

# Zur Bionomie von *Lasioglossum (Evylaeus) fratellum* (PÉREZ), einer Furchenbiene mit ungewöhnlich langlebigen Weibchen (Hymenoptera, Halictinae)\*

Andreas von der Heide

Abstract: On the bionomics of *Lasioglossum (Evylaeus) fratellum* (PÉREZ), a sweat bee with females of unusual longevity (Hymenoptera, Halictinae). - *L. fratellum*, a halictine bee species of the so-called 'carinate'-*Evylaeus* group, is mainly distributed in boreo-montane regions of the western Palearctic. In NW-Germany it often inhabits disturbed highmoors with great populations. In this marginal environment *L. fratellum* and other (halictine) bee species have been investigated since 1989. The usually scattered and loose nest aggregations of *L. fratellum* can be found in horizontal to vertical peat areas with sparse vegetation. The cell cluster is constructed in an exceptionally shallow broodcomb. *L. fratellum* has a univoltine, largely solitary life cycle; but there are some unusual behavior patterns: (1) a prolonged life span of the females. Old females, which already provisioned a nest in the previous year, are able to rear a brood in the second year, too. (2) A relative low reproduction rate per year, (3) a close attachment of the female offspring to the natal nests, and (4) a variable rate of multiple-foundress nests, apparently without a strong division of labor between females. In one case a nest foundation between an old mother and her daughter could be observed. - Probably this life cycle has evolved from a primitively eusocial condition with two broods per year. - The nearly non-aggressive relation between *L. fratellum* and the cleptoparasitic bee species *Sphecodes hyalinatus* (HAGENS) is remarkable, too.

## Einleitung

Neue Untersuchungen von *Ceratina*- und Furchenbienenarten haben die Anschauungen über die Entstehung von sozialen Biengemeinschaften stark verändert (MICHENER 1985, ENGELS 1990). So treten z.B. innerhalb einer Population von *Ceratina japonica* neben einer Mehrzahl solitärer Nester auch Gemeinschaften mit mehreren ♀♀ auf, in denen eine Vielzahl der bisher bekannten Sozialstufen (darunter Eusozialität) verwirklicht sind (SAKAGAMI & MAETA 1977, 1985, 1987). Andererseits kann bei einer Reihe an sich eusozialer Bienenarten (als Anpassung an ein ungünstiges Klima) nahezu solitäres Verhalten festgestellt werden, so u.a. bei *Augochlorella striata*, *Lasioglossum (Evylaeus) calceatum* und *L. (E.) albipes* (PACKER 1990, SAKAGAMI & MUNAKATA 1972, v.d. HEIDE i.V.). Auch bei diesen Arten können innerhalb einer Population nebeneinander solitäre und eusoziale Lebenszyklen auftreten. Die bereits von MICHENER (1974) geäußerte Annahme, daß eine Reihe ehemals sozialer Bienenarten zur obligatorisch solitären Lebensweise zurückgekehrt ist, hat hierdurch ebenfalls neuen Auftrieb erhalten. Insofern stellt sich die Frage, ob der in diesem Beitrag zusammenfassend dargestellte Lebenszyklus von *L. (E.) fratellum* als eine Entwicklung hin zu sozialem Verhalten, oder aber als eine Rückkehr zu einem weitgehend solitären Leben aufzufassen ist.

## 1. Untersuchungsgebiete

Lage und Habitatausprägung des 1989/90 aufgesuchten Hochmoorrests bei Nordmoslesfehn (Landkreis Ammerland, nahe der westlichen Stadtgrenze von Oldenburg i.O.) wurden von v.d. HEIDE (1991) beschrieben (s.a. Abb. 2a,b). Diese Fläche wurde im Spätherbst 1990 durch Baggerarbeiten weitgehend zerstört. 1991 konnte in verschiedenen Hochmooren in der Umgebung von Oldenburg (Gellener Torfmöörte, Ipwegger Moor, Lohner Moor, Vechtaer Moor) keine genügend große Zahl von

\* Gefördert durch ein Stipendium der Oldenburgischen Landschaft.

