen die ♂♂ der britischen *Andrena*-Arten generell 1-2 Tage (oder mehr) vor den ♀♀, nach FRIESE (1923) kann die Proterandrie 4-8 Tage betragen. Proterandrie tritt nach STEPHEN et al. (1969) bei den meisten Bienenarten auf. - Nur die *A. clarkella*-♀♀ verschlossen ihre Nesteingänge vor jedem Sammelflug, indem sie die Öffnung verscharrten. Diese Verhaltensweise wurde schon von MÜLLER (1944) erwähnt; sie ist ebenso von *Andrena vaga* bekannt (VLEUGEL 1947). Andere Verhältnisse liegen z. B. bei *Andrena barbilabris* vor. Diese ♀♀ können ihre Nester unter einer lockeren Sandschicht anlegen, durch die sie sich beim Hineinschlüpfen ins Nest wühlen müssen. Beim Verlassen des Nestes rieselt der Sand wieder über den Eingang, der dadurch unsichtbar wird. Eine weitere Variante des Nestverschlusses beschreiben MICHENER & RETTENMEYER (1956) für *Andrena erythronii*, deren Nesteingang sichtbar an der Bodenoberfläche liegt. Hier ist der Gang ständig mit lockerem Sand gefüllt, durch den sich das ♀ jedesmal hindurcharbeitet. Bei der Mehrzahl der bereits untersuchten *Andrena*-Arten bleibt der Nesteingang während der Sammeltätigkeit der ♀♀ aber offen.

Tab. 4: Beobachtungsdaten der untersuchten *Andrena*-Arten (*A. clarkella* und *A. cineraria* am Drakamp, *A. fuscipes* an der Großen Höhe, 1983).

	<i>A. clarkella</i>	<i>A. cineraria</i>	<i>A. fuscipes</i>
Bildung von Nestaggregationen	+	+	-
Proterandrie	+	+	+
Verschuß des Nestes bei Sammelflügen	+	-	-
Durchschnittliche Dauer eines Sammelzyklus	ca. 2h	ca. 1h 50min	ca. 1h 10min
Anzahl der Sammelzyklen pro Tag	4	3-4	3-4
Anzahl der Sammelzyklen pro Zelle	8-12	6-10	ca. 6
Anzahl der Zellen pro Nest	2-3	2-3	2-4
Anzahl der Nester je ♀	1	2	2(?)

Die Beobachtungsdaten zum Nestbau und zur Nestversorgung der hier untersuchten *Andrena*-Arten weichen nicht wesentlich voneinander ab (Tab. 4). *A. clarkella*-♀♀ benötigten durchschnittlich die längste, *A. fuscipes*-♀♀ die kürzeste Zeit zur Durchführung eines Sammelzyklus. Keine der Arten legte mehr als 4 Zellen pro Nest an. Während die *A. cineraria*- und *A. fuscipes*-♀♀ jeweils 2 Nester nacheinander fertigstellen konnten, legten die *A. clarkella*-♀♀ nur je ein Nest an. Diese Art hatte auch die kürzeste Flugzeit (Kap. 5.2.1.). Nach FRIESE (1923) kann das „Brutgeschäft“ der *A. clarkella*-♀♀ bei günstiger Witterung innerhalb von 4-5 Tagen vollendet sein (vgl. Kap. 5.2.5.).

Zum Vergleich mit den in Tab. 4 aufgeführten Beobachtungsdaten wurden die Untersuchungsergebnisse folgender Autoren herangezogen:

DAVIS & LABERGE 1975 (*Andrena erigeniae* ROBERTSON), JANVIER 1978 (*Andrena cingulata* FABRICIUS), JOHNSON 1981 (*Andrena dunningi* COCKERELL), MATSUMURA 1970 (*Andrena sublevigata* HIRASHIMA), MICHENER & RETTENMEYER 1956 (*Andrena erythronii* ROBERTSON), SCHRADER & LABERGE 1978 (*Andrena regularis* MALLOCH und *Andrena carlini* COCKERELL), STEPHEN 1966 (*Andrena viburnella* GRAENICHER), VLEUGEL 1947 (*Andrena vaga* PANZER), YOUSSEF & BOHART 1968 (*Andrena candida* SMITH).

