

Kolonisationserfolg von Ameisen, Wespen und Bienen auf jungen Düneninseln der südlichen Nordsee (Hymenoptera: Aculeata)*

Volker Haeseler

Abstract: Colonization success of ants, wasps and bees on young dune islands of the southern North Sea (Hymenoptera: Aculeata). - On the about 100-year-old North Sea islands Memmert and Mellum (covering an area of 6 km²) 147 aculeate hymenopterans were found from 1984-86. The 73 species indigenous on at least one island correspond to 24.1 % of the species known from the old East Frisian islands. Social species were represented by 40.4 %, whereas solitary species were only represented by 22.9 %. - On Memmert 56 species are considered indigenous and on Mellum 42 species. 25 species of these were found on both islands. Including the potential indigenous species, for the aculeate hymenopterans (except Apidae) there was an average rise of 1 species at most a year on Mellum from 1974/76 until 1984/86. It has to be considered though that the state of colonization corresponds to that of Memmert in 1920. The rise in species on Memmert, however, is much lower. It amounts to 0.35 species a year, considering the last 70 years. - Today 30 % of the species known from the old East Frisian islands are indigenous on Memmert and 23 % on Mellum.

The differently isolated islands were colonized mainly by species found on all old East Frisian islands, the different ecological groups, however, not being represented in a similar way: thus, on Mellum characteristic inhabitants of the coastal dunes are not represented adequately in contrast to the species inhabiting settlements. - The colonization of bees on Memmert has been affected in a negative way by the decrease of flowering plants owing to rabbit grazing since 1920, whereas it has been affected in a positive way on Mellum (since 1940) by the increase of flowering plants. - The fact that solitary species which had nested on Mellum have disappeared is explained by their habitats being too small to keep up a permanent population without support from outside. In eurytopic aculeate hymenopterans, recolonization of the island, 7 km off the mainland, is obviously rare, too. Shorter distances are covered more frequently as demonstrated by the colonization of Memmert, only 1000 m off the next island.

1 Einleitung

Seit 1974 wird die vor etwa 100 Jahren im Küstenbereich der südlichen Nordsee entstandene Düneninsel Mellum hinsichtlich der Besiedlung durch aculeate Hymenopteren kontrolliert. Eine erneute Überprüfung erfolgte in den Jahren von 1984 bis 1986. Parallel zu diesen Untersuchungen wurde die Besiedlung der ebenfalls vor etwa 100 Jahren entstandenen Insel Memmert untersucht.

Aufgrund der aus dem ersten Viertel dieses Jahrhunderts vorliegenden Arbeiten (ALF-KEN 1924, 1930) und der auf Mellum seit mehr als 10 Jahren durchgeführten Untersuchungen lassen sich erste Hinweise zur Besiedlungsgeschwindigkeit und zum Artenschlag auf diesen unterschiedlich isolierten Inseln geben. Hierbei kann auf Ergebnisse der seit etwa 15 Jahren auf den alten Ostfriesischen Inseln durchgeführten ökofaunistischen Untersuchungen zurückgegriffen werden.

* Gefördert mit Hilfe von Forschungsmitteln des Landes Niedersachsen

2 Untersuchungsgebiete

Die vor etwa 100 Jahren entstandenen Inseln Memmert und Mellum liegen etwa 13 bzw. 7 km vor der niedersächsischen Küste. Heute ist Memmert etwa 6,1 km² groß, Mellum 6,3 km² (jeweils oberhalb der MThw-Linie). Auf Memmert liegen nur 66 ha oberhalb 2 m über NN; auf Mellum sind es dagegen 16 ha. Als sturmflutsicher können auf Memmert nur 0,7 ha gelten. Auf Mellum entfallen von 8,4 ha, die vor 4 m über NN hohen Überflutungen sicher sind, 7,4 ha auf einen um 1940 eingedeichten Bereich.

Während auf Memmert seit 1908 durch geeignete Maßnahmen ein schnelles Anwachsen der Dünen erreicht wurde, verlief die Entwicklung auf Mellum bis 1940, als auf einer aufgespülten Fläche ein Ringdeich errichtet wurde, ohne größere anthropogene Einwirkungen (vgl. HAESLER 1988). Bereits um 1920 besaß der Memmert wenigstens 8 m hohe Dünen mit ausgedehnten Sanddorn-Holunder-Gebüsch, die trotz starker Landverluste im Westen der Insel auch heute noch für weite Bereiche der Grauen Dünen und angrenzender Bereiche charakteristisch sind (Abb. 1).

Auf Mellum entwickelten sich dagegen keine hohen Dünen; die größten Dünen erreichten um 1930 Höhen von 3-4 m über MThw (LEOPOLD 1932). Als einziges Holzgewächs wuchs um



Abb. 1: Sanddorn-Holunder-Gebüsch im nördlichen Teil der Insel Memmert im Bereich der nach Süden ausstreichenden Tertiärdünen (Blick von Osten nach Westen, 1987). - Fig. 1: *Hippophaë Sambucus* clumps in the northern part of Memmert within the southern marginal area of the grey dunes (view from east to west, 1987).



Abb. 2: Gebüschgruppen auf der von einem Ringdeich umgebenen Fläche auf Mellum (1987). - Fig. 2: Clumps of bushes covering the area surrounded by a ring dyke on Mellum (1987).

1937 ein Holunderbusch auf der Westdüne (MEYER 1941). Heute finden sich außerhalb des Ringdeiches nur an wenigen Stellen *Rosa rugosa*- und *Salix repens*-Bestände sowie einzelne niedrige *Hippophaë*-Büsche. Auf der vom Ringdeich umgebenen Fläche haben sich dagegen seit 1940 zahlreiche Baum-Gebüsch-Gruppen mit u.a. *Crataegus monogyna*, *Hippophaë rhamnoides*, *Malus domestica*, *Prunus domestica*, *Pyrus communis*, *Salix alba* und *Salix repens* entwickelt (Abb. 2).

Während auf Memmert seit 1912 auf der Westseite ein Abbruch der von Norden nach Süden verlaufenden Dünen zu verzeichnen war, kam es im Norden der Mellum-Plate zur Bildung eines von Westen nach Osten verlaufenden Dünenkomplexes, der heute z. T. Höhen von mehr als 4 m über MThw erreicht. Zur Bildung Grauer Dünen, wie sie auf Memmert in mehr oder weniger typischer Ausprägung schon um 1920 existierten, ist es auf Mellum bis heute nicht gekommen (vgl. HAESELER 1988).

Durch das Aussetzen von Kaninchen gegen Ende des ersten Weltkrieges ging auf Memmert die Zahl der Pflanzenarten von 284 im Jahr 1920 (LEEGE 1935: 29) auf nur 100 im Jahr 1932 zurück (SCHUHMACHER 1952: 25) und übertrifft heute kaum die Zahl von 150 Arten (vgl. REISING 1979). - Auf Mellum hat dagegen der Bau eines Ringdeiches um 1940 zu einer starken Zunahme der Pflanzenarten von 83 im Jahr 1938 auf 234 Arten im Jahr 1984 (KUHBIER 1987) geführt.

3 Untersuchungszeitraum / Material / Methoden / Witterung

Die Erfassung der aculeaten Hymenopteren erfolgte von 1984-86 durch Farbschalen, Bodenfallen sowie Sicht- und Streiffänge mit dem Netz. Als Farbschalen dienten Glasschalen (Ø = 14 cm), die auf der Außenseite weiß bzw. gelb angestrichen waren. Auf blau gestrichene Farbschalen wurde verzichtet, da mit derartig gestrichenen Farbschalen besonders Hummeln in großer Zahl erfaßt werden. (Weitere Angaben bei HAESELER 1988)

Insgesamt wurden auf Mellum 24 Bodenfallen/Jahr und bis zu 16 Farbschalen-Kombinationen/Jahr eingesetzt, auf Memmert waren es 21 Bodenfallen und bis zu 14 Farbschalenkombinationen (vgl. HAESELER 1988). Die Leerung der Farbschalen erfolgte etwa alle 7 Tage, die der Bodenfallen etwa alle 14 Tage. Wegen der unterschiedlichen landschaftlichen Gliederung war die Anzahl der auf beiden Inseln vergleichbaren FS- und BF-Standorte unterschiedlich. - Für Memmert ist nicht auszuschließen, daß es 1985 im Bereich einer FS-Kombination zu einer stärkeren Beeinträchtigung der dort im Boden nistenden Arten gekommen ist. Diese FS-Kombination wurde daher 1986 leicht versetzt (außerhalb der dort befindlichen Grabwespen-Aggregationen) aufgestellt.

Auf Memmert konnte von 1984-86 bei optimaler Witterung nur an 7 Tagen, auf Mellum an 6 Tagen gezielt nach aculeaten Hymenopteren gesucht werden. Außerdem standen die Netzfänge anderer Personen zur Verfügung, wobei auf Mellum in den Jahren 1985 und 1986 fast während der gesamten Vegetationsperiode wenigstens ein Mitglied der Terr.Ökol. Arbeitsgruppe (Oldenburg) Sicht- bzw. Streiffänge durchführte. Dadurch wurden auf dieser Insel in besonderem Maß einfliegende bzw. verdriftete Tiere erfaßt. So wurden von den solitären aculeaten Hymenopteren auf Mellum 22 Arten (28,2 %) ausschließlich durch Netzfang nachgewiesen, auf Memmert dagegen nur 8 Arten (11,1 %)(Abb. 3).

Die Witterungsbedingungen waren während der Untersuchungen von 1984-86 insgesamt gesehen relativ ungünstig; u. a. lagen in den Sommermonaten die Werte der Sonnenscheindauer zumeist deutlich unter den langfristigen Mittelwerten (HAESELER 1988).

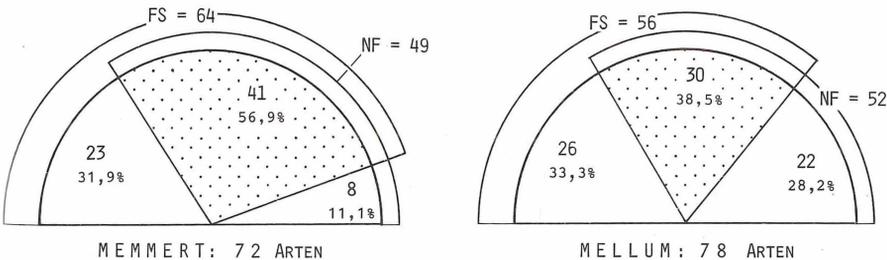


Abb. 3: Auf Memmert und Mellum von 1984-86 durch Farbschalen (FS) bzw. Netzfänge (NF) nachgewiesene solitäre Hymenoptera Aculeata. - Fig. 3: Solitary Hymenoptera aculeata caught by coloured dishes (FS) and nets (NF), respectively, on Memmert and Mellum from 1984 to 1986.

	*	D	I	1	*	B	4	1	2	12	E	7
<i>Lasius umbracus</i> (NYLANDER)												
<i>Leptothorax acervorum</i> (FABRICIUS)	• I I	B 1		2 1 3	4 6 3	I	4	9	1	5 12 2	H	7
<i>Myrmica lobicornis</i> NYLANDER	o	B 471 104 14 20	3									
<i>Myrmica rubra</i> (LINNAEUS)	• I I	F 3 129 21	1 2	151 19875 132	241 31499 438	• I I	8 143 33	40 260 1236	74 3904 37	386 13346 2077	E	7
<i>Myrmica ruginodis</i> NYLANDER	• I I	N	+	10 506 96			+		41 167 731			
<i>Myrmica sabuleti</i> MEINERT	• I I	F 1	7		2 7	*	B 1	+		1 1	E	7
<i>Myrmica scabrinodis</i> NYLANDER	*	F	1			*	F 10	2 4	1	3 16	E	7
<i>Myrmica schencki</i> EMERY	• I I	F 24	146 2	24 196 11	70 418 53	• I I	B 108 927 1	100 1573	2 35 1266	4 311 3835	E	7
<i>Myrmica specioides</i> BONDROIT	• I I	F 2	15	7 47 14 11 14 26			F 8 11 3	41 24 10 19 34 15				
<i>Tetramorium caespitum</i> (LINNAEUS)	• I I	N	2		9 8 6	• I I	B 81	62	1 60	1 204	E	7
V E S P I D A E												
<i>Dolichovespula media</i> (REUTZIUS)	o	N	1		2	*	N	1	1	2	H	3
<i>Dolichovespula norvegica</i> (FABRICIUS)	o	F	1	1		*	N 4	1	4	4	H	4
<i>Dolichovespula saxonica</i> (FABRICIUS)	o	F				*	F 1	1	1	8	H	7
<i>Dolichovespula sylvestris</i> (SCOPOLI)	•	F	1	1 8	1 10	•	F 2		2	2	H	7
<i>Paravespula germanica</i> (FABRICIUS)	o	F	1			*	F 1		1	1	E	7
<i>Paravespula rufa</i> (LINNAEUS)	•	F	1	2		*	F 2		2	1	E	7
<i>Paravespula vulgaris</i> (LINNAEUS)	o	N	1			*	F		1	1	E	5
<i>Vespa crabro</i> LINNAEUS	o					*	F		1	1	H	-
A P I D A E												
<i>Bombus hortorum</i> (LINNAEUS)	o	N	4		4	o	F 13	1 6 2 6 1 1	1	22 11 3	E	5
<i>Bombus distinguendus</i> MORAWITZ	•					•	F	1 3	1		H	7
<i>Bombus equestris</i> (FABRICIUS)	o					o	F	1	1	1	E	7
<i>Bombus jonellus</i> (KIRBY)	o					*	F	1	1	1	E	5
<i>Bombus lapidarius</i> (LINNAEUS)	•	F	1	1	1	•	F 23	18	3 2	48 2	E	7
<i>Bombus lucorum</i> (LINNAEUS)	•	F	1	3 8 1	9 10 2	•	F 4	4	5 14	117 39 10	H	7
<i>Bombus muscorum</i> (LINNAEUS)	• I I	F	1	2 21 21	5 21 21	•	F 58 10 6	3 3 1	51 13 3	2 1	H	7
<i>Bombus pascuorum</i> (SCOPOLI)	*	F	2	1	3 1	•	F 1	1	1	2 1	H	7
<i>Bombus pascuorum</i> (LINNAEUS)	•	F	3			•	N	1	1	1 1 2	H	7
<i>Bombus pratensis</i> (LINNAEUS)	o	N	1			•	N	1	1	2	H	7
<i>Bombus ruderarius</i> (MÜLLER)	o	N				•	N				H	5
<i>Bombus ruderatus</i> (FABRICIUS)	o	F	4	3	10	•	F	2 14	2 14	2 14	E	3
<i>Bombus terrestris</i> (LINNAEUS)	•	N	3			*	N		1	1	E	7
<i>Psithyrus bohemicus</i> (SEIDL)	o					•				1	(E)	5
<i>Psithyrus campestris</i> (PANZER)	o					•					(E H)	4
<i>Psithyrus rupestris</i> (FABRICIUS)	o	F	1		2	•					(E H)	5
<i>Psithyrus sylvestris</i> (LEPELETIER)	*	N	1			•				3	(E H)	5

4 Artenspektrum

Die von 1984-1986 auf Memmert und Mellum erfaßten 61253 Ameisen, Wespen und Bienen verteilen sich auf 147 Arten (Tab. 1). Allein 58207 Individuen (95 %) entfallen auf 16 Ameisen-Arten, die in den Bodenfallen in z. T. hohen Abundanzen vertreten waren. - Für Memmert wurden 94 Arten festgestellt, unter denen sich 22 soziale Arten (Ameisen, Hummeln und Faltenwespen sowie deren Kuckucksarten) und 72 solitäre Arten befinden. Von den auf Mellum nachgewiesenen 110 Arten entfallen 32 Arten auf soziale und 78 auf solitäre und bei ihnen lebende aculeate Hymenopteren.