*L. fratellum*-Nestern entdeckt werden. Im Jahr 1992 wurden die Untersuchungen im insgesamt 105 ha großen NSG „Eversten Moor“, das sich 1.5 km O des 1989/90 aufgesuchten Hochmoorrests befindet, fortgesetzt. Hier wurde in erster Linie ein etwa im Zentrum des Moores gelegenes Areal (= Nistbereich 1) kontrolliert (Abb. 1, Abb. 2d).

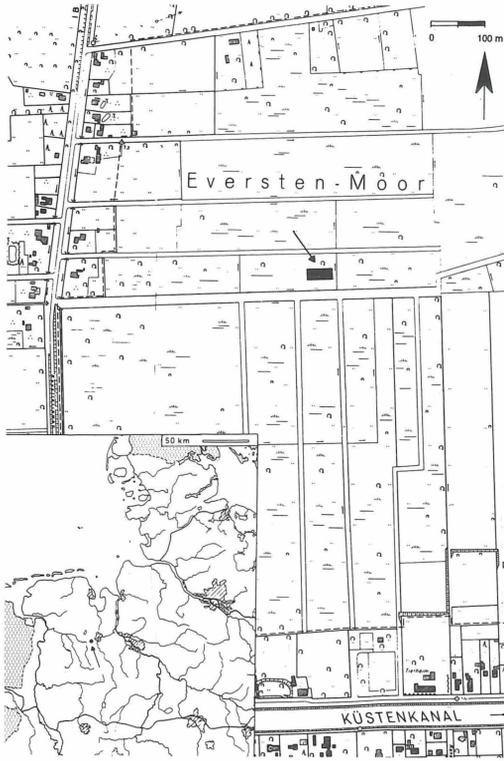


Abb. 1:  
Lage des Nistbereichs 1 im  
Untersuchungsgebiet „Eversten Moor“

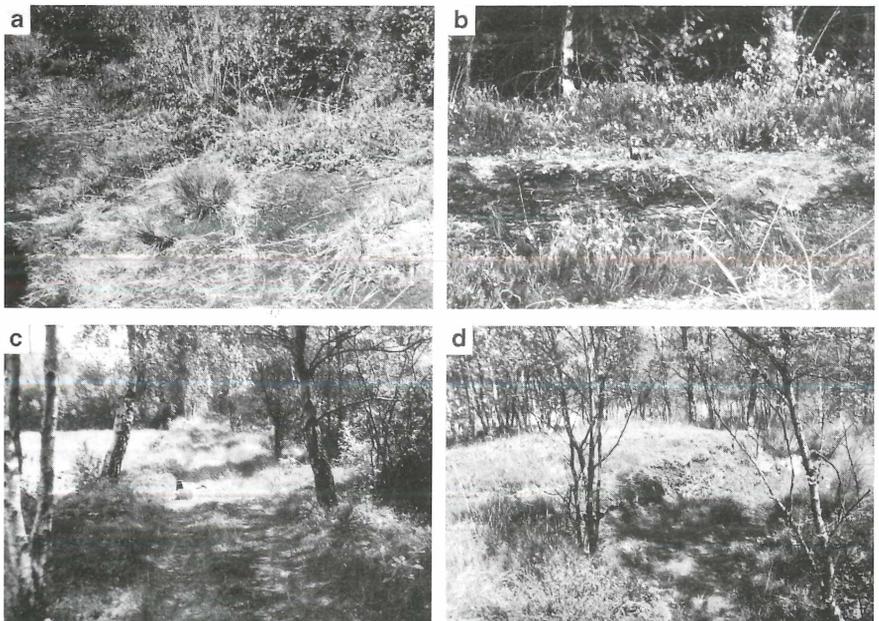


Abb. 2: Nisthabitate von *Lasioglossum fratellum* (a, b: Hochmoorrest bei Nordmoslesfehn; c, d: NSG „Eversten Moor“; d = Nistbereich 1)