Die von den genannten Arten benötigten Zeiten zur Durchführung der Sammelzyklen entsprechen weitgehend den Daten der von uns untersuchten *Andrena*-Arten (Tab. 4). Zur Anzahl der pro Tag durchgeführten Sammelflüge eines ♀ liegen nur wenige Angaben vor, die aber ebenfalls unseren Ergebnissen entsprechen (VLEUGEL (1947) nimmt für *A. vaga* allerdings nur 1-2 Sammelflüge pro Tag an). Die zur Versorgung einer Zelle nötige Anzahl von Sammelflügen wird von den oben genannten Autoren nicht angegeben. Bei der Anzahl der im Nest angelegten Zellen unterscheiden sich die oben genannten Arten. So werden für *A. carlini* 5-8, für *A. dunningi* 4-10 und für *A. erigeniae* 3-14 Zellen pro Nest angegeben, während die übrigen Arten 2-5 Zellen pro Nest anlegten. Die ♀♀ von *A. erythronii* konnten jeweils 2-3 Nester bauen; MALYSHEV (1926) stellte den Bau von 2 Nestern je ♀ bei *A. vaga* fest (zit. nach MICHENER & RETTENMEYER 1956). *A. viburnella*-♀♀ legten dagegen normalerweise nur je ein Nest an.

Andrena-Arten aus Kalifornien zeigten bezüglich der Sammeltätigkeit der ♀♀ andere Verhaltensmuster. Die ♀♀ von *A. chalybaea* (CRESSON) aus der kalifornischen Küstenregion sammelten nur bis gegen Mittag, da sich dann die Blüten ihrer Nahrungspflanzen schlossen (THORP 1969). Ein Sammelflug dauerte bei dieser Art durchschnittlich 12 min, der Nestaufenthalt zur Deponierung des Nahrungsvorrats nur 35 sec (nach MÜNSTER-SWENDSEN (1968) zeigt *Panurgus banksianus* (KIRBY) ein ähnliches Schema der Sammeltätigkeit). Bei drei *Andrena*-Arten vom Rande der Mojave-Wüste (*A. mojavensis* LINSLEY & MACSWAIN, *A. oenotherae* TIMBERLAKE, *A. deserticola* TIMBERLAKE) begannen die ♀♀ ihre Sammelflüge etwa 40 min vor Sonnenaufgang, beendeten sie 30-35 min nach Sonnenaufgang und blieben für den Rest des Tages in ihren Nestern. In diesem Zeitraum unternahmen sie jeweils 6-8 Flüge von durchschnittlich 2-8 min Dauer bei zwischenzeitlichen Nestaufenthalten von 1-4 min (LINSLEY et al. 1955). Die ♀♀ dieser kalifornischen Arten sammeln also nur während einer relativ kurzen bzw. extrem kurzen Tageszeit und führen die Sammelzyklen wesentlich schneller als die ♀♀ der oben genannten *Andrena*-Arten durch.

Die sonstigen Verhaltensweisen der von uns untersuchten *Andrena*-♀♀ sowie die Strukturen der ausgegrabenen Nester zeigten keine auffälligen Besonderheiten. Die Zellen waren alle mit der transparenten Membran ausgekleidet, die nach MALYSHEV (1926, zit. nach MICHENER & RETTENMEYER 1956) die Zellwände wasserundurchlässig macht. Nach DE LELLO (1971) ist die Ausgangssubstanz dieser Membran wahrscheinlich ein Sekret der Dufour'schen Drüse der ♀♀. Bei den *A. cineraria*-♀♀ wurde beobachtet, daß sie die Innenseiten der Nesteingänge mit den Mandibeln bearbeiten (Kap. 5.4.4.). Dabei könnte Mandibeldrüsensekret zur individuellen Duftmarkie-

zung des Eingangs (vgl. SHINN 1967, STEINMANN 1976) oder auch zu dessen Verfestigung abgegeben worden sein. Nach TENGÖ (1979a) bewirken Bestandteile des Sekrets der Dufour'schen Drüse eine Duftmarkierung des Nestes, während das Sekret der Mandibeldrüsen mehrere Funktionen haben kann. So wird es möglicherweise von den schlüpfenden ♀♀ abgegeben, die sich mit Hilfe der Mandibeln aus ihrer Zelle zur Bodenoberfläche emporarbeiten. Dadurch werden die bereits schwärmenden ♂♂ angelockt, die ihrerseits versuchen, sich zu diesen ♀♀ vorzuarbeiten und zu kopulieren.