Mit weiteren in der Literatur erwähnten Arten und aufgrund der Überprüfung des im Übersee-Museum Bremen zugänglichen Materials sind damit für beide Inseln 171 Arten nachgewiesen (132 Arten für Memmert, 119 Arten für Mellum). Damit sind unter Einbeziehung der bei anderen Hymenopteren lebenden Arten 128 „solitäre“ und 43 „soziale“ aculeate Hymenopteren-Arten auf diesen Inseln festgestellt worden (Tab. 2).

Tab. 2: Zusammensetzung der auf Memmert und Mellum früher und von 1984-86 nachgewiesenen „sozialen“ und „solitären“ aculeaten Hymenopteren - (In () die von 1984-86 nachgewiesenen Artenzahlen; * = Kuckucksarten jeweils mitberücksichtigt). - Table 2: Composition of „social“ and „solitary“ aculeate hymenopterans caught on Memmert and Mellum in the past and from 1984-86 (In () species numbers registered from 1984-86; * = cuckoo species included).

S O L I T Ä R E A R T E N *		S O Z I A L E A R T E N *	
CHRYSIDIDAE	4 (4)	FORMICIDAE	19 (16)
VESPIDAE	7 (7)	VESPIDAE	8 (7)
POMPIDAE	11 (9)	APIDAE	16 (10)
SPHECIDAE	40 (38)		
APIDAE	66 (56)		
Σ	128 (114)		43 (33)

In der ROTEN LISTE der gefährdeten Tiere und Pflanzen in der Bundesrepublik Deutschland (BLAB et al. 1984) werden folgende im Zeitraum 1984-86 auf Memmert bzw. Mellum bodenständige Arten genannt (in () jeweils der Gefährdungsgrad):

<i>Myrmica lobicornis</i> (3),	<i>Podalonia affinis</i> (3),
<i>Myrmica sabuleti</i> (3),	<i>Andrena fulvida</i> (3),
<i>Evagetes pectinipes</i> (3),	<i>Bombus muscorum</i> (3),
<i>Oxybelus mandibularis</i> (3),	<i>Colletes marginatus</i> (1)
	sowie <i>Passaloecus clypealis</i> (3).

Unter den Ameisen ließ sich auf Memmert für *Myrmica rubra* und auf Mellum für *Myrmica scabrinodis* jeweils ein Gynander nachweisen.

Anmerkungen zur Artenliste:

Die Nomenklatur der Pompiliden richtet sich nach WAHIS (1986), die der Apiden nach WAR-NCKE (1986) bzw. WESTRICH (1984). Eine Aufspaltung der *Bombus lucorum*-Gruppe (vgl. RAS-MONT 1984, SCHOLL/OBRECHT 1983) wurde hier nicht vorgenommen.

Angaben zu den v o r 1984 auf M e m m e r t festgestellten aculeaten Hymenopteren macht ALFKEN (1915, 1924). Der größte Teil der dort erwähnten Arten befindet sich im Übersee-Museum Bremen und wurde bereits früher überprüft. Änderungen, die sich für Ameisen und Grabwespen ergaben, sind bei HAESLER (1983: 28; 1985: 50) erwähnt. Für Apiden ergaben sich folgende Änderungen bzw. Ergänzungen: Das bei ALFKEN (1924: 47) nur in der Liste der Blütenpflanzen für *Hieracium umbellatum* erwähnte ♂ von *Melitta nigricans* ALFKEN erwies sich als *Melitta leporina*. Diese Art und *Lasioglossum villosulum*, die von ALFKEN (1915: 205) schon früher für Memmert erwähnt wurde, sowie die von LEEGE (1935: 60) als „vorläufig recht selten“ bezeichnete *Osmia maritima* sind daher nachzutragen.

Zu den v o r 1984 auf M e l l u m festgestellten aculeaten Hymenopteren machen SCHÜTTE (1906), LEEGE (1915), ALFKEN (1930), WAGNER (1938), DRESCHER (1974) sowie HAESLER (1978, 1982a, 1983, 1987) Angaben. Soweit sich Änderungen ergaben, sind diese bei HAESLER (1982a: 62 bzw. 1983: 28) erwähnt.

Da die aculeaten Hymenopteren (von Kuckucksarten abgesehen) Nester anlegen und daher lange Zeit Aktivitätszentren besitzen, ist die Beurteilung der Indigenität in vielen Fällen unproblematisch. Durch Untersuchungen auf Feuerschiffen ist aber bekannt, daß neben sozialen Hymenopteren auch solitäre aculeate Hymenopteren weite Strecken über dem Meer zurücklegen können. Insofern überrascht es nicht, daß auf Memmert und Mellum zahlreiche Arten vereinzelt, zumeist aus nur einem Jahr oder nur als ♂♂ vorliegen. Für diese Arten ist die Indigenität in der Regel zu verneinen.

Alle Arten, für die in den Untersuchungsgebieten eine erfolgreiche Nistweise nicht auszuschließen war, wurden als indigen angesehen. Im einzelnen ist bei der Abschätzung der Bodenständigkeit zwischen sozialen und solitären Arten zu differenzieren. Bei Kuckucksarten ist die Indigenität der Wirtsarten zu berücksichtigen.

Soziale Arten: Von den Ameisen sind alle Arten, für die ♀♀ vorliegen, als indigen anzusehen, bei Hummeln alle Arten mit Pollen sammelnden ♀♀ und bei Faltenwespen nur solche, für die Nester nachzuweisen waren.

Solitäre Arten: In der Regel ist für Arten, die 1984-86 erstmals und nur einmal auf Memmert oder Mellum festgestellt wurden, die Indigenität auszuschließen. Ausnahmen bilden einige Spezialisten, besonders leicht zu übersehende oder schwer nachweisbare Arten, wie z. B. die nur 2 mm große Grabwespe *Spilomena beata*, sowie Bienen, für die wenigstens einmal ein Pollen sammelndes ♀ festgestellt wurde.

Im übrigen wurde die Bodenständigkeit in der Regel nicht ausgeschlossen, sofern wenigstens 2 ♀♀ oder Nachweise aus 2 Jahren vorlagen, wobei für Apiden auch hier der Nachweis wenigstens eines Pollen sammelnden ♀ vorliegen mußte.

Ein Vergleich der von 1984-86 auf den hier untersuchten Inseln nachgewiesenen sozialen und solitären Hymenopteren zeigt (Abb. 4), daß die Anteile der nur in einem Jahr festgestellten sozialen Arten mit 27,3 % für Memmert bzw. 37,5 % für Mellum wesentlich niedriger liegen als die entsprechenden Anteile der solitären Arten (45,8 % bzw. 51,3 %).

Der Anteil der solitären Arten, die in allen 3 Jahren festgestellt wurden, lag auf Memmert bei 37,5 % (27 Arten) und auf Mellum bei 20,5 % (16 Arten). Der auf Memmert deutlich höhere Wert zeigt, daß die intensivere Untersuchungstätigkeit auf der Insel Mellum zwar zusätzlich Arten - zumeist aus nur einem Jahr oder in Einzelexemplaren - erbrachte; bei diesen handelt es sich aber offensichtlich um verdriftete Individuen.

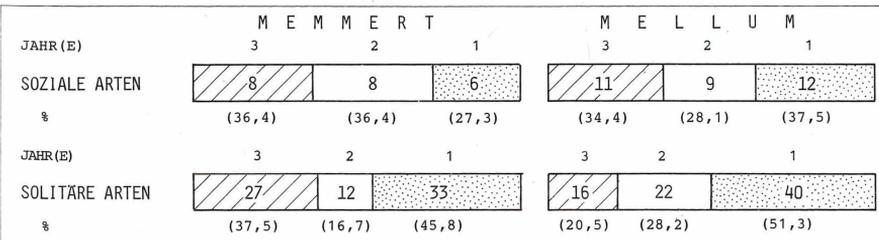


Abb. 4: Jährlicher Nachweis aculeater Hymenopteren für 1984-1986. - Fig. 4: Annual occurrence of aculeate hymenopterans from 1984 to 1986.

Von den auf Memmert nachgewiesenen 94 Arten ließen sich 56 (59,6 %) als indigen bezeichnen, auf Mellum nur 42 (38,2 %) der dort festgestellten 110 Arten (Tab. 3). - Unter den solitären Arten stellten die Grabwespen auf beiden Inseln die meisten bodenständigen Arten. Die solitären Bienen, die im Norddeutschen Flachland die artenreichste Gruppe unter den aculeaten Hymenopteren sind, waren auf jeder Insel mit nur 10 Arten repräsentiert. Auf Memmert ließen sich 37 % und auf Mellum nur 22,2 % der dort nachgewiesenen solitären Bienen-Arten als indigen ansehen.

Unter den sozialen Arten waren die Ameisen auf beiden Inseln mit 9 bzw. 8 Arten etwa gleich stark vertreten. Die sozialen Bienen (Hummeln) waren dagegen nur durch jeweils 2 Arten repräsentiert. Damit ist bei dieser Gruppe - wie bei den solitären Bienen - der Anteil indigener Arten gering. Von den sozialen Faltenwespen ließ sich keine bodenständige Art ermitteln.

Tab. 3: Anteil der auf Memmert und Mellum von 1984-86 nachgewiesenen indigenen Hymenoptera aculeata (S = insgesamt nachgewiesene Arten, I = indigene Arten). - Table 3: Percentage of indigenous Hymenoptera aculeata found on Memmert and Mellum from 1984 to 1986 (S = total of species found, I = indigenous species).

SOZIALE ARTEN*	M E M M E R T			M E L L U M		
	S	I	%	S	I	%
SOZIALE ARTEN*						
F O R M I C I D A E	11	9	81,8 %	15	8	53,3 %
V E S P I D A E	3	-		7	-	
A P I D A E	8	2	25,0 %	10	2	20,0 %
SOLITÄRE ARTEN*						
C H R Y S I D O I D E A	2	2		2	1	
V E S P O I D E A	2	1		6	4	66,7 %
P O M P I L O I D E A	8	7	87,5 %	4	3	75,0 %
S P H E C O I D E A	33	25	75,8 %	21	14	66,7 %
A P O I D E A	27	10	37,0 %	45	10	22,2 %
Σ	94	56	59,6 %	110	42	38,2 %

* = mit Kuckucksarten

Die für die von 1917/18 (1920) durch Alfken auf Memmert gesammelten aculeaten Hymenopteren vorgenommene Beurteilung der Indigenität (s. Tab. 1) weicht von der bei ALFKEN (1924) z. T. widersprüchlichen Einschätzung stark ab. So geht er auf S. 379 davon aus, „daß Hummeln n o c h n i c h t auf Memmert nisten, da ♂♂ fast ganz fehlen“, aber auf S. 424 erwähnt er, daß außer der Mooshummel *Bombus muscorum* „... keine Biene ihre Entwicklung auf Memmert durchmacht“. Die damals auf Memmert beim Sammeln von Pollen beobachteten Bienen, wie z. B. *Colletes cunicularius*, *Dasypoda hirtipes* und *Megachile maritima* sollen „über die Juister Balge zum Blütenbesuch nach dem Memmert“ geflogen sein. Dies ist aber bei einer Entfernung von über 1000 m und da *Megachile maritima* auf Memmert außerdem häufig an diversen Pflanzen beim Blattschneiden beobachtet wurde (ALFKEN 1924: 424), auszuschließen. Nach der Kenntnis über den Aktionsradius solitärer Bienen (u. a. BATRA 1966, KITAMURA/MAETA 1969, MÜNSTER-SWENDSEN 1968, KÄPYLÄ 1978, HAESLER 1982b) werden solche Entfernungen bei ausreichendem Nektar- und Pollenangebot, wie auf der Insel Juist, nicht zurückgelegt.

Aufgrund der landschaftlichen Gliederung Memmerts waren von den um 1920 nicht hinreichend erfaßten Ameisen sicher auch *Leptothorax acervorum* und *Lasius fuliginosus* bodenständig. Von *L. fuliginosus* befindet sich im Übersee-Museum Bremen aus dem Frühjahr (Mai) 1921 auch ein ♀, das bereits im Herbst des Vorjahres auf diese Insel gelangt sein muß. Diese auf allen alten Ostfriesischen Inseln bodenständige Art kann neue Habitats in kurzer Zeit besiedeln (vgl. HAESLER 1982a).

6 Migrations- und Dispersionsneigung

Eine große Zahl solitärer Arten wurde während der dreijährigen Untersuchungen auf jeder Insel nur einmal nachgewiesen. Auf Memmert betraf dies 7 Grabwespen- und 11 Bienen-Arten, auf Mellum 4 Grabwespen- und 17 Bienen-Arten. Während die Grabwespen häufiger durch ein ♀ repräsentiert waren (in 11 von 15 Fällen), waren die solitären Bienen häufiger durch ein ♂ vertreten (in 17 von 29 Fällen).

Nur in einzelnen Fällen (so bei den Frühjahrsarten *Andrena haemorrhoea* und *Osmia rufa*) kam es zu einem starken Auftreten offensichtlich verdrifteter ♂♂. So befanden sich von den 1986 auf Mellum mit FS erfaßten 113 *A. haemorrhoea*-♂♂ 73 % in einer

einzigsten FS-Kombination im Ostteil des Norddünenkomplexes (FS 17: N = 71 ♂♂). Auf Memmert war diese Art dagegen nur 1985 auffallend stark vertreten. Die ♂♂ von *Osmia rufa* traten auf Mellum ebenfalls nur 1986 in größerer Zahl auf, auf Memmert dagegen nur 1985 (vgl. Tab. 1). - Inwieweit das Auftreten der ♀♀ u. a. von *Andrena lapponica*, *A. vaga* sowie *A. fulva* auf Verdriftung zurückzuführen ist, bleibt dahingestellt. Diese Arten wurden nur vereinzelt und auch nicht in jedem Jahr festgestellt.