Das durch ein enges Entwässerungssystem und durch Handtorfstiche geprägte Eversten Moor wurde von 1881 bis etwa 1960 abgetorft und anschließend sich selbst überlassen (Nordwestzeitung vom 9.11.91). In den Jahren 1990/91 wurden zahlreiche Birkenbestände abgeholzt und die aus dem Moorbereich führenden Gräben verschlossen. Im Hochmoorrest dominieren Birken- und dichte Pfeifengrasflächen. Vegetationslose bzw. lückig bewachsene und zudem sonnenexponierte Areale treten in der Regel nur kleinflächig im Bereich der durch das Moor führenden Wege und an den Kanten der Torfstiche und Gräben auf (Abb. 2c, d). Im Vergleich zu anderen Hochmooren fallen besonders die großen und z.T. blütenreichen Bestände von *Vaccinium vitis-idea* und *V. myrtillus* auf. Von *Calluna vulgaris* oder *Erica tetralix* beherrschte Flächen sind seltener anzutreffen. Während andere hochmoortypische Pflanzenarten nur noch an wenigen Standorten vertreten sind, zeigen einige Flächen mit u.a. *Deschampsia flexuosa* und jungen *Quercus robur*-Bäumen bereits deutlichen Waldcharakter. Das Spektrum und die Blühdauer der im eigentlichen Hochmoorbereich vertretenen entomophilen Pflanzenarten stimmen ansonsten weitgehend mit den Ausführungen bei v.d. HEIDE (1991) überein. Die das Eversten Moor umgebenden, teilweise brachgefallenen Moorwiesen weisen ein vielfältigeres Blütenangebot auf. Entlang der Nordmoslesfehrer Straße und dem Kavallerieweg befinden sich Wohnhäuser und Gärten.

## 2. Witterungsverlauf

Für das Spätfrühjahr und den Sommer des Untersuchungsjahrs 1992 wurde einer der wärmsten und trockensten Witterungsverläufe dieses Jahrhunderts registriert (Tab. 1a). Angaben für die ebenfalls überdurchschnittlich warmen Jahre 1989/90 sind aus v.d. HEIDE (1991) zu entnehmen. Im April 1990 war das Wetter deutlich besser als im gleichen Monat der beiden anderen Jahren. Im Mai (der Hauptreproduktionszeit von *L. fratellum*) herrschte in allen drei Jahren außergewöhnlich gutes Wetter. Im Unterschied zu 1992 traten im Juni 1989 und 1990 längere Regenperioden auf (Tab. 1b).

Tab. 1: (a) Witterung von April bis August 1992 im Vergleich mit den langjährigen Mitteln und (b) Witterung vor (April) und in (Mai-Juni) der Reproduktionsphase von *L. fratellum* in den Jahren 1989, 1990 und 1992 (Quelle: Deutscher Wetterdienst, Station Oldenburg; IM = langjährige Mittel; dmT = Monatsmittel der mittleren Tagestemperaturen in °C, dTmax = Monatsmittel der Tagestemperaturmaxima in °C,  $\Sigma$ Sd = Monatssumme der Sonnenscheindauer,  $\Sigma$ Ns = Monatssumme der Niederschlagshöhe in mm; \* im Mai 1992 Niederschläge und wenig Sonnenschein nur vom 1.-13.5.)

(a)	dmT		dTmax 1992	$\Sigma$ Sd		$\Sigma$ Ns	
	IM	1992		IM	1992	IM	1992
April	7.7	8.2	12.5	168	119	50	67
Mai	12.1	15.1	20.7	230	283*	51	53*
Juni	15.2	18.4	23.9	206	264	64	50
Juli	16.7	18.6	24.0	203	213	98	75
August	16.4	17.9	23.0	177	168	84	77

(b)	dmT		dTmax	$\Sigma$ Sd	$\Sigma$ Ns
	IM	1992			
April'89	6.9	8.2	10.1	106	67
April'90	8.3	8.2	13.3	205	36
April'92	8.2	8.2	12.5	119	67
Mai '89	14.1	15.1	18.9	313	12
Mai '90	12.9	15.1	18.7	294	31
Mai '92	15.1	15.1	20.7	283*	53*
Juni'89	16.0	18.4	20.1	260	135
Juni'90	15.6	18.4	19.3	103	117
Juni'92	18.4	18.4	23.9	264	50

Nachts kommt es in Hochmooren zu einer deutlich stärkeren Abkühlung als in der Umgebung (Tab. 2). An warmen Tagen heizen sich sonnenexponierte Flächen sehr stark auf, während die Temperaturen in beschatteten Bereichen relativ niedrig bleiben (Tab. 2, v.d. HEIDE 1991). Die maximalen Tagestemperaturen im Schatten entsprechen etwa den in besonnten Bereichen in 5 cm Tiefe auftretenden maximalen Torftemperaturen.