Nach BUTLER (1965) erkennen *Andrena flavipes*-♂♂ die Nestaggregation am charakteristischen Geruch des Nistsubstrats und beschränken ihren Schwarmflug auf diesen Bereich. Das gleiche ist möglicherweise bei *A. cineraria* der Fall, da auch die ♂♂ dieser Art nur an der Nestaggregation schwärmten (Kap. 5.4.3.). Die *A. fuscipes*-♂♂ verteilen sich über den ganzen Beobachtungsbereich und umschwärmten besonders die kleinen Kiefern und Birken (Kap. 5.6.2.). Nach TENGÖ (1979b) markieren sie bestimmte Punkte im Gelände mit ihrem Mandibeldrüsensekret und schwärmen auf individuellen Flugbahnen, wobei der Duft des Sekrets sowohl auf ♀♀ als auch auf ♂♂ ihrer Art anziehend wirkt.

Die Freiland- und Laborbeobachtungen an *A. cineraria* zeigten, daß die ♀♀ nur einmal kopulierten, während die ♂♂ über längere Zeit weitere Kopulationsversuche unternahmen (Kap. 5.4.3., 5.8.). Begattete ♀♀ wirkten deutlich weniger attraktiv als unbegattete ♀♀; die ♂♂ konnten sie offenbar olfaktorisch unterscheiden (vgl. CANE & TENGÖ 1981). Außerdem wehrten begattete ♀♀ weitere Kopulationsversuche stets ab. BUTLER (1965) beobachtete dagegen bei *A. flavipes*, daß beide Geschlechter mehrmals kopulierten und der Körpergeruch der ♀♀ dabei keine Bedeutung zu haben schien. Nach ALCOCK et al. (1978) paaren sich wohl die ♀♀ der meisten Bienen- und Wespenarten nur einmal. Bei *A. cineraria* fanden die Paarungen offenbar - wie bei den meisten Arten solitärer Bienen (STEPHEN et al. 1969) - im Nistbereich statt. Die ♀♀ wurden wahrscheinlich gleich nach dem Schlüpfen aus ihren Zellen zumeist noch in den Nestern begattet (Kap. 5.4.3.). Dies ist von einigen Arten der Gattungen *Andrena*, *Halictus* und *Osmia* bekannt (STEPHEN et al. 1969).

Insbesondere bei *Andrena clarkella* und *A. cineraria* fiel auf, daß die ♀♀ während der ersten Tage ihre Nester zur Nahrungsaufnahme verließen, aber noch nicht sammelten. Erst später wurde in diese Nester Pollen eingetragen. Ein solches Verhalten beobachteten mehrere Autoren bei verschiedenen *Andrena*-Arten (CHANSIGAUD 1975, DAVIS & LABERGE 1975, MATSUMURA 1970, SCHRADER & LABERGE 1978) sowie bei Arten der verwandten Gattungen *Panurgus* (MÜNSTER-SWENDSEN 1968) und *Calliopsis* (SHINN 1967). Möglicherweise ist diese Periode zur Reifung der ersten Oocyten notwendig (KAESTNER 1973).

Die maximale Lebensdauer im Labor gehaltener aktiver *A. cineraria*-Individuen lag deutlich über der maximalen Beobachtungsdauer im Freiland (Kap. 5.4.1., 5.8.). Eine Lebensdauer von fast 10 Wochen erreichen aktive ♀♀ unter natürlichen Bedingungen wohl kaum.