Verdriftung bzw. Dispersion solitärer Arten ist nicht nur im Frühjahr zu registrieren. So flogen auf Mellum am 10.8.1986 die ♂♂ von *Lasioglossum sexstrigatum*, einer dort zuvor nicht festgestellten, wenigstens bivoltinen Art, im Norddünenbereich in großer Zahl (> 100 Tiere beobachtet) im Windschatten des Blauen Helms. Daß die ♂♂ dieser Art dennoch nicht in den FS vertreten waren, überrascht nicht (u. a. HAESLER 1972). - Als einzige Art der solitären aculeaten Hymenopteren wurde *L. sexstrigatum* auch auf dem Feuerschiff Elbe I (30 km NW Cuxhaven) nachgewiesen. Außerdem wurde *L. sexstrigatum* neben *A. haemorrhoea* auf dem Feuerschiff Fehmarn Belt (10 km N Fehmarn) festgestellt (HAESLER 1974).

Die ebenfalls bivoltine Sandbiene *Andrena flavipes* war im Herbst 1984 auf Mellum plötzlich in größerer Zahl vertreten (> 10 ♀♀, Barkemeyer mdl.), wurde aber in den folgenden Jahren dort nicht wieder festgestellt.

Für weitere, auf Mellum oder Memmert bodenständige Arten war kein kurzfristig verstärktes Auftreten zu registrieren.

Daß nicht nur solitäre Arten, sondern auch die ♀♀ der sozialen Arten verdriftet werden, zeigte das Auftreten einzelner ♀♀ von Faltenwespen, Hummeln und Honigbienen. Wie selten dies aber der Fall war, ist aus den wenigen nachgewiesenen ♀♀ zu ersehen. So ließen sich z. B. auf Mellum von 2 Faltenwespen (*Paravespula vulgaris*, *P. rufa*) und 2 Hummeln (*Bombus lapidarius*, *B. pascuorum*) jeweils nur eine ♀ und von *B. lucorum* 2 ♀♀ feststellen. Auf Memmert wurden noch weniger zugeflogene ♀♀ registriert (je eine ♀ von *Dolichovespula sylvestris* und *Bombus pascuorum* sowie 2 ♀♀ von *Paravespula vulgaris*).

Die im späten Frühjahr zahlreich auftretenden Hummel-♀♀ belegen die starke Tendenz zur Ausbreitung nach der Überwinterung (vgl. HAESLER 1974). Besonders die von Ende Mai bis Mitte Juli zahlreich auf Mellum einfliegenden Hummel-♀♀ waren zu über 90 % durch den Nematoden *Sphaerularia bombi* DUFOUR befallen. Dieser Befall führt durch eine Degeneration der Gonaden zu einer Verhaltensänderung der Hummeln, so daß diese keine Nester versorgen können (POINAR/VAN DER LAAN 1972, MADEL 1973). Hierauf allein kann aber der zu dieser Jahreszeit starke Einflug nicht zurückgeführt werden, da die ♀♀ der sozialen Arten vor der Überwinterung ebenfalls zu einem starken Ortswechsel neigen (vgl. HAESLER 1974). Bei diesen ♀♀ handelt es sich aber um Tiere, deren Verhalten nicht durch einen *Sphaerularia*-Befall verändert ist.

Der Nachweis von ♂♂ und ♀♀ verschiedener auf diesen Inseln nicht bodenständiger Ameisen bestätigt frühere Angaben, wonach besonders *Lasius*- und *Formica*-Arten weite Strecken über dem Meer zurücklegen können (HAESLER 1982a). Auffallend ist der Nachweis von *Camponotus ligniperda*, *Formica rufa* und *F. sanguinea*.

7 Häufigkeit und räumliche Verteilung

7.1 Häufigkeit

Obwohl die auf Memmert und Mellum ermittelten Individuenzahlen der einzelnen Arten (Tab. 1) durch unterschiedliche Erfassungsmethoden zustandekamen, ermöglichen diese Daten eine grobe Einschätzung der Häufigkeit der sozialen und solitären aculeaten Hymenopteren. - In den auf Memmert aufgestellten Bodenfallen wurden durch-

schnittlich 5,0 Ameisen je BF und Tag gefangen. Auf Mellum waren es dagegen nur 2,1 Tiere. - Auch in den Farbschalen wurden auf Memmert mit 0,26 Individuen je FS und Tag deutlich mehr Individuen als auf Mellum erfaßt, wo die FS über ein wesentlich größeres Areal verteilt waren und insofern auch ein stärkerer Einflug zu erwarten gewesen wäre. Auf Mellum betrug der Wert 0,15 Individuen je FS und Tag (Tab. 4).

Tab. 4: Von 1984-86 auf Memmert und Mellum durch Farbschalen (F), Bodenfallen (B) und Netzfänge (N) erfaßte aculeate Hymenopteren (I = Individuen, S = Arten, T = Tag). - Table 4: Aculeate hymenopterans caught on Memmert and Mellum from 1984 to 1986 by means of coloured dishes (F), pitfall traps (B) and nets (N) (I = individuals, S = species, T = day).

	M E M M E R T						M E L L U M					
	1 9 8 4		1 9 8 5		1 9 8 6		1 9 8 4		1 9 8 5		1 9 8 6	
	(B)	(F) (N)	B	F N	-	F (N)	B	F N	B	F N	B	F (N)
I	3 6 6 6 6						2 4 5 8 7					
S	9 4						1 1 0					
	FORMICIDAE		ÜBRIGE HYM.		ACULEATA		FORMICIDAE		ÜBRIGE HYM.		ACULEATA	
I	34961		1 7 0 5				23246		1 3 4 1			
I/T	5,0 / B		0,26 / F				2,1 / B		0,15 / F			
S	1 1		8 3				1 5		9 5			

Soziale Arten

Läßt man die ♀♀ unberücksichtigt, so liegen für 5 der auf Memmert nachgewiesenen 22 sozialen Arten (und Kuckucksarten) jeweils maximal zwei Individuen vor. Auf Mellum betrifft dies 6 der dort festgestellten 32 Arten. Auf beiden Inseln ist damit der Anteil an Arten mit weniger als 3 Individuen gering.

Unter den A m e i s e n waren auf beiden Inseln die im Boden nistenden Arten (u. a. *Myrmica rubra*, *Lasius niger*, *Myrmica scabrinodis* und *Tetramorium caespitum*) am häufigsten. - Von den vorzugsweise im Holz nistenden Arten waren *Lasius fuliginosus* und *Leptothorax acervorum* auf Memmert regelmäßig nachzuweisen. Auf Mellum ließen sich dagegen nur von *L. acervorum* ♀♀ feststellen. - Nur geringe Abundanzwerte wurden auf Memmert für *Myrmica ruginodis*, *M. sabuleti* und *M. speciosides* ermittelt; auf Mellum betraf dies *Myrmica lobicornis*, für die überhaupt nur 2 ♀♀ vorliegen, und *Myrmica sabuleti*.

Soziale F a l t e n w e s p e n traten auf beiden Inseln zwar wiederholt auf, doch handelte es sich von 3 ♀♀ auf Memmert und 2 ♀♀ auf Mellum abgesehen ausschließlich um ♀♀ und ♂♂, wobei die ♂♂ mit 28 gegenüber 11 ♀♀ überwogen. Die ♀♀ wurden auf diesen Inseln verstärkt sowohl vor als auch nach der Überwinterung festgestellt. Zur Anlage von Nestern ist es auf keiner Insel gekommen.

Von den 16 H u m m e l - und K u c k u c k s h u m m e l - Arten liegen zwar für 8 Arten auch ♀♀ vor; von diesen sammelten aber auf jeder Insel nur 2 Arten Pollen. Die ♀♀ dieser Arten (*Bombus equestris*, *B. lucorum*, *B. muscorum*) waren auf wenigstens einer Insel häufig.

Solitäre Arten

Zu den häufigsten solitären Arten gehörten auf beiden Inseln auch solche, die nicht im Boden nisten (Abb. 5). Zu diesen zählten auf Memmert die Grabwespe *Trypoxylon attenuatum* und die Maskenbiene *Hylaeus brevicornis*, auf Mellum die Grabwespe *Pemphredon lethifer*.

Unter den im Boden nistenden Arten erreichten auf Memmert neben den Wegwespen *Arachnospila anceps* und *Episyrus rufipes* die Grabwespen *Crossocerus imitans*, *C. wesmaeli* sowie *Diodontus minutus* hohe Abundanzwerte. Auf Mellum waren *C. imitans*, *Arachnospila anceps* sowie *Andrena haemorrhoea* die häufigsten Arten, wobei es sich aber bei *A. haemorrhoea* zum größten Teil um zugeflogene ♂♂ handelte (vgl. Kap. 6). - Kuckucksarten traten von der Wegwespe *Evagetes pectinipes* auf Memmert abgesehen kaum in Erscheinung.

Da auf Mellum in den einzelnen Landschaftselementen eine unterschiedliche Anzahl an FS und BF stand und die Intensität der Sicht- bzw. Streiffänge nicht gleich war, werden hier im wesentlichen die Primär- und Sekundärbereiche (eingedeichte Fläche mit unmittelbar anschließender Umgebung) miteinander verglichen. In diesen beiden Bereichen war der Erfassungsgrad weitgehend identisch.

Im eingedeichten Bereich und dessen unmittelbarer Umgebung wurden 98 der auf Mellum nachgewiesenen 110 Arten festgestellt; 61 Arten wurden ausschließlich in diesem Bereich, 37 Arten sowohl in primären als auch sekundären Bereichen nachgewiesen (Tab. 5). - Unter den 86 innerhalb des Ringdeiches festgestellten Arten befanden sich

Tab. 5: Präsenz und Häufigkeit der auf Mellum in unterschiedlichen Bereichen vertretenen aculeaten Hymenopteren. - Table 5: Occurrence and abundance of aculeate hymenopterans in different areas on Mellum.

ANZAHL DER INDIVIDUEN: ♀♀/♂♂ der solitären Arten ♀♀ der sozialen Arten - = 1 ● = 11 - 25 + = 2 - 3 ■ = > 25 o = 4 - 10 ♀♀/♂♂ der sozialen Arten · = 1 .. = 4 - 10 : = 2 - 3 :: = > 10	STRANDÜNEN IM S ALTE WESTDÜNE NORDÜNENBEREICH OBERE SALZWIESE (N) OBERE SALZWIESE (S) RINGDEICH-UMGEBUNG RINGDEICHBEREICH	E, H = im bzw. nicht im Boden nistende Arten e*, h* = Kuckucksarten bei E bzw. H I = indigene Art i = fraglich indigene Art N = im Nordteil der Insel S = im Südteil der Insel	STRANDÜNEN IM S ALTE WESTDÜNE NORDÜNENBEREICH OBERE SALZWIESE (N) OBERE SALZWIESE (S) RINGDEICH-UMGEBUNG RINGDEICHBEREICH
CHRYSIDIDAE h* <i>Chrysis cyanea</i> I h* <i>Chrysis ignita</i>			
EUMENIDAE I H <i>Ancistrocerus gazella</i> H <i>Ancistrocerus oviventris</i> H <i>Ancistrocerus parietinus</i> I H <i>Ancistrocerus parietum</i> I H <i>Ancistrocerus scoticus</i> I H <i>Ancistrocerus trifasciatus</i>			
POMPILIDAE E <i>Anoplius nigerrimus</i> I E <i>Arachnospila anceps</i> I E <i>Episyron rufipes</i> I E <i>Pompilus cinereus</i>			
SPHECIDAE I E <i>Crabro peltarius</i> E <i>Crabro scutellatus</i> I H <i>Crossocerus distinguendus</i> I H <i>Crossocerus elongatulus</i> I E <i>Crossocerus imitans</i> i E <i>Crossocerus palmipes</i> I E <i>Crossocerus wesmaeli</i> H <i>Ectemnius continuus</i> E <i>Gorytes quadrifasciatus</i> E <i>Mellinus arvensis</i> i E <i>Mellinus crabroneus</i> E <i>Mimumesa unicolor</i> e* <i>Nysson spinosus</i> I E <i>Oxybelus mandibularis</i> I E <i>Oxybelus uniglumis</i> I H <i>Passaloecus clypealis</i> I H <i>Pemphredon inornatus</i> I H <i>Pemphredon lethifer</i> I H <i>Rhopalum clavipes</i> I H <i>Spilomena troglodytes</i> H <i>Trypoxylon medium</i>			
APOIDEA I E <i>Andrena angustior</i> E <i>Andrena barbilabris</i> E <i>Andrena carbonaria</i> E <i>Andrena chrysosecelus</i> E <i>Andrena cineraria</i> E <i>Andrena clarkella</i> E <i>Andrena flavipes</i> E <i>Andrena fucata</i> E <i>Andrena fulva</i> i E <i>Andrena haemorrhhoa</i> i E <i>Andrena jacobi</i> E <i>Andrena lapponica</i> E <i>Andrena nigroaenea</i> E <i>Andrena nitida</i> E <i>Andrena tibialis</i> E <i>Andrena vaga</i> E <i>Andrena varians</i> H <i>Anthophora furcata</i> e* <i>Nomada bifida</i> e* <i>Nomada fabriciana</i> e* <i>Nomada flava</i>			
FORMICIDAE H <i>Camponotus ligniperda</i> E <i>Formica rufa</i> E <i>Formica sanguinea</i> I E <i>Lasius flavus</i> H <i>Lasius fuliginosus</i> E <i>Lasius mixtus</i> I E <i>Lasius niger</i> H <i>Lasius umbratus</i> I H <i>Leptothorax acervorum</i> i E <i>Myrmica lobicornis</i> I E <i>Myrmica rubra</i> E <i>Myrmica ruginodis</i> I E <i>Myrmica sabuleti</i> I E <i>Myrmica scabrinodis</i> I E <i>Tetramorium caespitum</i>			
VESPIDAE H <i>Dolichovespula media</i> H <i>Dolichovespula norvegica</i> H <i>Dolichovespula saxonica</i> H <i>Dolichovespula sylvestris</i> E <i>Paravespula germanica</i> E <i>Paravespula rufa</i> E <i>Paravespula vulgaris</i>			
APIDAE I H <i>Bombus equestris</i> EH <i>Bombus jonellus</i> E <i>Bombus lapidarius</i> E <i>Bombus lucorum</i> I H <i>Bombus muscorum</i> H <i>Bombus pascuorum</i> H <i>Bombus pratorum</i> E <i>Bombus terrestris</i> e* <i>Psithyrus bohemicus</i> eh* <i>Psithyrus sylvestris</i>			



Abb. 7: Die solitäre Faltenwespe *Ancistrocerus scoticus* (♀) beim Nektarraub an einer Blüte von *Linaria vulgaris*. - Fig. 7: The eumenid wasp *Ancistrocerus scoticus* (♀) robbing nectar from a flower of *Linaria vulgaris*.