Tab. 2: Lufttemperaturen: Minima am Boden (= Lmin a.B.) und Maxima im Schatten (= Lmax i.Sch.) im Eversten Moor, Nistbereich 1 (= N1, s. Abb. 1) im Vergleich mit Angaben der Wetterstation Oldenburg (= OL); und Minima (= B5min) und Maxima (= B5max) der Bodentemperaturen in 5 cm Tiefe in N1 (Angaben in °C, Minima beziehen sich auf die vorhergegangene Nacht des angegebenen Tages)

1992	Lmin a.B.		Lmax i.Sch.		B5min N1	B5max N1
	N1	OL	N1	OL		
19.5.	8.1	8.2	17.6	23.7	13.2	23.7
20.5.	6.6	8.9	23.7	24.6	13.6	19.9
21.5.	-	10.2	25.0	27.0	-	25.0
22.5.	9.3	10.7	24.8	28.6	15.3	26.1
23.5.	11.6	13.8	27.4	28.7	17.0	25.2
25.5.	9.8	11.2	26.4	25.3	15.9	24.7
26.5.	8.1	9.1	23.7	22.9	15.1	23.9
27.5.	9.3	11.1	21.7	23.7	14.9	21.4

### 3. Methodik

Zur individuellen Markierung der einzelnen Tiere wurden auf den hinteren Tergiten oder/und dem Mesonotum ein bis zwei verschiedene Modellbaufarben mit umgebogenen Briefklammern oder dünnen Pfeifengrashalmen aufgetragen. Die hinteren Tergite lassen sich einfacher markieren als der Thorax (Gefahr der Verklebung der Flügelschuppen), zumal es oft möglich ist, das Abdomen von im Nest befindlichen ♀♀ (z.B. beim Verschluß oder bei der Verteidigung des Nestes) zu kennzeichnen. Eine Markierung der Vorderflügelenden wurde nur in wenigen Fällen durchgeführt, da diese oft untereinander oder mit den Hinterflügeln in Berührung kommen und dann bei noch nicht völlig abgetrockneter Farbe verkleben. 1992 konnten im Nistbereich 1 (Abb. 1) nicht alle Nestgründerinnen individuell markiert werden. In voneinander getrennten Teilbereichen erhielten deshalb einige bereits Nester versorgende ♀♀ die gleiche Kennzeichnung. Hier wurde auch auf eine Markierung weiblicher Nachkommen verzichtet, um die Zahl langlebiger ♀♀ besser ermitteln zu können. Die Nester wurden mit etwa 2 cm vom Eingang plazierten 'Dachnägeln' (Länge 2.5 cm) gekennzeichnet und erhielten auf dem 1 cm breiten Nagelkopf die gleiche Farbkombination wie die (zuerst markierte) Nestgründerin.

Die Unauffälligkeit der ♀♀ und die oft versteckt angelegten Nester machten es erforderlich, Nestein- und ausflüge durch über die Nester gestellte Gläser zu kontrollieren. Dies hatte keinen nachweisbaren Einfluß auf das Verhalten der ♀♀. Es mußten allerdings auch die abgedeckten Nester ständig kontrolliert werden, da z.B. bei hohen Temperaturen die Tiere innerhalb einer Minute unter den Gläsern verenden können. Methodische Probleme ergaben sich vor allem dadurch, daß verstreute Aggregationen mit geringer Nestdichte bei *L. fratellum* offenbar die Regel sind. Zudem wird mindestens eine Woche benötigt, um innerhalb eines wenige m<sup>2</sup> großen Bereichs einen Überblick über die Zahl der oft unauffällig angelegten Nester zu erhalten. In den Jahren 1989/90 konzentrierte sich die Untersuchung auf eine möglichst lückenlose Aufzeichnung der Aktivitäten an einzelnen Nestansammlungen. Für permanente Kontrollen stand hierbei zwangsläufig nur eine relativ geringe Zahl von Nestern innerhalb eines überschaubaren Areals zur Verfügung. Seit 1992 werden gezielt die besonderen Aspekten in der Bionomie von *L. fratellum* untersucht.