Das Verhalten der *A. cineraria*-♂♂ entsprach weitgehend dem von MICHENER & RETTENMEYER (1956) beschriebenen Verhalten der *A. erythronii*-♂♂. Individuell markierte ♂♂ zweier benachbarter Nestaggregationen dieser Art schwärmten nur an der jeweiligen Stamm-Aggregation; nach Blütenbesuchen kehrten sie stets dorthin zurück. Eine entsprechende Bindung an ihre Stamm-Aggregation zeigten *A. cineraria*-♂♂ (Kap. 5.4.3.). Die Nächte und Schlechtwetterperioden verbrachten die *A. erythronii*-♂♂ in Erdlöchern im Nistbereich. Die von uns beobachteten *A. cineraria*-♂♂ verhielten sich ebenso (Kap. 5.4.2.).

Die drei untersuchten *Andrena*-Arten sind univoltin. Bei *A. cineraria* ergaben sich keine Anzeichen einer zweiten Generation (vgl. HAESELER 1984). Die Überwinterung der Frühlingsarten *Andrena clarkella* und *A. cineraria* (wie auch ihrer Kuckucksbienen) erfolgt als Imago, während die Hochsommerart *A. fuscipes* als Larve überwintert.

6.2. Die *Nomada*-Arten

Neben den *Nomada*-Arten wurden keine weiteren Cleptoparasiten oder Inquilinen an bzw. in den *Andrena*-Nestern festgestellt. Die ♀♀ der untersuchten vier Arten (*Nomada leucophthalma*, *N. lathburiana*, *N. goodeniana*, *N. rufipes*) zeigten sehr ähnliche Verhaltensweisen, die auch gut mit den Angaben für *Nomada opacella* TIMBERLAKE (LINSLEY & MACSWAIN 1955) und *N. articulata* SMITH (EICKWORT & ABRAMS 1980) übereinstimmen. Alle Arten zeigten den charakteristischen Suchflug im Bereich der Wirtsnester. Auch die „Lauerstellung“, welche die ♀♀ wenige Zentimeter vom Nesteingang entfernt einnahmen, konnte bei allen genannten Arten beobachtet werden.

Vor dem Eindringen in *Andrena clarkella*-Nester mußten die *N. leucophthalma*-♀♀ die verscharrten Eingänge aufgraben; nach offenbar erfolgter Eiablage verscharrten sie diese wieder. Auch *N. rufipes*-♀♀ versuchten, die Eingänge der Wirtsnester nach einem Nestaufenthalt zu verscharren (Kap. 5.7.2.). Die ♀♀ von *N. lathburiana* und *N. goodeniana* verließen die Wirtsnester ohne ein derartiges Verhalten. Interessant wäre die Klärung der Frage, ob *N. lathburiana*-♀♀ die Nesteingänge von *Andrena vaga* nach einem Nestaufenthalt wieder verscharren, da diese *Andrena*-♀♀ - wie die *A. clarkella*-♀♀ - ihre Nesteingänge vor jedem Sammelflug verschließen (VLEUGEL 1947).

Die *Nomada*-♀♀ stellten offenbar durch „vorsichtiges Wittern“ am Nesteingang fest, ob sich gerade ein *Andrena*-♀ im Nest befand. War dieses der Fall, so nahmen sie meist die „Lauerstellung“ ein und warteten auf den Abflug des ♀. In einem Fall schlüpfte ein *N. rufipes*-♀ bei Anwesenheit des *A. fuscipes*-♀ ins Nest und hielt sich mehrere Minuten darin auf (Kap. 5.7.2.). Entsprechende Angaben machen LINSLEY & MACSWAIN (1955) für *N. opacella*-♀♀. Die Dauer der Nestaufenthalte mit wahrscheinlicher Eiablage betrug bei *N. leucophthalma* 15-27 min, bei *N. goodeniana* 6-12 min und bei *N. rufipes* 14-19 min. LINSLEY & MACSWAIN (1955) geben für *N. opacella* 4-7 min, EICKWORT & ABRAMS (1980) für *N. articulata* 3 min an. Auffällig sind die langen Nestaufenthalte von *N. leucophthalma*- und *N. rufipes*-♀♀.