39 auf Mellum indigene Arten. Damit waren - von 3 Arten abgesehen - alle bodenständigen Arten auch oder nur in diesem Bereich vertreten. Daß im Südteil der Insel besonders viele zugeflogene oder verdriftete Arten neben den dort bodenständigen erfaßt wurden, ist außer auf die Habitatvielfalt auch auf die Ringdeich-Silhouette und die hier zu bestimmten Jahreszeiten sehr auffälligen Blütenaspekte (u. a. Obstbaum-, *Anthriscus sylvestris*-, *Pastinaca sativa*-, *Linaria vulgaris*- bzw. *Vicia cracca*-Blüte) zurückzuführen (Abb. 7).

Ausschließlich außerhalb der eingedeichten Fläche wurden 17 Arten nachgewiesen (Südstrand: 2, Norddüne: 5, nördlicher Vordeichbereich: 7, Salzwiesen hinter der Norddüne: 1, Salzwiesen nordöstlich des Ringdeiches: 1, Westdüne: 1). Von diesen können auf Mellum nur *Pompilus cinereus*, *Crossocerus imitans* und *Oxybelus mandibularis* als indigen gelten.

60 Arten waren in nur jeweils einem der in Tabelle 5 unterschiedenen Teilbereiche der Insel nachzuweisen. Unter den in wenigstens 3 Bereichen vertretenen 20 Arten befanden sich 17 (11 solitäre und 6 soziale) indigene Arten.

Soziale Arten

Von den auf Mellum bodenständigen A m e i s e n besiedeln *Lasius niger*, *Myrmica rubra*, *M. scabrinodis* und *Tetramorium caespitum* sowohl die Norddüne als auch den eingedeichten Bereich. *Leptothorax acervorum*, *Myrmica lobicornis* und *M. sabuleti* traten wie auch *Lasius flavus* nur im Südteil der Insel auf, wobei für *M. lobicornis* lediglich ♀♀ aus dem Bereich nordöstlich des Ringdeiches (BF 17) vorliegen. Hier war auch *Myrmica sabuleti* regelmäßig vertreten. Die ♀♀ von *L. acervorum* ließen sich ausschließlich in einer von *Anthriscus sylvestris* dominierten Fläche im westlichen Vordeichbereich nachweisen. - Die ♂♂ und ♀♀ folgender auf Mellum nicht bodenständiger Ameisen *Camponotus ligniperda*, *Lasius fuliginosus* und *Lasius umbratus* wurden vorwiegend im Bereich der Westdüne und im westlichen Vordeichbereich erfaßt.

Von den auf Mellum insgesamt festgestellten 17 Faltenwespen- und Hummelarten (bzw. Kuckuckshummeln) ließen sich 15 im Bereich des Ringdeiches und der unmittelbaren Umgebung nachweisen. 11 Arten wurden auch außerhalb dieser Fläche festgestellt. Häufig waren nur die auf Mellum bodenständigen Hummelarten *Bom-*

bus equestris und *Bombus muscorum*: Während die ♀♀ von *B. muscorum* in weiten Bereichen der Insel auftraten, konzentrierten sich die ♀♀ von *B. equestris* auf den Ringdeichbereich und dessen unmittelbare Umgebung.

Von den im Bereich der Norddüne nachgewiesenen 5 Arten (*Dolichovespula sylvestris*, *Bombus muscorum*, *B. terrestris*, *Psithyrus bohemicus* und *P. sylvestris*) war nur *B. muscorum* auf Mellum indigen.

Solitäre Arten

Allein 68 der auf Mellum festgestellten 78 solitären Arten (und Kuckucksarten) ließen sich im Ringdeichbereich und der unmittelbaren Umgebung nachweisen, wo sich auch die Habitate der meisten indigenen Arten befinden. In den Hohlräumen der Mauern gesprengter Bunker und ehemaliger militärischer Anlagen (Abb. 8) finden hier einzelne in urbanen Bereichen als charakteristische Hauswandbewohner auftretende *Ancistrocerus*-Arten sowie *Crossocerus elongatulus*, *C. distinguendus* und *Hylaeus hyalinatus* geeignete Nistmöglichkeiten.



Abb. 8: Reste militärischer Anlagen als Mikrohabitate für Mauern und Steilwände besiedelnde Wespen und Bienen. - Fig. 8: Remains of military installations serving wasps and bees nesting in walls and sandy slopes as microhabitats.

Außerhalb des Ringdeiches und der angrenzenden Vordeichfläche wurden 30 Arten festgestellt, von denen nur 9 Arten nicht im Ringdeichbereich auftraten. Im Norddünenbereich nisteten folgende 11 Arten: *Episyrus rufipes*, *Pompilus cinereus*, *Crabro peltarius*, *Crossocerus imitans*, *C. wesmaeli*, *Oxybelus mandibularis*, *O. uniglumis*, *Pemphredon inornatus*, *P. lethifer*, *Colletes halophilus* und *Lasioglossum tarsatum*. - Die Wegwespe *Arachnospila anceps*, die nicht im Norddünenkomplex nachzuweisen war, nistete in größerer Zahl im Bereich der ehemaligen Westdüne und vereinzelt am Südstrand.

Von den nicht im Boden nistenden indigenen Arten dürfte außer *Pemphredon inornatus* und *P. lethifer* lediglich *Passaloecus clypealis* auch außerhalb der eingedeichten und der angrenzenden Vordeichflächen nisten. *P. clypealis* findet u. a. in den ausgedehnten Schilfflächen hinter der ehemaligen Westdüne geeignete Nistmöglichkeiten.

Auf Mellum konzentrieren sich die Nistplätze der meisten aculeaten Hymenopteren auf die weitgehend vor Hochwasser geschützten Gebiete im Bereich der Grauen

Dünen im nördlichen Teil der Insel. Hier handelt es sich um ein sehr heterogenes Gebiet, das durch die Verzahnung unterschiedlichster Landschaftselemente gekennzeichnet ist. Auf engstem Raum (etwa 4 ha) finden sich hier neben xerothermen Standorten feuchtschattige Bereiche in den Weiden- und Schilfbeständen am Ost- und Nordufer des dortigen Teiches und in zwei kleineren angepflanzten Erlenbeständen.

Außerhalb dieses Gebietes wurden an aculeaten Hymenopteren nur im Bereich der Abbruchkante der von Norden nach Süden verlaufenden Westdüne und im Bereich der Haaks- und Bilddünen im Norden und Nordosten *Episyron rufipes*, *Pompilus cinereus*, *Crossocerus imitans*, *C. wesmaeli*, *Oxybelus uniglumis*, *O. quatuordecimnotatus*, *Pemphredon lethifer* sowie *Podalonia affinis* festgestellt. In den feuchten Übergangsbereichen zu den ausgedehnten Schilfflächen südlich des Dünenzentrums erreichten *Passaloecus clypealis* und *Trypoxylon attenuatum* hohe Abundanzwerte.

8 Vergleich der auf Memmert und Mellum von 1984-86 erfaßten aculeaten Hymenopteren

Von den auf Memmert und Mellum insgesamt nachgewiesenen 147 aculeaten Hymenopteren ließen sich 57 Arten (39 %) auf beiden Inseln feststellen (Tab. 6). Bei den sozialen Arten lag der Anteil mit fast 64 % doppelt so hoch wie bei den solitären Arten. Allerdings ist zu berücksichtigen, daß bei sozialen Arten verdriftete ♀♀ zu einer erhöhten Nachweisrate führen. - Die niedrige Zahl der nur auf Memmert festgestellten sozialen Arten ist auf die dort geringere Sichtfangintensität zurückzuführen (s. Kap. 3). Bei ähnlich hoher Präsenz wie auf Mellum wären auf dieser Insel sicher weitere soziale Arten nachzuweisen gewesen, wodurch auch der Anteil der auf Memmert und Mellum gemeinsamen Arten höher ausgefallen wäre. Bei diesen Arten hätte es sich aber nicht um weitere indigene, sondern um zugeflogene oder verdriftete Arten gehandelt.

Tab. 6: Nachweis der im Zeitraum 1984-86 auf Memmert und/oder Mellum festgestellten aculeaten Hymenopteren-Arten. - Table 6: Species of Hymenoptera aculeata found on Memmert and/or Mellum from 1984 to 1986.

	NUR AUF MEMMERT	AUF MEMMERT UND MELLUM	NUR AUF MELLUM	S
Soziale Arten				
FORMICIDAE	1	10	5	16
VESPIDAE	—	3	4	7
APIDAE	—	8	2	10
	1 (3,0 %)	21 (63,6 %)	11 (33,3 %)	33
Solitäre Arten				
CHRYSIDIDAE	2	—	2	4
EUMENIDAE	1	1	5	7
POMPILIDAE	5	3	1	9
SPHECIDAE	17	16	5	38
APIDAE	11	16	29	56
	36 (31,6 %)	36 (31,6 %)	42 (36,8 %)	114
	37 (25,2 %)	57 (38,8 %)	53 (36,0 %)	147

Von den auf Memmert bzw. Mellum indigenen Arten sind 25 auf beiden Inseln bodenständig. Bei den 7 (50 %) sozialen Arten (Abb. 9) handelt es sich um eine Hummelart (*Bombus muscorum*) und 6 Ameisenarten. - Von den 59 solitären Arten und deren Kuckucksarten sind nur 18 Arten (30,5 %) auf beiden Inseln indigen. Von diesen nisten 10 Arten im Boden und 8 nicht im Boden.

Von den nur auf Memmert festgestellten Arten nisten 18 im Boden und 9 nicht im Boden. Damit sind die im Boden nistenden Arten auf Memmert wesentlich stärker als auf Mellum vertreten, wo den nur hier festgestellten 9 im Boden nistenden Arten 7 nicht im Boden nistende gegenüberstehen. Auf Mellum handelt es sich allerdings zu einem

großen Teil um synanthrope Arten, die in den Hohlräumen der Mauerreste ehemaliger militärischer Anlagen geeignete Nistmöglichkeiten finden.

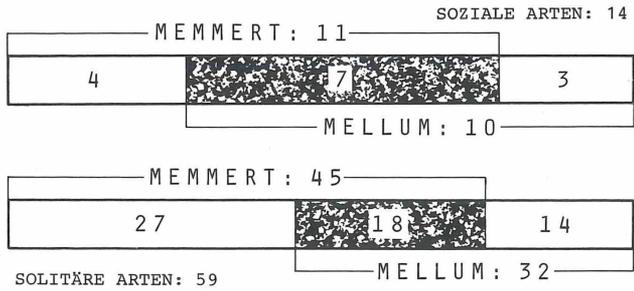


Abb. 9: Übereinstimmung der auf Memmert und Mellum indigenen aculeaten Hymenopteren (Untersuchungszeitraum: 1984-86). - Fig. 9: Aculeate hymenopterans, indigenous, common to the North Sea islands Memmert and Mellum (investigation period: 1984-1986).

9 Zusammensetzung der aculeaten Hymenopteren der jungen und alten Düneninseln sowie des Norddeutschen Flachlandes

9.1 Allgemeiner Vergleich nach Präsenz der Arten

Mit 73 auf den Inseln Memmert und/oder Mellum indigenen Ameisen-, Wespen- und Bienen-Arten besiedeln zur Zeit etwa 10,5 % der im Norddeutschen Flachland bzw. 24,1 % der auf den alten Ostfriesischen Inseln vertretenen aculeaten Hymenopteren wenigstens eine dieser beiden Inseln.

Die als bodenständig anzusehenden 14 sozialen Arten entsprechen etwa 16 % der für das Norddeutsche Flachland bekannten bzw. 30 % der für die Ostfriesischen Inseln vorliegenden Arten. - Die solitären Arten und die bei ihnen lebenden aculeaten Hymenopteren sind deutlich geringer als die sozialen Arten vertreten. So handelt es sich bei den 59 bodenständigen Arten um nur 9,7 % der in Norddeutschland vertretenen bzw. 22,9 % der auf den alten Ostfriesischen Inseln bodenständigen solitären Arten (Abb. 10). Auf beiden Inseln sind zur Zeit nur 18 (2,9 %) der in Norddeutschland vorkommenden Arten bodenständig.

Ein Vergleich nach systematischen Gruppen zeigt, daß auf Memmert nur die Eumeniden deutlich geringer repräsentiert sind als auf Mellum. Die übrigen Gruppen sind entweder mit gleichen Anteilen vertreten oder, wie im Fall der Chrysididen, Pompiliden und Spheciden, deutlich stärker auf Memmert (Tab. 7). - Der jeweils größte Koloni-

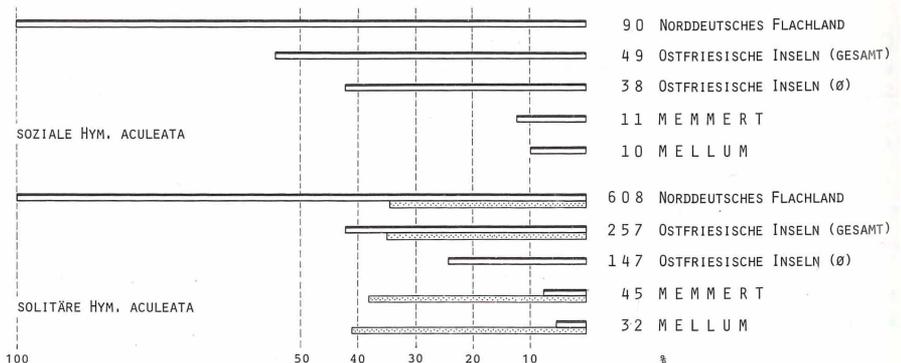


Abb. 10: Absolute und relative Präsenz aculeater Hymenopteren im Norddeutschen Flachland, auf den alten Ostfriesischen Inseln sowie auf Memmert und Mellum (::: = %-Anteil nicht im Boden nistender Arten). - Fig. 10: Absolute and relative occurrence of aculeate hymenopterans in the North German plain, on the old East Frisian islands as well as on Memmert and Mellum (::: = percentage of species not nesting in the ground).

Tab. 7: Vergleich der auf Memmert und Mellum bodenständigen aculeaten Hymenopteren mit den für alle Ostfriesischen Inseln nachgewiesenen Artenzahlen aculeater Hymenopteren. - Table 7: Comparison of indigenous aculeate hymenopterans found on Memmert and Mellum with numbers of aculeate hymenopteran species found on the old East Frisian islands.

	OSTFR. INSELN	MEMMERT	MELLUM
Solitäre Gruppen			
SCOLIOIDEA	4	—	—
CHRYSIDIDAE	14	2 14,3 %	1 7,1 %
EUMENIDAE	12	1 8,3 %	4 33,3 %
POMPIDAE	25	7 28,0 %	3 12,0 %
SPHECIDAE	93	24 1* 25,8 %	14 15,1 %
APIDAE	109	10 9,2 %	9 1* 8,3 %
Soziale Arten			
FORMICIDAE	22	9 40,9 %	8 36,4 %
VESPIDAE	7	—	—
APIDAE	20	2 10,0 %	2 10,0 %

* = Auf Memmert bzw. Mellum indigene Art, die noch nicht auf den alten Ostfriesischen Inseln nachgewiesen wurde.

sationserfolg ist für die Ameisen zu verzeichnen. Soziale Apiden (Hummeln) sind dagegen auf beiden Inseln mit derzeit nur jeweils 2 bodenständigen Arten schwach repräsentiert. - Wie der Nachweis u. a. auch Pollen sammelnder ♀♀ in zurückliegenden Jahren dokumentiert (DRESCHER 1974, HAESELER 1978), können gelegentlich auch andere Arten auf diesen Inseln nisten.