Die *Nomada opacella*- und *N. articulata*-♀♀ prägten sich offenbar die Lage einmal besuchter Wirtsnester ein und kehrten mehrmals dorthin zurück (LINSLEY & MACSWAIN 1955, EICKWORT & ABRAMS 1980). Markierte *N. articulata*-♀♀ wurden bis zu 15 Tage im Bereich der Wirtsnester beobachtet. Von uns markierte *N. goodeniana*-♀♀ flogen maximal 6 Wochen an der Nestaggregation, wobei sie wiederholt auch in benachbarten Bereichen Suchflüge unternahm (Kap. 5.5.2.). Markierte *N. leucophthalma*-♀♀ untersuchten auch weiterhin die Nester, in denen sie offenbar Eier abgelegt hatten. Außerdem konnte ein Wirtsnest später von einem weiteren *N. leucophthalma*-♀ aufgesucht werden. Zwei *N. leucophthalma*-♀♀, die an einem Nest von *A. clarkella* aufeinandertrafen, verhielten sich aggressiv (Kap. 5.3.2.). LINSLEY & MACSWAIN (1955) berichten von einem ähnlichen intraspezifischen Aggressionsverhalten bei *N. opacella*. Nach TENGÖ (1984) entsteht bei *Nomada*-Arten aufgrund dieses Verhaltens ein Territorialsystem, welches dazu führt, daß in einem *Andrena*-Nest nur ein oder sehr wenige *Nomada*-♀♀ zur Eiablage gelangen.

Alle beobachteten *Nomada*-♀♀ legten Eier offenbar nur in Zellen ab, die von den *Andrena*-♀♀ gerade versorgt wurden (vgl. ROZEN 1977). Nach dem Nestaufenthalt eines *Nomada*-♀ setzten die *Andrena*-♀♀ ihre Sammelflüge stets unverändert fort

und reagierten auch sonst in keiner auffälligen Weise auf die Präsenz der Kuckucksbienen (vgl. LINSLEY & MACSWAIN 1955). Dagegen wurden die bei *Agapostemon virescens* (FABRICIUS) (Halictidae) parasitierenden *N. articulata*-♀♀ am Nesteingang stets angegriffen (EICKWORT & ABRAMS 1980). Eine mögliche Erklärung für das nicht aggressive Verhalten der *Andrena*-♀♀ bieten die Untersuchungen von TENGÖ & BERGSTRÖM (1977), wonach die ♂♂ verschiedener *Nomada*-Arten die ♀♀ während der Kopulation mit Mandibeldrüsensekret benetzen, das chemisch und geruchlich dem Sekret der Dufour'schen Drüse der Wirts-♀♀ gleicht. Möglicherweise wird dadurch aggressives Verhalten der *Andrena*-♀♀ gegenüber ins Nest eindringenden *Nomada*-♀♀ unterdrückt.

7. Zusammenfassung

In den Jahren 1983/84 wurde in Nordwestdeutschland die Bionomie von drei *Andrena*-Arten (*A. clarkella*, *A. cineraria*, *A. fuscipes*) und ihrer jeweiligen Kuckucksbienen (*Nomada leucophthalma*, *N. lathburiana*, *N. goodeniana*, *N. rufipes*) analysiert. - Im Frühjahr 1983 flog *A. clarkella* etwa vom 1. 4.-10. 5., *A. cineraria* vom 16. 4.-3. 7. an der jeweiligen Nestaggregation, während die Flugzeit von *A. fuscipes* vom 23. 7.-30. 9. '83 dauerte. Letztere Art bildete im Untersuchungsbereich keine Nestaggregation. - Proterandrie wurde bei allen drei Arten festgestellt. Die *A. cineraria*-♀♀ kopulierten nur einmal; weitere Kopulationsversuche wehrten sie ab. Unbegattete ♀♀ wurden von den ♂♂ offenbar offaktorisch wahrgenommen. - Im Gegensatz zu den anderen Arten verschlossen die *A. clarkella*-♀♀ ihre Nesteingänge vor jedem Sammelflug. Sie legten außerdem nur je 1 Nest an, während die ♀♀ von *A. cineraria* und *A. fuscipes* jeweils 2 Nester nacheinander anlegen konnten. Die *A. clarkella*-♀♀ versorgten ihre Nester mit Pollen und Nektar von *Salix spec.*, die *A. cineraria*-♀♀ besuchten zur Nestversorgung vor allem Blüten von *Taraxacum officinale*. Die *A. fuscipes*-♀♀ sammelten nur an *Calluna vulgaris*. Die durchschnittliche Dauer der Sammelzyklen lag zwischen 1 h 10 min (*A. fuscipes*) und 2 h (*A. clarkella*). Es konnten jeweils 3-4 Sammelzyklen pro Tag durchgeführt werden. Für die Versorgung einer Zelle waren zwischen 6 (*A. cineraria*, *A. fuscipes*) und 12 (*A. clarkella*) Sammelzyklen erforderlich. Die Nester der drei *Andrena*-Arten enthielten in der Regel jeweils 2-3 Zellen. - Aktive *A. clarkella*-♀♀ erreichten eine Lebensdauer von 4-5 Wochen, *A. cineraria*-♀♀ von ca. 6 Wochen. Die maximale Lebensdauer im Labor gehaltener aktiver *A. cineraria*-Individuen betrug bei den ♂♂ 54 Tage, bei den ♀♀ 67 Tage. - Die individuellen Verhaltensmuster der *Andrena*-Arten sind sich sehr ähnlich; gleiches gilt für die Verhaltensmuster der *Nomada*-Arten.

8. Danksagung

Wir danken Herrn Prof. Dr. Harald Gebhardt für Unterstützung bei den Bodenanalysen, Herrn Bernhard Schwarz für Hilfe bei der Ausführung der Diagramme und Herrn Prof. Dr. Volker Haeseler für viele Anregungen.

9. Literatur

- ALCOCK, J., BARROWS, E. M., GORDH, G., HUBBARD, L. J., KIRKENDALL, L., PYLE, D. W., PONDER, T. L., ZALOM, F. G. (1978): The ecology and evolution of male reproductive behaviour in the bees and wasps. - Zoological Journal of the Linnean Society, **64**: 293-326.
- BUTLER, C. G. (1965): Sex attraction in *Andrena flavipes* PANZER (Hym., Apidae), with some observations on nest-site restriction.- Proc. R. Entomol. Soc. London, Ser. A., **40**: 77-80.
- CANE, J. H., TENGÖ, J. O. (1981): Pheromonal cues direct mate-seeking behavior of male *Colletes cunicularius*. - Journ. Chem. Ecol., **7**: 427-436.
- CHANSIGAUD, J. (1975): Étude du comportement d'*Andrena carantonica* PEREZ au cours de la floraison des pommiers de la variété Golden Delicious. - Apidologie, **6**: 341-359.
- DAVIS, L. R., jr., LABERGE, W. E. (1975): The nest biology of the bee *Andrena (Ptilandrena) erigeniae* ROBERTSON. - Biol. Notes Ill. Nat. Hist. Surv., **95**: 2-16.
- Deutscher Wetterdienst (1983): Monatlicher Witterungsbericht, **31**. Offenbach/Main.