Obwohl zu bestimmten Zeiten auch soziale Faltenwespen auf Memmert und Mellum auftreten, hat sich dort bis heute keine Art angesiedelt.

Bei einer Differenzierung nach ökologischen Gruppen sind von den solitären aculeaten Hymenopteren die nicht im Boden nistenden Arten auf Memmert und Mellum unerwartet stark vertreten. Ihr Anteil liegt hier sogar etwas höher als auf den alten Ostfriesischen Inseln (Abb. 10).

9.2 Zusammensetzung der aculeaten Hymenopteren entsprechend ihrem Vorkommen auf den alten Ostfriesischen Inseln

Für die alten Ostfriesischen Inseln sind 49 soziale und 257 solitäre aculeate Hymenopteren bekannt bzw. zu über 95 % seit 1974 durch eigene Untersuchungen nachgewiesen worden. Von allen 7 alten Inseln liegen zur Zeit 62 solitäre (24,1 %) und 24 (49 %) soziale Arten vor, die sich auf diesen Inseln offensichtlich gut behaupten.

Die Zusammensetzung der auf Memmert und Mellum indigenen solitären Arten zeigt, daß die Besiedlung dieser jungen Inseln in besonderem Maß durch solche Arten erfolgte, deren Stetigkeit auf den alten Ostfriesischen Inseln am größten ist und die dort in den meisten Fällen auch am häufigsten sind (Abb. 11). So liegt der Anteil gerade dieser Arten auf Memmert und Mellum mit annähernd 65 % deutlich höher als auf den alten Ostfriesischen Inseln, wo nur durchschnittlich 43,2 % ($s = \pm 7,4$ %) auf diese Stetigkeitsgruppe entfallen.

Auf den jungen Inseln sind aber nicht nur Arten bodenständig, die auf den alten Ostfriesischen Inseln häufiger vertreten sind. So findet sich auf Memmert mit *Spilomena beata* und auf Mellum mit *Andrena angustior* jeweils eine Art, die von keiner alten Ostfriesischen Insel vorliegt.

9.3 Präsenz nach ökologischen Gruppen (Habitatbindung)

Da die Zusammensetzung der auf Memmert und Mellum indigenen solitären Arten im wesentlichen durch die auf den alten Ostfriesischen Inseln am häufigsten

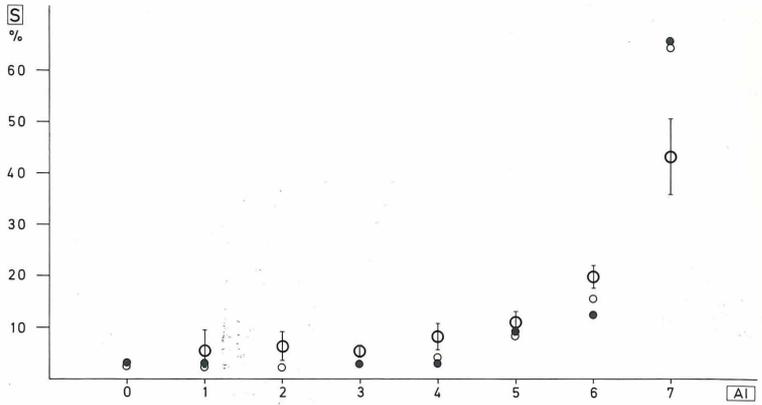


Abb. 11: Zusammensetzung der auf Memmert (●) und Mellum (○) sowie den alten Ostfriesischen Inseln (○) nachgewiesenen solitären aculeaten Hymenopteren entsprechend ihrer Präsenz auf den alten Ostfr. Inseln (AI = Anzahl alter Ostfr. Inseln, S = Artenanteil in %). – Fig. 11: Composition of solitary aculeate hymenopterans found on Memmert (●) and Mellum (○) as well as on the old East Frisian islands (○) according to their occurrence on the old Frisian islands (AI = number of old East Frisian islands, S = percentage of species)

vertretenen Arten bestimmt ist, stellt sich die Frage nach der Habitatbindung dieser Arten. Zur Beantwortung dieser Frage wurden die überwiegend aufgrund eigener Untersuchungen seit 1974 für wenigstens 5 alte Ostfriesische Inseln nachgewiesenen 119 Arten unterschiedlichen Landschaftselementen zugeordnet. Hierbei wurden folgende für Küstendünen und angrenzende Lebensräume vorliegende Untersuchungen berücksichtigt: Nordseebereich: ALFKEN (1924, 1930); FAESTER (1965), LEFEBER (1983a,b,c); HAESLER (1978, 1981, 1982, 1985, 1987); HOOP (1967); KRÜSS/LANGE (1985); LOMHOLDT (1987a,b); NELSON (1975); RICHARDS (1979); Ostseebereich: BAER (1903); BANASZAK (1982); DIX/WUSSOW (1973); HOOP (1970); JANZON/SVENSSON (1984); KLEFBECK (1951); LOMHOLDT (1972, 1975); OEHLKE (1968, 1972, 1979); OEHLKE/DYLEWSKA (1975).

Folgende 3 Gruppen wurden gebildet:

- (1) Arten der offenen Dünenbereiche (Primär-, Sekundär-, Tertiärdünen)
- (2) Arten der Dünengebüsche und Schilfbestände
- (3) Arten der Siedlungen (Ruderalflächen, Gärten und Parkanlagen).

Bei den Arten der dritten Gruppe handelt es sich um solche, die auf den Inseln im Siedlungsbereich gut oder häufiger als in den Primärbiotopen vertreten sind.

Nach dieser Aufteilung entfallen 49,6 % (= 59 Arten) der von wenigstens 5 alten Ostfriesischen Inseln vorliegenden Arten auf solche der offenen Dünen und 27 % (32 Arten) auf Arten der Dünengebüsche bzw. Schilfbestände. 23,5 % (28 Arten) haben ihren Schwerpunkt im Bereich der Siedlungen.

Nur 17 der für wenigstens 5 alte Ostfriesische Inseln nachgewiesenen 119 Arten sind zur Zeit sowohl auf Memmert als auch auf Mellum bodenständig. 35 Arten finden sich auf jeweils einer Insel, 24 nur auf Memmert und 11 Arten nur auf Mellum. - Da auf jeder Insel nur noch 4 weitere Arten als bodenständig gelten können, werden hier für Mellum 88 % und für Memmert sogar 91 % aller indigenen solitären Hymenoptera aculeata berücksichtigt.

Die auf Memmert bodenständigen Arten sind fast ausschließlich Bewohner offener Dünen und Dünengebüsche bzw. Schilfflächen. In diesen Bereichen sind zur Zeit 38,9 % bzw. 40,6 % der die alten Ostfriesischen Inseln bewohnenden Arten vertreten. Arten des „Siedlungsbereiches“ sind auf dieser Insel mit 17,9 % dagegen wesentlich geringer repräsentiert (Abb. 12). - Auf Mellum sind die Arten der offenen Dünen und Dünengebüsche bzw. Schilfflächen nur zu 15,3 % bzw. 18,9 % repräsentiert. Dagegen sind hier zur Zeit 46,4 % der Arten des Siedlungsbereiches (Eurytope, Synanthrope) bodenständig.

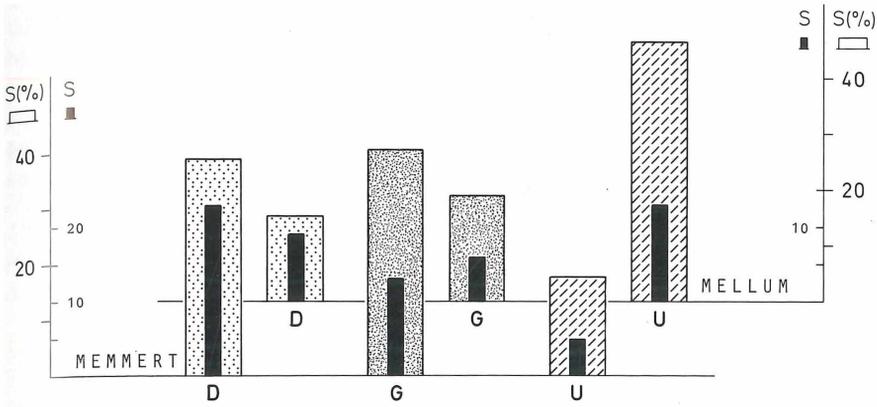


Abb. 12: Präsenz der für wenigstens 5 alte Ostfriesische Inseln vorliegenden solitären aculeaten Hymenopteren auf den Inseln Memmert und Mellum nach ökologischen Gruppen (Arten offener Dünen (D), der Dünengebüsche und Schilfbestände (G) bzw. Arten mit Schwerpunkt in sekundären Bereichen (Siedlungen) (U)). – Fig. 12: Occurrence of solitary aculeate hymenopterans found on at least 5 old East Frisian islands on Memmert and Mellum according to ecological groups (D = species of open dunes, G = species of dune bushes and reed areas, U = species mainly occurring in secondary areas (settlements)).

Obwohl auf Mellum die Voraussetzungen für eine Ansiedlung weiterer in Gebüschern bzw. Schilfbeständen nistender Arten bestehen, sind hier 7 Arten, die Memmert bereits besiedelt haben, nicht vertreten (Tab. 8). Besonders auffallend ist das Fehlen der u. a. im Schilf nistenden Grabwespe *Trypoxylon attenuatum*, die von allen Ostfriesischen Inseln vorliegt und auf Memmert zu den häufigsten Arten gehörte. - Ein großer Unterschied zeigt sich auch hinsichtlich der Arten der Dünenbereiche; so sind von den auf wenigstens 5 alten Ostfriesischen Inseln vertretenen solitären Arten 16 auf Memmert bodenständig, die Mellum noch nicht besiedelt haben. Auf Mellum sind dagegen zur Zeit nur 2 Arten bodenständig, die auf Memmert fehlen.

Bei den 67 auf den alten Ostfriesischen Inseln stetigen, aber weder auf Memmert noch auf Mellum bodenständigen Arten handelt es sich zur Hälfte um Bewohner offener (Grauer) Dünen. 19 Arten nisten vorzugsweise in den Birken-Erlen-Gebüschern und deren Randbereichen, 14 Arten sind auch im Siedlungsbereich vertreten, wo sie auf diesen Inseln z. T. hohe Abundanz erreichen.

Außer diesen Arten fehlen aber auch andere für Küstendünen charakteristische Arten, die zwar erst von weniger als 5 Ostfriesischen Inseln vorliegen, die aber aufgrund ihrer Habitatpräferenz für diese Bereiche zu erwarten sind und im Binnenland nicht oder z. T. nur in wenigen der noch existierenden Binnendünen vorkommen.

Tab. 8: Solitäre aculeate Hymenopteren-Arten, die zwar von wenigstens 5 alten Ostfr. Inseln vorliegen, aber auf Memmert und/oder Mellum von 1984-86 nicht bodenständig waren (D = Arten offener Dünen, G = Arten der Dünengebüsche bzw. Schilfbestände, U = Arten mit Schwerpunkt in sekundären Bereichen (Siedlungen)). – Table 8: Solitary aculeate hymenopterans known from at least five old East Frisian islands but not indigenous on Memmert and/or Mellum from 1984 to 1986 (D = species of open dunes, G = species of dune bushes and reed areas, U = species mainly occurring in secondary areas (settlements)).

	MEMMERT UND MELLUM						MEMMERT						MELLUM							
	D		G		U		D		G		U		D		G		U			
	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-		
SCOLIOIDEA	.	1	.	.	.	1	
CHRYSIDOIDEA	.	.	.	1	.	.	1	.	1	.	.	.	1	.	1	.	1	.	.	
VESPOIDEA	.	.	1	2	.	.	.	1	1	.	.	.	1	.	.	
POMPILOIDEA	3	4	.	1	.	.	3	.	1	.	.	.	3	.	1	
SPHECOIDEA	2	10	5	9	4	1	7	.	2	.	.	1	2	.	7	.	2	2	1	
APOIDEA	2	19	.	6	.	12	5	1	3	.	.	5	.	1	5	.	3	5	.	
(vorhanden) +	7		6		4		16		7		1		2		.		9		.	
(fehlend) -	34		19		14		2		.		9		16		7		1		.	

10 Artenumschlag auf Memmert und Mellum

10.1 Artenumschlag auf Memmert

Für 34 der im Zeitraum 1917/18 (1920) auf Memmert nachgewiesenen 72 Arten (vgl. Tab. 9) ist die Indigenität für die damalige Zeit nicht auszuschließen. Von den 24 solitären Arten ließen sich von 1984 bis 1986 10 nicht mehr zum bodenständigen Artenspektrum rechnen (Tab. 9). 51 aller von 1984-86 nachgewiesenen solitären Arten (N = 72) erwiesen sich als neu, von denen für 45 Arten die Indigenität nicht auszuschließen ist. Zu berücksichtigen ist, daß einzelne Arten auch schon früher auf Memmert bodenständig gewesen sein können, aber aufgrund der weniger intensiven Erfassungsmethoden (keine Farbschalen, keine Bodenfallen) nicht festgestellt wurden.

Während sich bis heute die Zahl der auf Memmert bodenständigen sozialen Arten gegenüber den Jahren 1917/18 nur unwesentlich verändert hat, ist bei den bodenständigen übrigen Arten - abgesehen von den Apiden - eine z. T. deutliche Zunahme zu verzeichnen, die besonders auffällig für die Spheciden ist (Tab. 9). Bis auf *Chrysis ignita*, *Ceropalis maculata* und *Tachysphex pompiliformis* wurden alle übrigen Arten dieser Gruppen von 1984 bis 1986 wiedergefunden. - Von den um 1917/18 bodenständigen 11 solitären Bienen-Arten sind dagegen heute nur noch 4 Arten auf Memmert bodenständig. U. a. wurden *Hylaeus pictipes* und die nur von LEEGE (1935) erwähnte *Osmia maritima* nicht mehr festgestellt, und Arten, die eigentlich zu erwarten wären und heute sogar auf Mellum nisten (wie z. B. *Colletes halophilus* und *Lasioglossum*-Arten), waren im Untersuchungszeitraum auf Memmert nicht bodenständig.