- Deutscher Wetterdienst, Wetteramt Bremen, Station Oldenburg (Ol.) (1983, 1984): Monatliche Witterungstabellen. Bremen.
- EICKWORT, G. C., ABRAMS, J. (1980): Parasitism of sweat bees in the genus *Agapostemon* by cuckoo bees in the genus *Nomada*. - Pan-Pac. Ent., **56** (2): 144-152.
- FRIESE, H. (1923): Die europäischen Bienen (Apidae). Berlin, Leipzig.
- HAESELER, V. (1972): Anthropogene Biotope (Kahlschlag, Kiesgrube, Stadtgärten) als Refugien für Insekten, untersucht am Beispiel der Hymenoptera Aculeata. - Zool. Jb., Syst., **99**: 133-212.
- HAESELER, V. (1984): *Nimramesa sibiricana* R. BOHART, eine für die BRD neue Grabwespe, und weitere für Norddeutschland seltene Hautflügler (Hym., Aculeata s. l.). - Drosera, **84** (2): 103-116.
- JANVIER, H. (1978): Comportement hivernal d'*Andrena cingulata* F. - Cahiers Nat., **33** (1), 1977: 1-13.
- JOHNSON, M. D. (1981): Observations on the biology of *Andrena (Melandrena) dunningi* COCKERELL (Hymenoptera: Andrenidae). - Journ. Kans. Ent. Soc., **54** (1): 32-40.
- KAESTNER, A. (1973): Lehrbuch der speziellen Zoologie; Bd. I: Wirbellose, 3. Teil, Insecta: B. Spezieller Teil. Jena, Stuttgart.
- KUNTZE, H., NIEMANN, J., ROESCHMANN, G., SCHWERDTFEGGER, G. (1983): Bodenkunde. 3. Aufl., Stuttgart.
- LELLO, E. DE (1971): Adnexal glands of the sting apparatus of bees: Anatomy and histology, I (Hym., Colletidae and Andrenidae), II (Hym., Halictidae). - Journ. Kans. Ent. Soc., **44** (1): 5-13, 14-20.
- LINSLEY, E. G. (1958): The ecology of solitary bees. - Hilgardia, **27** (19): 543-599.
- LINSLEY, E. G., MACSWAIN, J. W. (1955): The habits of *Nomada opacella* TIMBERLAKE with notes on other species (Hym., Anthophoridae). - Wasmann J. Biol., **13**: 253-276.
- LINSLEY, E. G., MACSWAIN, J. W., SMITH, R. F. (1952): Outline for ecological life histories of solitary and semisocial bees. - Ecology, **33** (4): 558-567.
- LINSLEY, E. G., MACSWAIN, J. W., SMITH, R. F. (1955): Observations on the nesting habits and flower relationships of some species of *Melandrena* (Hym., Andrenidae). - Pan-Pac. Ent., **31**: 173-185.
- MALYSHEV, S. I. (1926): The nesting habits of *Andrena* F. - Trav. Soc. Nat. Leningrad, Sec. Zool. Physiol., **56** (2): 25-78.
- MATSUMURA, T. (1970): Nesting habits of three species of *Andrena* in Hokkaido (Japan) (Hym., Apoidea, Andrenidae). - J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. VI, Zool., **17**: 520-538.
- MICHENER, C. D. (1974): The social behavior of the bees: A comparative study. Cambridge, Massachusetts.
- MICHENER, C. D., RETTENMEYER, C. W. (1956): The ethology of *Andrena erythronii* with comparative data on other species (Hymenoptera, Andrenidae). - Univ. Kans. Sci. Bull., **37**: 645-684.
- MÜLLER, H. (1944): Beiträge zur Kenntnis der Bienenfauna Sachsens (Hym., Apid.). - Mitt. Dtsch. Ent. Ges., **13**: 65-108.
- MÜNSTER-SWENDSEN, M. (1968): On the biology of the solitary bee *Panurgus banksianus* KIRBY (Hymenoptera, Apidae), including some ecological aspects. - R. Veter. Agric. Coll., Copenhagen, Yearbook **1968**: 215-241.
- OSGOOD, E. A., jr. (1972): Soil characteristics of nesting sites of solitary bees associated with the low-bush blueberry in Maine. - Maine Life Sciences and Agricultural Experiment Station Technical Bulletin, **59**: 1-8.
- PERKINS, R. C. L. (1919): The British species of *Andrena* and *Nomada*. - Trans. ent. Soc. London, **1919-20**: 218-319.
- ROZEN, J. G., jr. (1977): Immature stages of and ethological observations on the cleptoparasitic bee tribe Nomadini (Apoidea, Anthophoridae). - Amer. Mus. Novit., **2638**: 1-16.
- RUBINK, W. L. (1978): The use of edaphic factors as cues for nest-site selection by sand wasps (Hym., Sphecidae). - Dissertation Abstr. int. (B) **39** (12) (i), 1979: 5748.
- SCHACHTSCHABEL, P., BLUME, H. P., HARTGE, K. H., SCHWERTMANN, U. (1982): Scheffer/Schachtschabel, Lehrbuch der Bodenkunde. 11. Aufl., Stuttgart.
- SCHRADER, M. N., LABERGE, W. E. (1978): The nest biology of the bees *Andrena (Melandrena) regularis* MALLOCH and *Andrena (Melandrena) carlini* COCKERELL (Hym., Andrenidae). - Biol. Notes Ill. Nat. Hist. Surv., **108**: 1-24.
- SCHREMMER, F. (1955): Beobachtungen über die Nachtruhe bei Hymenopteren, insbesondere die Männchenschlafgesellschaften von *Halictus*. - Österr. zool. Z., **6** (1-2): 70-89.
- SCHROEDER, D. (1978): Bodenkunde in Stichworten. 3. Aufl., Kiel.
- SHINN, A. F. (1967): A revision of the bee genus *Calliopsis* and the biology and ecology of *C. andreniformis* (Hym., Andrenidae). - Univ. Kans. Sci. Bull., **46**: 753-936.

- STEINMANN, E. (1976): Über die Nahorientierung solitärer Hymenopteren: Individuelle Markierung der Nesteingänge. - Mitt. Schweiz. Ent. Ges., **49**: 253-258.
- STEPHEN, W. P. (1966): *Andrena (Cryptandrena) viburnella*, I. Bionomics. - Journ. Kans. Ent. Soc., **39**: 42-51.
- STEPHEN, W. P., BOHART, G. E., TORCHIO, P. F. (1969): The Biology and External Morphology of Bees. Oregon State University, Agric. Exp. Stn., Corvallis.
- TENGÖ, J. (1979a): Chemical signals and odour-released behaviour in *Andrena*-bees (Hym., Andrenidae). - Acta Univ. Upsaliensis (Abstr. Uppsala Diss. Sci.), **500**: 1-31.
- TENGÖ, J. (1979b): Odour-released behaviour in *Andrena* male bees. - Zoon, **7**: 15-48.
- TENGÖ, J. (1984): Territorial behaviour of the cleptoparasite reduces parasitic pressure in communally nesting bees. - In: XVII International Congress of Entomology, Hamburg, 1984, Abstract Volume.
- TENGÖ, J., BERGSTRÖM, G. (1977): Cleptoparasitism and odor mimetism in bees: Do *Nomada* (Hym., Anthophoridae) males imitate the odor of *Andrena* (Hym., Andrenidae) females? - Science, **196**: 1117-1119.
- THORP, R. W. (1969): Systematics and Ecology of Bees of the Subgenus *Diandrena* (Hym., Andrenidae). - Univ. Calif. Publ. Ent., **52**, Berkeley.
- TISCHLER, W. (1951): Ein biozönotischer Beitrag zur Besiedlung von Steilwänden. - Zool. Anz., Suppl.: Verh. Deutsch. Zool. Ges. in Marburg (1950): 214-229.
- VLEUGEL, D. A. (1947): Waarnemingen aan het gedrag van de Grijze Graafbei (*Andrena vaga* PANZ.). - Ent. Berichten, **12**: 185-192.
- WARNCKE, K. (1986): Die Wildbienen Mitteleuropas, ihre gültigen Namen und ihre Verbreitung (Hymenoptera, Apidae). - Entomofauna, Suppl. **3**, Linz.
- WESTRICH, P. (1984): Kritisches Verzeichnis der Bienen der Bundesrepublik Deutschland (Hym., Apoidea). - Courier Forschungsinst. Senckenberg (Frankfurt/Main), **66**: 1-86.
- WESTRICH, P. (1985): Zur Bedeutung der Hochwasserdämme in der Oberrheinebene als Refugien für Wildbienen (Hym., Apoidea). - Natur u. Landschaft, **60** (3): 92-97.
- YOUSSEF, N. N., BOHART, G. E. (1968): The nesting habits and immature stages of *Andrena (Thysandrena) candida* SMITH (Hym., Apoidea). - Journ. Kans. Ent. Soc., **41**: 442-455.

Adresse des Autors:

Martin Gebhardt, AG Terrestrische Ökologie, Fachbereich 7 der Universität,
Postfach 2503, D-2900 Oldenburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Drosera](#)

Jahr/Year: 1987

Band/Volume: [1987](#)

Autor(en)/Author(s): Gebhardt Martin, Röhr Gabriele

Artikel/Article: [Zur Bionomie der Sandbienen *Andrena clarkella* \(Kirby\), *A. cineraria* \(L.\), *A. fuscipes* \(Kirby\) und ihrer Kuckucksbienen \(Hymenoptera: Apoidea\) 89-114](#)