Die Besiedlung durch 6 solitäre Bienenarten war im Vergleich zur Besiedlung durch Grabwespen (18 neue Arten) gering. Die heute auf Memmert bodenständigen Apiden erreichen dort - von *Hylaeus brevicornis*, *H. confusus* sowie *Colletes marginatus* abgesehen - nur sehr geringe Populationsdichten.

Tab. 9: Änderung der Zusammensetzung der auf Memmert als indigen eingestuftten aculeaten Hymenopteren zwischen 1917/18 (1920) und 1984/86. - Table 9: Changes in the composition of aculeate hymenopterans considered indigenous on Memmert in 1917/18 (1920) as compared to 1984/86.

SOLITÄRE ARTEN*	1917/18 (1920)	1984-86 nicht neu festgestellt		1984-86
C H R Y S I D O I D E A	1	1	2	2
E U M E N I D A E	-	-	1	1
P O M P I L O I D E A	4	1	4	7
S P H E C O I D E A	8	1	18	25
A P O I D E A	11	7	6	10
SOZIALE ARTEN*				
F O R M I C I D A E	7	-	2	9
V E S P I D A E	-	-	-	-
A P I D A E	3	2	1	2
Σ	34	12	34	56
* = mit Kuckucksarten				

10.2 Artenumschlag auf Mellum

Für Mellum liegen aus dem Zeitraum vor 1970 nur wenige Angaben über aculeate Hymenopteren vor (ALFKEN 1930). Aufgrund des Entwicklungsstandes dieser Insel um 1925/26 ist aber davon auszugehen, daß damals wenigstens 6 aculeate Hymenopteren-Arten bodenständig waren. - Für den Zeitraum 1974-76 wurden 32 Arten als indigen angesehen (HAESLER 1978), von denen 1984-86 noch 28 Arten bestätigt wurden. Als neu wurden in diesem Zeitraum 14 Arten festgestellt, von denen die eine oder andere Art möglicherweise schon länger auf dieser Insel vertreten ist, aber erst aufgrund der jetzt vorgenommenen Ausweitung und Intensivierung der Erfassungsmethoden nachzuweisen war. Dies könnte z. B. für *Myrmica sabuleti* und *M. lobicornis* zutreffen, die ausschließlich mit Bodenfallen erfaßt wurden.

Mit *Anoplius infuscatus*, *Podalonia affinis*, *Megachile maritima* sowie *Dasygaster hirtipes* ließen sich 4 auffällige Arten nicht mehr bestätigen, die im Zeitraum vor 1978 z. T. häufig waren. So erreichte die Grabwespe *P. affinis* von 1975-78 im Bereich der Stranddünen hohe Populationsdichten. Noch am 18.9.1976 wurde auf einer Länge von 200 m Strandlinie durchschnittlich alle 2 m 1 ♀ beobachtet. Hier befanden sich außerdem auch die Nester der 1976/78 nicht seltenen Wegwespe *Anoplius infuscatus* (vgl. HAESLER 1978: 63). Diese auffälligen Arten müssen zwischen 1979 und 1984 auf Mellum ausgestorben sein.

Megachile maritima und *Dasygaster hirtipes* wurden erstmals 1977 bzw. 1978 auf Mellum festgestellt. Wegen des Sammelns von Pollen bzw. der Häufigkeit war davon auszugehen, daß diese im Boden nistenden und auf den benachbarten Inseln weit verbreiteten Arten als neue Bürger dieser Insel gelten konnten (HAESLER 1982a: 58). Es wurde aber darauf hingewiesen, daß spätere Untersuchungen zeigen werden, ob sich diese Arten im Rahmen des weiteren Kolonisationsgeschehens behaupten können. Dabei werde von entscheidender Bedeutung sein, ob diese Arten jeweils eine den Bestand sichernde Populationsgröße erreichen (HAESLER 1982a: 61). Dazu ist es aber offensichtlich (auch) aufgrund der ungünstigen Witterung der nachfolgenden Jahre nicht gekommen.

10.3 Bilanzierung des Artenumschlages

Bei der Bilanzierung des Kolonisationserfolges bzw. des Artenumschlages auf den hier untersuchten Inseln ist zu berücksichtigen, daß nur für jene Arten die Indigenität ausgeschlossen wurde, für die dies eindeutig war. Dieses Vorgehen erlaubt somit die Abschätzung der maximalen Artenansiedlung.

Für die nur 1000 m von der nächsten Insel entfernte Insel Memmert ergibt sich bei einer Zunahme von 34 Arten in 68 Jahren eine Ansiedlung von durchschnittlich einer Art in 2 Jahren. Die synchrone Aussterberate beläuft sich für den Zeitraum von 1918-1986 bei 12 Arten auf 0,2 Arten pro Jahr (Abb. 13).

Auf Mellum hatten sich bis 1986 etwa 40 Arten angesiedelt. Wegen der Veränderungen nach 1940 und fehlender Daten aus früherer Zeit ist hier nur der Zeitraum von 1974/76 bis 1984/86 heranzuziehen. Für die letzten 10 Jahre ergibt die Ansiedlung von 14 Arten eine durchschnittliche Artenzunahme von maximal 1,4 Arten

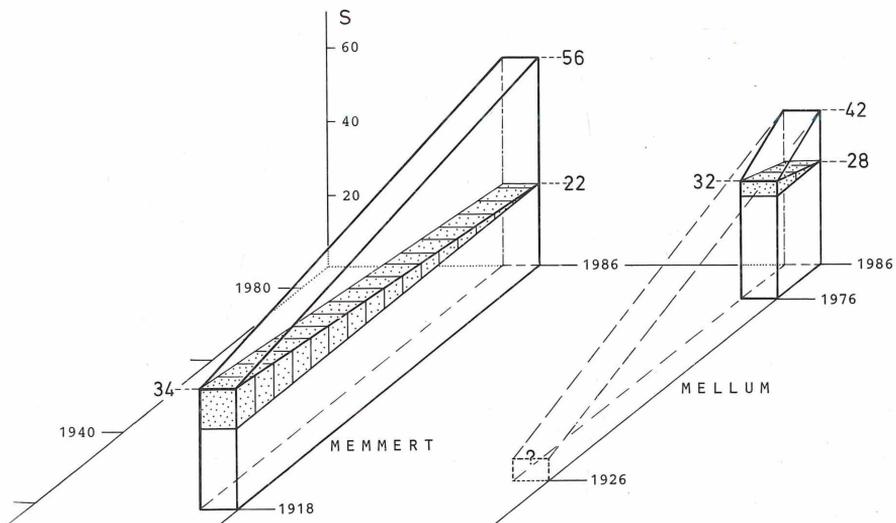


Abb. 13: Artenumschlag (Hymenoptera Aculeata) auf Memmert und Mellum (S = Artenzahl). - Fig. 13: Species turnover (Hymenoptera aculeata) on Memmert and Mellum (S = number of species).

pro Jahr. Gleichzeitig ist jedoch auch eine Abnahme von insgesamt 4 Arten (Abb. 13) und damit eine tatsächliche Artenzunahme von 1 Art/Jahr zu verzeichnen. - Die besonders günstigen Witterungsbedingungen der Jahre von 1974-76 mögen hier zu einer nur vorübergehenden Ansiedlung von zumindest 2 Bienenarten geführt haben.

Die Turnover-Rate läßt sich nach der Formel $TR = (E + I) / (S1 + S2)$ ermitteln (wobei I = Zahl der Immigranten, E = Zahl der Extinktionen und S1 bzw. S2 = Anzahl der Arten bei der 1. bzw. 2. Erhebung entspricht). Nach dieser Formel liegt die Austauschrate auf Mellum für den Zeitraum von 1974/76 bis 1984/86 - also für etwa 10 Jahre - bei 24,3 %. Die für Memmert ermittelte Turnover-Rate von 51,1 % ist wegen des langen Zeitraumes von fast 70 Jahren zwischen der 1. und 2. Erhebung als relativ gering anzusehen. Bei dieser Abschätzung bleibt aber zu berücksichtigen, daß auf Memmert zwischenzeitlich sicher Extinktionen und Immigrationen von Arten stattgefunden haben, die zur Zeit nicht kalkulierbar sind.

Läßt man bei dieser Bilanzierung die Apiden wegen der auf Memmert durch Kaninchen bedingten Beeinträchtigung der Ansiedlung neuer Arten unberücksichtigt, so ergibt sich für die Zeit seit 1917/18 eine Ansiedlung von 27 Arten (Tab. 9). Dies entspricht bei Berücksichtigung von 3 heute nicht mehr indigenen Arten einem tatsächlichen Artenanstieg von durchschnittlich 0,35 Arten/Jahr. Für Mellum ergibt sich für den Zeitraum seit 1974/76 eine entsprechende Zunahme von 13 Arten und eine Abnahme von 3 Arten. Der Artenanstieg liegt damit bei durchschnittlich einer Art pro Jahr.

11 Diskussion

Für die Besiedlung der Inseln Memmert und Mellum durch aculeate Hymenopteren waren - neben der unterschiedlichen Dünenentwicklung und Isolation - die gegenläufigen Auswirkungen zweier anthropogener Eingriffe entscheidend.

Auf der Insel M e m m e r t , wo bereits um 1920 Graue Dünen mit *Hippophaë-Sambucus*-Gebüsch existierten, ging durch das Aussetzen von Kaninchen gegen Ende des ersten Weltkrieges die Zahl der Pflanzenarten stark zurück. Damit war eine wesentliche Voraussetzung für die weitere Ansiedlung von Wildbienen, die auf den alten Ostfriesischen Inseln mit \varnothing 80 Arten je Insel vertreten sind, entfallen. Im Vergleich zu den anderen aculeaten Hymenopteren-Gruppen sind Bienen auf dieser nur 1000 m südlich von Juist gelegenen Insel heute unterrepräsentiert. Arten, die vorzugsweise gelb blühende Compositen besuchen, fehlen fast völlig. Selbst die auf den alten Ostfriesischen Inseln häufige und auf Memmert vor Aussetzen der Kaninchen bodenständige *Dasypoda hirtipes* ließ sich von 1984-86 nicht nachweisen. Inwieweit die Larvalentwicklung der für die Besiedlung der Insel Memmert in Frage kommenden Arten von speziellen Pollenstoffen abhängt (vgl. LEVIN/HAYDAK 1957, POURSIN 1982), bleibt dahingestellt (vgl. GUIRGUIS/BRINDLEY 1974, JOHNSON 1984). Jedenfalls erreichen auf Memmert heute nur Arten, die an den dort häufigen *Rubus caesius*-Blüten Pollen sammeln (*Colletes marginatus*, *Hylaeus brevicornis*, *H. confusus*) höhere Abundanzwerte.

Auf M e l l u m hat der Bau des Ringdeiches um 1940 zu einer starken Zunahme der Pflanzenarten geführt, die heute zu bestimmten Jahreszeiten charakteristische Blütenaspekte liefern und so eine günstige Voraussetzung für die Ansiedlung vieler Insektenarten sind. Die hohe Präsenz der auf den alten Ostfriesischen Inseln im Siedlungsbereich häufigen Arten ist z. T. auf die im Ringdeichbereich nistenden Wildbienenarten zurückzuführen. Von diesen wurde von 1984-86 nur *Lasioglossum leucopum* erstmals festgestellt. Die anderen Arten (*Hylaeus hyalinatus*, *Lasioglossum leucozonium* und *L. villosulum*) wurden bereits 1976/77 nachgewiesen; *L. leucozonium* und *L. villosulum* sind schon für die Zeit vor 1940 für diese Insel belegt (ALFKEN 1930, WAGNER 1938).

Jeweils 65 % der heute auf Memmert und Mellum bodenständigen Arten sind auf allen Ostfriesischen Inseln vertreten. Bei den für Helgoland nachgewiesenen aculeaten Hymenopteren (KRÜSS/LANGE 1985) handelt es sich ebenfalls zu 65,5 % um solche

Arten. - Wäre die Annahme richtig, daß die jeweils auf allen alten Ostfriesischen Inseln vertretenen Arten die unterschiedlich isolierten Inseln Memmert und Mellum im gleichen Zeitraum besiedeln können, so müßten diese Arten bei einer Aufteilung in unterschiedliche ökologische Gruppen auf b e i d e n Inseln in vergleichbaren Bereichen ähnlich repräsentiert sein. Dies ist aber nicht der Fall.

Eurytope bzw. synanthrope Arten haben die Insel M e l l u m mit 46 % der auf den alten Ostfriesischen Inseln vertretenen Arten prozentual am stärksten besiedelt. Die geringe Besiedlung der Gebüsche und Schilfbereiche (mit nur 19 % der auf den alten Ostfriesischen Inseln vertretenen Arten) sowie der Dünenbereiche (mit nur 15 %) ist nicht in jedem Fall auf einen Mangel an geeigneten Habitaten zurückzuführen. So hat z. B. der auf allen Ostfriesischen Inseln und auch auf Memmert häufige Schilfbewohner *Trypoxylon attenuatum* Mellum trotz ausreichender Schilfbestände nicht besiedelt.

Die auf Mellum geringe Besiedlung der Dünen ist nur z. T. auf deren geringe Alterung zurückzuführen. So hatten auch die noch bis Ende der 70er Jahre unmittelbar nördlich vor dem Ringdeich gelegenen, gut ausgebildeten Silbergrasfluren (mit u. a. reichen *Jasione montana*-Beständen) nicht zu einer erhöhten Ansiedlung der für solche Bereiche charakteristischen Arten geführt.

Daß die nicht im Boden nistenden solitären Arten auf beiden Inseln stärker vertreten sind, überrascht wegen der besonders auf Mellum geringen Ausdehnung der Gehölz-Bestände. Hier sind aber die in den Hohlräumen der gesprengten Bunkermauern nistenden Arten für den hohen Anteil dieser Gruppe ausschlaggebend. Auf Memmert ist die starke Präsenz der nicht im Boden nistenden Arten auf die dort auch heute noch relativ gut ausgebildeten Gebüsche und die ausgedehnten Schilfbestände zurückzuführen.

Die heutige Besiedlung der Insel Memmert und Mellum zeigt, daß bestimmte für diese Inseln zu erwartende Arten dort noch nicht vertreten sind. So fehlen auf Mellum neben Arten, die in Pflanzen nisten, zahlreiche charakteristische Dünenbewohner (u. a. *Diodontus*-, *Tachysphex*-, *Astata*-Arten), obgleich sie auch hier wegen eines hinreichenden Nistplatz- und Nahrungsangebotes zu erwarten wären.

Entfernungen von 1000 m können noch relativ schnell überquert werden. Dies wird auf Memmert durch die bereits um 1920 bodenständigen 34 aculeaten Hymenopteren und die inzwischen auf 56 Arten angestiegene Zahl dokumentiert, die ohne die für die Ansiedlung von Bienen negativen Auswirkungen durch Kaninchen heute noch höher wäre.

Entfernungen, die größer als 6000 m sind, werden von solitären aculeaten Hymenopteren seltener überquert (vgl. HAESLER 1974, HARDY/CHENG 1986). Die auf Mellum von 1984-1986 festgestellten 110 Arten, von denen viele nur einmal nachgewiesen wurden und maximal 42 als bodenständig anzusehen sind, zeigen, daß es nicht ausreicht, gelegentlich abgelegene Habitate zu erreichen. Entscheidend ist, daß es zum Aufbau von Populationen kommt, die nicht gleich durch ungünstige Witterung (bzw. andere Faktoren, u. a. PETERS 1977) zusammenbrechen, wie dies z. B. in den letzten Jahren auf Mellum offensichtlich der Fall war, wo 4 Arten weder aufgrund eines Mangels an Nahrung noch an Nistplätzen verschwanden.

Für die 60 km vor der Elbe-Mündung gelegene Insel Helgoland nehmen KRÜSS/LANGE (1985) als Ursache einer angeblich starken Veränderung der aculeaten Hymenopteren-Fauna eine aktive Zuwanderung bzw. Verdriftung von Arten durch östliche Winde an. Zwar wird eingeräumt, daß einzelne erstmals nachgewiesene Arten möglicherweise schon lange auf dieser Insel präsent sind und auch eine Einschleppung durch den Menschen in Frage komme; diese Einschränkungen und die Tatsache, daß es sich bei dieser Untersuchung um die erste gründliche Bearbeitung der aculeaten Hymenopteren Helgolands handelt, bleiben aber bei den Schlußfolgerungen unberücksichtigt.

Von entscheidender Bedeutung ist, daß trotz einer Reihe von Beiträgen mit Angaben über aculeate Hymenopteren Helgolands (DALLA TORRE 1889, CASPERS 1941, HOOP 1967 sowie METZGER 1891, KNUTH 1896, ALFKEN 1900, WASMANN 1902, ENGEL 1963, HAESLER 1978) in keinem Fall eine eingehende Bestandsaufnahme vorliegt, mit der die von KRÜSS/LANGE (1985) vorgelegten Ergebnisse zu vergleichen sind. - Da z. B. der Frühjahrsaspekt bei HOOP

(1967), der nur bei ungünstiger Witterung (an zwei Tagen) auf Helgoland war, gar nicht erfaßt ist, können auch die zu dieser Jahreszeit auftretenden und von KRÜSS/LANGE (1985) erstmals nachgewiesenen Arten seit langem auf Helgoland ansässig sein. - *Andrena wilkella* war sicher schon gegen Ende des letzten Jahrhunderts auf Helgoland vertreten. So erwähnt KNUTH (1896) eine *Andrena* spec. auf *Trifolium repens*. Da nach ALFKEN (1913: 98) *A. wilkella* „eine Vorliebe für Papilionaceen“ besitzt und eine andere *Andrena*-Art hier nicht in Frage kommt, ist die Angabe bei KNUTH (1896) auf diese Art zu beziehen.

Aufgrund der bei KRÜSS/LANGE (1985) vorliegenden Daten kann daher für die Insel Helgoland nicht von einer starken Veränderung der Fauna der aculeaten Hymenopteren gesprochen werden.

Der auf der etwa 7 km von den nächsten terrestrischen Habitaten entfernten Insel Mellum im Zeitraum 1974-1986 für die aculeaten Hymenopteren ermittelte Artenanstieg (indigener Arten) von $m \times a \times i \times m \times a \times l$ einer Art pro Jahr liegt auf längere Sicht gesehen sicher erheblich niedriger. Einerseits beruht diese Bilanzierung auf einer Abschätzung der Obergrenze, da auch die Arten berücksichtigt wurden, deren Indigenität nicht eindeutig auszuschließen war. Andererseits kann von den bislang auf Mellum bodenständigen „eurytopen“ Arten mit offensichtlich stärkerer Dispersionsneigung nicht auf eine entsprechende Expansionsneigung der übrigen aculeaten Hymenopteren geschlossen werden. Ferner können sich in der Anfangsphase einer Besiedlung naturgemäß mehr Arten ansiedeln als in einer späteren Phase.

Dies belegt auch der Vergleich der Besiedlungsraten auf Memmert und Mellum, wobei die Apiden wegen der auf Memmert durch Kaninchen bedingten Stagnation der Ansiedlung neuer Arten unberücksichtigt blieben. So wurde die nur 1000 m von Juist entfernte Insel Memmert in den letzten 70 Jahren durchschnittlich alle 3 Jahre von einer Art besiedelt, während es auf Mellum in den letzten 10 Jahren durchschnittlich eine Art pro Jahr war. Dabei ist zu berücksichtigen, daß über zurückliegende Immigrationen und Extinktionen keine Angaben zu machen sind und auf Memmert um 1920 34 Arten bodenständig waren, während es auf Mellum 1974/76 32 waren.

Die Abschätzung der Einwanderungsraten auf diesen unterschiedlich isolierten und strukturierten Inseln gibt zwar einen gewissen Hinweis auf die Geschwindigkeit der Besiedlung entstehender Ökosysteme. Hieraus läßt sich jedoch nur schwer ableiten, wie lange es im einzelnen dauert, bis eine bestimmte Art auf dieser oder jener Insel Fuß gefaßt hat. Dies wäre so nur möglich, wenn die Voraussetzung zuträfe, daß bei allen Arten u. a. ein gleiches Dispersions- bzw. Migrationsverhalten vorliegt. Diese Voraussetzung ist aber nicht gegeben, wie gerade die Zusammensetzung der heute auf den jungen Inseln vertretenen aculeaten Hymenopteren dokumentiert. Es bleibt daher abzuwarten, wann sich in den auf Memmert und Mellum für charakteristische Küstenbewohner bereits bestehenden Habitaten weitere Arten ansiedeln.

Die Zusammensetzung des Artenspektrums auf Mellum macht somit deutlich, daß euryöke Arten relativ schnell abgelegene Habitate besiedeln können, wie dies auch für andere Tiergruppen belegt ist (u.a. PIELOU 1979, TOPP 1988). Die Besiedlung durch viele für Küstendünen charakteristische aculeate Hymenopteren erfolgt dagegen über längere Zeiträume. - Einzelne Arten können sich aber auch relativ früh einstellen. So ist auf Mellum mit *Colletes halophilus* schon seit wenigstens 10 Jahren ein charakteristischer Bewohner der Vordünen und Strandwälle vertreten, der auf Memmert aber fehlt, wo dieser euryanthen Art ebenfalls geeignete Habitate zur Verfügung stehen.

Die auf Memmert bzw. Mellum nachgewiesenen indigenen aculeaten Hymenopteren entsprechen 30 bzw. 23 % der durchschnittlich auf den alten Ostfriesischen Inseln bodenständigen Arten. Heute ist Mellum etwa von der Anzahl aculeater Hymenopteren-Arten besiedelt, die um 1920 auf Memmert bodenständig war. Auffallend ist der bislang nur geringe Besiedlungserfolg durch soziale Apiden, da gerade Hummeln vor und nach der Überwinterung zum Ortswechsel neigen und dabei auch weite Strecken zurücklegen können, wie Untersuchungen auf Feuerschiffen bzw. im Küstenbereich u. a. Südfinnlands belegen (HAESLER 1974, MIKKOLOA 1978, 1986). Regelmäßig nistet seit Jahren auf Mellum nur *Bombus equestris*, deren Häufigkeit und Verteilung

offensichtlich nicht mit dem dort in manchen Jahren massenhaften Auftreten der Waldmaus im Zusammenhang steht, da *B. equestris* nach LÖKEN (1963) nicht im sondern auf dem Boden nistet. Im Boden nistende Arten fehlen dagegen, obwohl auf Mellum ein reichhaltiges Blütenangebot besteht und diese Arten mit der Anlage ihrer Nester z. T. viel früher als *B. equestris* beginnen. - Auf Memmert, wo die Waldmaus erst seit kurzer Zeit bodenständig ist und in viel geringerer Dichte auftritt, war mit *Bombus lucorum* eine der im Boden nistenden und überall häufigen Arten vertreten. - Inwieweit die Häufigkeit und Verteilung der Hummelarten (HARDER 1986) auf diesen jüngen Düneninseln von Waldmäusen beeinflusst wird, bleibt zu untersuchen.

Das Verschwinden von *Podalonia affinis* und *Anoplius infuscatus* auf Mellum macht deutlich, daß auch hohe Individuenzahlen eine Extinktion in kurzer Zeit nicht verhindern können (vgl. SIMBERLOFF 1981). Während im Fall von *Dasygaster hirtipes* und *Megachile maritima* die noch zu geringen Populationen sicher im wesentlichen durch ungünstige Witterung zusammengebrochen sind, bleibt die Ursache für den Rückgang der auffällig gefärbten Grabwespe *Podalonia affinis*, die auf Memmert im Untersuchungszeitraum bodenständig war, offen.

Auf Memmert ist für die Besiedlung durch Bienen zusätzlich Nahrungsknappheit bzw. -konkurrenz von entscheidender Bedeutung. Auf Mellum ist Nahrungskonkurrenz dagegen auszuschließen. Ebenso ist hier auszuschließen, daß dem gegenwärtigen Requisitenangebot bereits ein adäquates Artenspektrum entspricht und nach der Inseltheorie (MACARTHUR/WILSON 1967) zur Zeit das Auftreten weiterer Arten ein Verschwinden bodenständiger Arten zur Folge hat. Das auf Memmert vertretene Artenspektrum macht - wie die Untersuchungen über aculeate Hymenopteren z. B. der Kiesgruben, Stadtgärten bzw. Binnendünen (u. a. HAESELER 1972, PLACHTER 1983, RIEMANN 1988) - deutlich, daß auf engstem Raum jeweils hohe Artenzahlen erreicht werden können.

Die Extinktion der auf Mellum bodenständigen (oben genannten) solitären aculeaten Hymenopteren deutet an, daß deren Populationen dort in ihrer Gesamtheit jeweils in kurzer Zeit zurückgingen und daher keine Ergänzung aus anderen Bereichen dieser Insel erhalten konnten. Offensichtlich ist die Anzahl und Größe ihrer Habitats hier noch zu gering, um langfristig ein Überdauern ohne Ergänzung aus anderen Populationen zu gewährleisten. - Auf den alten Ostfriesischen Inseln sind diese Arten in weiten Teilen regelmäßig anzutreffen, so daß bei einem Rückgang bzw. einem Verschwinden von Teilpopulationen in kurzer Zeit eine Wiederbesiedlung auch aus anderen Bereichen dieser langgestreckten Inseln erfolgen kann.

Eine Ergänzung aus anderen Bereichen erfolgt auf 7 km isolierten Inseln offensichtlich nicht in kurzer Zeit. Daher ist zu untersuchen, wie lange es im einzelnen dauern wird, bis solche Arten, die erfolgreich auf Mellum (oder Memmert) genistet haben, dort wieder bodenständig sind.

12 Zusammenfassung

Auf den etwa 100 Jahre alten und 6 km² großen Nordseeinseln Memmert und Mellum wurden von 1984-86 147 aculeate Hymenopteren-Arten nachgewiesen. Die auf wenigstens einer Insel indigenen 73 Arten entsprechen 10,5 % der für das Norddeutsche Flachland bzw. 24,1 % der für die alten Ostfriesischen Inseln vorliegenden aculeaten Hymenopteren: Soziale Arten waren mit 15,5 % bzw. 40,4 %, solitäre Arten mit nur 9,7 % bzw. 22,9 % vertreten.

Für Memmert ließen sich 56 indigene Arten (45 solitäre und 11 soziale Arten) und für Mellum 42 indigene Arten (32 solitäre und 10 soziale Arten) ermitteln. Von diesen waren 25 Arten auf beiden Inseln vertreten.

Unter Einbeziehung auch aller nicht sicher indigenen Arten wurde für die aculeaten Hymenopteren (ohne Apidae) im Zeitraum 1974/76 bis 1984/86 auf Mellum zwar eine maximale Zunahme von durchschnittlich einer Art pro Jahr ermittelt; dabei ist aber zu berücksichtigen, daß auf dieser Insel erst der Besiedlungsstand der Insel Memmert um 1920 erreicht ist. Langfristig dürfte der Anstieg weit niedriger liegen. So lag der Artenanstieg auf der nur gering isolierten Insel Memmert in den letzten 70 Jahren bei nur 0,35 Art pro Jahr. - Heute sind auf Memmert etwa 30 % und auf Mellum etwa 23 % der auf den alten Ostfriesischen Inseln durchschnittlich vertretenen Arten bodenständig. - Die Besiedlung dieser unterschiedlich isolierten Inseln er-

folgte überwiegend durch Arten, die auf allen alten Ostfriesischen Inseln vertreten sind. Die verschiedenen ökologischen Gruppen sind aber nicht in gleicher Weise vertreten. So sind auf Mellum charakteristische Bewohner der Küstendünen, Dünengebüsche und Schilfbestände im Gegensatz zu Arten des Siedlungsbereiches unterrepräsentiert. Auf die Ansiedlung von Bienen wirkte sich die seit 1920 durch Kaninchenfraß bedingte Abnahme an Blütenpflanzen auf Memmert negativ, die Zunahme an Blütenpflanzen auf Mellum (seit 1940) positiv aus. Das Verschwinden solitärer Arten, die auf Mellum genistet haben, wird darauf zurückgeführt, daß deren Habitate hier zur Aufrechterhaltung dauerhafter Populationen ohne Ergänzung von außerhalb zu klein sind. Auch bei eurytopen aculeaten Hymenopteren erfolgt eine Ergänzung bzw. Wiederbesiedlung auf dieser 7 km vom Festland entfernten Insel offensichtlich selten. Kürzere Distanzen werden dagegen noch häufiger überquert, wie die Besiedlung der nur 1000 m isolierten Insel Memmert dokumentiert.

13 Danksagung

Mein Dank gilt allen Mitgliedern der Terr.-Ökol. AG (Oldenburg) für die Unterstützung bei dieser Arbeit.

14 Literatur

- ALFKEN, J. D. (1900): Über Leben und Entwicklung von *Eucera difficilis* (DUF.) PER. - Ent. Nachr. **10**: 157-159.
- ALFKEN, J. D. (1913): Die Bienenfauna von Bremen. - Abh. Naturw. Ver. Bremen **22**: 1-220.
- ALFKEN, J. D. (1915): Beitrag zur Bienenfauna von Ostfriesland. - Festschr. Naturforsch. Ges. Emden 1915: 197-241.
- ALFKEN, J. D. (1924): Die Insekten des Memmert. Zum Problem der Besiedelung einer neuentstehenden Insel. - Abh. Naturw. Ver. Bremen **25**: 358-481.
- ALFKEN, J. D. (1930): Die Insektenfauna der Mellum. Nochmals zum Problem der Besiedelung einer neuentstehenden Insel. - Abh. Naturw. Ver. Bremen **28**: 31-56.
- BANASZAK, J. (1982): Pszczoly (Hymenoptera, Apoidea) polskiego Pobrzeza Baltyku / Bees (Hymenoptera, Apoidea) of the Polish coast of Baltic sea /. - Bad. fizjogr. Pol. zach., Poznan, **33** Ser. C - Zoologia: 7-38.
- BAER, W. (1903): Zur Bienenfauna der Kurischen Nehrung. - Allg. Z. Ent. **8**: 157-161.
- BATRA, S. W. T. (1966): The life cycle and behaviour of the primitively social bee, *Lasioglossum zephyrum* (Halictidae). - Univ. Kansas Sci. Bull. **46**: 395-423.
- BLAB, J., NOWAK, E., TRAUTMANN, W. & H. SUKOPP (1984): Rote Liste der gefährdeten Tiere und Pflanzen . . . - Naturschutz Aktuell, 1: 270 S., Greven (Kilda-V).
- CASPERS, H. (1941): Die Landfauna der Insel Helgoland. Zoogeographica **4**: 127-186.
- DALLA TORRE, K. W. v. (1889): Die Fauna von Helgoland. - Zool. Jb. Syst., Suppl. II: 1-99 (hier S. 64-65).
- DIX, V. & J. WUSSOW (1973): Die Hummeln und Schmarotzerhummeln der Insel Hiddensee (Hymenoptera, Bombinae). - Faun. Abh. Staatl. Mus. Tierkunde Dresden **4**: 69-75.
- DRESCHER, W. (1974): Die Hummelfauna der Mellum. - Abh. Naturw. Ver. Bremen **38**: 197-199.
- ENGEL, H. (1963): Langhorn- und Sandbiene auf Helgoland. (Hym., Apoidea), kleine Mitt. 103. - Nachrbl. Bayer. Ent. **12**: 96.
- FAESTER, K. (1965): Hymenoptera aculeata fra Hanstedreservated. - Ent. Meddr. **30**: 189-197.
- GUIRGUIS, G. & W. BRINDLEY (1974): Insecticide susceptibility and response to selected pollens of larval alfalfa leafcutting bees, *Megachile pacifica* (PANZER) (Hymenoptera: Megachilidae). - Environ. Ent. **3**: 691-694.
- HAESSELER, V. (1972): Anthropogene Biotope (Kahlschlag, Kiesgrube, Stadtgärten) als Refugien für Insekten, untersucht am Beispiel der Hymenoptera Aculeata. - Zool. Jb. Syst. **99**: 133-212.
- HAESSELER, V. (1974): Aculeate Hymenopteren über Nord- und Ostsee nach Untersuchungen auf Feuerschiffen. - Ent. scand. **5**: 123-136.
- HAESSELER, V. (1978): Zur Fauna der aculeaten Hymenopteren der Nordseeinsel Mellum. - Zool. Jb. Syst. **105**: 368-385.
- HAESSELER, V. (1981): Über weitere Hymenoptera Aculeata von der Nordfriesischen Insel Amrum. - Schr. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst. **51**: 37-58.
- HAESSELER, V. (1982a): Über die weitere Besiedlung der Nordseeinsel Mellum durch Wespen, Ameisen und Bienen. - Schr. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst. **52**: 57-67.

- HAESELER, V. (1982b): Zur Bionomie der Küstendünen bewohnenden Biene *Osmia maritima* FRIESE (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). - Zool. Jb. Syst. **109**: 117-144.
- HAESELER, V. (1983): Zur heutigen Besiedlung der Ostfriesischen Inseln durch Ameisen (Hym.: Formicidae). - Abh. Naturw. Ver. Bremen **40**: 23-38.
- HAESELER, V. (1985): Zum Kolonisationserfolg der Grabwespen (Hymenoptera, Sphecidae) auf den Ostfriesischen Inseln. - Verh. Ges. Ökol. **13**: 569-578.
- HAESELER, V. (1987): Insekten - Besiedlung der Insel Mellum. - In: GERDES, G. et al. (eds): Mellum - Portrait einer Insel: 267-280, Kramer-V., Frankfurt.
- HAESELER, V. (1988): Entstehung und heutiger Zustand der jungen Düneninseln Memmert und Mellum sowie Forschungsprogramm zur Besiedlung durch Insekten und andere Gliederfüßer. - Drosera **'88**: 5-46.
- HARDER, L. D. (1986): Influences on the density and dispersion of bumble bee nests (Hymenoptera: Apidae). - Holarctic Ecology **9**: 99-103.
- HARDY, A. C. & L. CHENG (1986): Studies in the distribution of insects by aerial currents. III. Insect drift over the sea. - Ecol. Entomol. **11**: 283-290.
- HOOP, M. (1967): Die Aculeaten der Insel Helgoland. - Schr. Naturwiss. Ver. Schlesw.-Holst. **37**: 44-45.
- HOOP, M. (1970): Die Aculeaten und Symphyten des holsteinischen Ostseestrandes. - Schr. Naturwiss. Ver. Schlesw.-Holst. **40**: 57-70.
- JANZON, L.-A. & B. G. SVENSSON (1984): Aculeate Hymenoptera from a sandy area on the island of Öland, Sweden. - Nova Acta Regiae Soc. Sci. Ups. Ser. V:C, **3**: 181-188.
- JOHNSON, M. (1984): The pollen preferences of *Andrena (Melandrena) dunningii* COCKERELL (Hymenoptera: Andrenidae). - J. Kans. Ent. Soc. **57**: 34-43.
- KÄPYLÄ, M. (1978): Foraging distance of a small solitary bee, *Chelostoma maxillosum* (Hymenoptera, Megachilidae). - Ann. Ent. Fenn. **44**: 63-64.
- KITAMURA, T. & Y. MAETA (1969): Studies on the pollination of apple by *Osmia* (III) preliminary report on the homing ability of *Osmia cornifrons* (RADOSZKOWSKI) and *O. pedicornis* COCKERELL. - Kontyu **37**: 83-90.
- KLEFBECK, E. (1951): Insects and other terrestrial Arthropoda from Anholt. - Opusc. Ent. **16**: 17-26.
- KNUTH, P., (1896): Blumen und Insekten auf Helgoland. - Botan. Jb. **8**: 22-64.
- KRÜSS, A. & C. LANGE (1985): Zur Aculeatenfauna der Nordseeinsel Helgoland (Hymenoptera). - Seevögel **6**: 42-47.
- KUHBIER, H. (1987): Die Entwicklung des Grünlandes auf Mellum. - GERDES, G. et al. (eds): Mellum. Portrait einer Insel. - Kramer-V., Frankfurt/Main: 234-261.
- LEEGE, O. (1915): Mellum. - Festschr. Naturf. Ges. Emden: 161-193.
- LEEGE, O. (1935): Werdendes Land an der Nordsee. - Schr. Dt. Naturkundever. **N.F. 2**: 1-84 u. 96 Tafeln.
- LEFEBER, V. (1983a): De Aculeaten van ons Waddendistrict I. De bijen (Hym.: Apoidea). - Ent. Ber. **43**: 33-39.
- LEFEBER, V. (1983b): De Aculeaten van ons Waddendistrict II. De wespen (Hym.: Chrysidioidea, Scolioidea, Pompiloidea, Vespoidea, Sphecoidea). - Ent. Ber. **43**: 81-87.
- LEFEBER, V. (1983c): De Aculeaten van ons Waddendistrict III (slot): Conclusions (Hymenoptera: Aculeata). - Ent. Ber. **43**: 149-152.
- LEOPOLD, W. (1932): Mellum. Die Bedeutung der Pflanzengesellschaften für das Wachstum der Insel. - Senckenbergiana **14**: 410-427.
- LEVIN, M. D. & M. H. HAYDAK (1957): Comparative value of different pollens in the nutrition of *Osmia lignaria*. - Bee World **38**: 221-226.
- LØKEN, A. (1973): Studies on Scandinavian bumble bees (Hymenoptera, Apidae). - Norsk Ent. Tidsskr. **20**: 1-218.
- LOMHOLDT, O. (1972): Hymenoptera aculeata fra Laesø. - Ent. Meddr **40**: 119-128.
- LOMHOLDT, O. (1975): Bemaerkninger til faunaen af gravehvespe på Anholt (Hymenoptera aculeata, Sphecidae). Faunistiske undersøgelser på Anholt 2. - Flora Fauna **81**: 31-34.
- LOMHOLDT, O. (1987a): Gravehvespe (Hymenoptera, Sphecidae) fra Skallingen. - Ent. Meddr **54**: 93-94.
- LOMHOLDT, O. (1987b): Vejrhvespe (Hymenoptera, Pompilidae) fra Skallingen. - Ent. Meddr **54**: 95.
- MACARTHUR, R. H. & E. O. WILSON (1967): The theory of island biogeography. - Princeton Univ. Press, Princeton: 203 pp.
- MADEL, G. (1973): Zur Biologie des Hummelparasiten *Sphaerularia bombi* DUFOUR 1886 (Nematoda, Tylenchida). - Bonn. zool. Beitr. **24**: 134-151.
- METZGER, A. (1891): Nachträge zur Fauna von Helgoland. - Zool. Jb. Syst. **5**: 907-919.
- MEYER, W. (1941): Die Flora der werdenden Nordseeinsel Mellum. - Mitt. Bremer Naturschutz-Ges. 1941: 23-27.

- MIKKOLA, K. (1978): Spring migration of wasps and bumble bees on the southern coast of Finland (Hymenoptera, Vespidae and Apidae). - Ann. Ent. Fenn. **44**: 10-26.
- MIKKOLA, K. (1986): Direction of insect migration in relation to the wind. - In: DANTHANA-RAYANA, W. (ed.): Insect flight: 152-171, Springer-V., Berlin.
- MÜNSTER-SWENDSEN, M. (1968): On the biology of *Panurgus banksianus* KIRBY (Hymenoptera, Apidae), including some ecological aspects. - R. Veter. Agric. Coll., Copenhagen, Yearbook 1968: 215-241.
- NELSON, M. (1975): *Colletes cunicularius* (Colletidae) and other aculeate Hymenoptera from Sandscale dunes, North Lancashire (England). - Entomol. Gaz. **26**: 133-134.
- OEHLKE, J. (1968): Zur Wegwespenfauna der Insel Hiddensee (Hymenoptera: Pompiloidea). - Beitr. Ent. **18**: 311-317.
- OEHLKE, J. (1972): Zur Grabwespenfauna der Insel Hiddensee (Hymenoptera: Sphecidae). - Beitr. Ent. **22**: 131-142.
- OEHLKE, J. (1979): Zur Faltenwespenfauna der Insel Hiddensee. - Beitr. Ent. **29**: 289-293.
- OEHLKE, J. & M. DYLEWSKA (1975): Zur Bienenfauna der Insel Hiddensee (Hymenoptera: Apoidea). - Beitr. Ent. **25**: 39-48.
- PETERS, T. M. (1977): The biology of invasions. - Univ. Minnesota Agric. Exp. Station Technical Bull. **310**: 56-72.
- PIELOU, E. C. (1979): Biogeography. 351 pp, New York.
- PLACHTER, H. (1983): Die Lebensgemeinschaften aufgelassener Abbaustellen - Ökologie und Naturschutzaspekte von Trockenbaggerungen mit Feuchtbiotopen. - Schriftenr. Bayer. Landesamt Umweltschutz **56**: 1-108.
- POINAR, G. O. & P. A. VAN DER LAAN (1972): Morphology and life history of *Sphaerularia bombi*. - Nematologica **18**: 239-252.
- POURSIN, J.-M. (1982): Niches ecologiques de quelques Halictinae II. Régimes alimentaires. - Apidologie **13**: 227-240.
- RASMONT, P. (1983): Notes taxonomiques sur les bourdons (Hymenoptera, Apidae). - Bull. Ann. Soc. r. ent. Belg. **119**: 167-170.
- RESING, E. (1979): Vegetationskundliche Kartierung der Vogelinsel Memmert. - Unveröff.; Univerität Hohenheim, Inst. f. Landeskultur u. Pflanzenökologie, 111 S.
- RICHARDS, O. W. (1979): The Hymenoptera Aculeata of the Channel Islands. - Rep. Trans. Soc. Guernes **20** (1978): 389-424.
- RIEMANN, H. (1988): Beitrag zur Stechimmenfauna niedersächsischer Sandgruben (Hymenoptera: Aculeata). - Braunsch. naturkd. Schr. **3**: 213-242.
- SCHOLL, A. & OLBRECHT, E. (1983): Enzymelektrophoretische Untersuchungen zur Artabgrenzung im *Bombus lucorum*-Komplex (Apidae, Bombini). - Apidologie **14**: 65-78.
- SCHÜTTE, H. (1906): Bemerkungen über das Mellum-Eiland und dessen Tierleben. - Abh. Naturwiss. Ver. Bremen **18**: 372-375.
- SCHUHMACHER, H. (1952): Die Entwicklung der Insel Memmert von 1906 bis 1950. - Jber. 1951, Forsch.-Stelle f. Insel- u. Küstenschutz **3**: 13-43 (u. 9 Anlagen).
- SCHULTZ, W. (1988): Besiedlung junger Düneninseln der südlichen Nordsee durch Spinnen (Araneida) und Weberknechte (Opilionida). - Drosera '88: 47-68.
- SIMBERLOFF, D. (1981): What makes a good island colonist? - In: DENNO, R. F. & H. DINGLE (eds): Insect life history patterns: Habitat and geographic variation: 195-220.
- TOPP, W. (1988): Besiedlung einer neu entstehenden Insel durch Laufkäfer (Col., Carabidae). - Zool. Jb. Syst. **115**: 329-361.
- WAGNER, A. C. W. (1938): Die Stechimmen (Aculeaten) und Goldwespen (Chrysididen s. l.) des westlichen Norddeutschland. - Verh. Ver. Naturw. Heimatforsch. Hamburg **26** (1937): 94-153.
- WAHIS, R. (1986): Catalogue systématique et codage des Hyménoptères Pompilides de la région Ouest-Européenne. - Notes faun. Gembloux **12**: 1-91.
- WARNCKE, K. (1986): Die Wildbienen Mitteleuropas ihre gültigen Namen und ihre Verbreitung (Insekta: Hymenoptera). - Entomofauna Suppl. **3**: 1-128.
- WASMANN, E. (1902): Zur Ameisenfauna von Helgoland. - D. E. Z.: 63-64.
- WERSTRICH, P. (1984): Kritisches Verzeichnis der Bienen der Bundesrepublik Deutschland (Hymenoptera, Apoidea). - Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg **66**: 1-86.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. V. Haeseler, Universität Oldenburg, Fachbereich 7 (AG Terr. Ökologie), Postfach 2503, D-2900 Oldenburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Drosera](#)

Jahr/Year: 1988

Band/Volume: [1988](#)

Autor(en)/Author(s): Haeseler Volker

Artikel/Article: [Kolonisationserfolg von Ameisen, Wespen und Bienen auf jungen Düneninseln der südlichen Nordsee \(Hymenoptera: Aculeata\) 207-236](#)