Die einzelnen Untersuchungsgebiete wurden an folgenden Tagen aufgesucht:

N-Moslesfehn 1889: 15.-18.5., 21.-28.5., 10.-21.6., 25.6., 27.6., 5.-8.7., 12.7., 19.7., 21.7., 25.7., 6.8., 9.8., 14.-15.8., 18.-19.8., 21.8., 7.-8.9., 18.9.

1990: 2.4., 25.-26.4., 2.-7.5., 29.-30.5., 20.6., 20.7.

Eversten Moor 1992: 9.4., 10.4. (Gellen), 4.-5.5., 14.5.-16.5., 17.5. (Gellen), 18.-23.5., 25.-27.5., 6.6., 10.6., 16.6., 25.6., 27.6., 29.-30.6., 8.-9.7., 19.-23.7., 30.7., 19.8., 28.8. (Gellen), 11.9.

### 4. Determination, Systematik und Nomenklatur

Unter den bisher 28 ♂♂ (gefangen bzw. aus Nestern erhalten) befand sich keines der für NW-Deutschland zu erwartenden Art *L. subfulvicorne austriacum* EBMER 1974. Von *L. fratellum* ist diese Art mit Sicherheit nur durch Genitaluntersuchungen zu unterscheiden (vgl. SVENSSON et al. 1977, EBMER 1988). Hiervon abgesehen läßt sich *L. fratellum* bei einiger Übung auch im Gelände gut ansprechen. So fallen die ♂♂ sofort durch die im Vergleich zum übrigen Körper besonders langen Fühler auf (Abb. 3). Neben der Größe können bei den ♀♀ mit bloßem Auge weitere charakteristische

Merkmale erkannt werden (u.a. die dunkel gefärbten Tergitendränder, die kaum auffallenden basalen Seitenflecken, das lange, gekantete Propodeum und das besonders matt erscheinende Mesonotum).

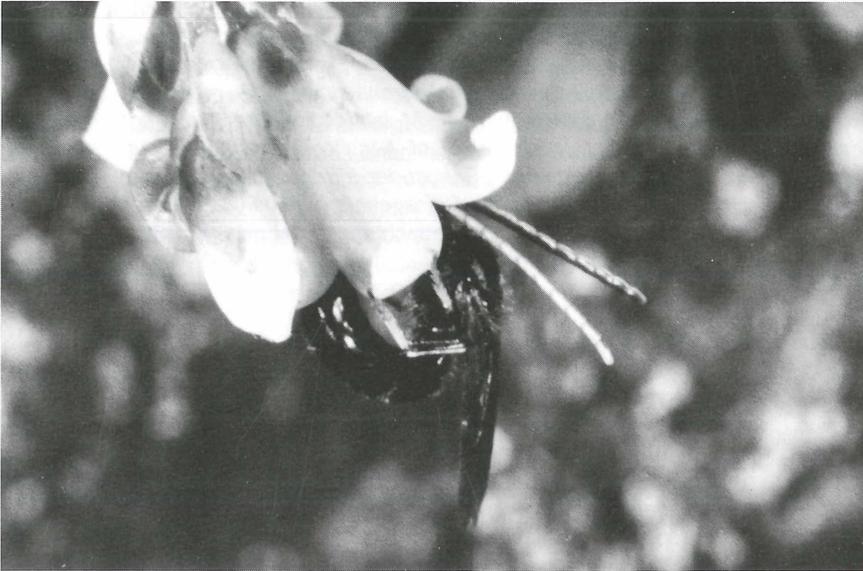


Abb. 3: Männchen von *Lasioglossum fratellum* beim Blütenbesuch an *Vaccinium vitis-idea*

Die aus rund 20 bekannten Arten bestehende Gruppe von *L. fulvicorne* s.l. (bestehend aus der *L. fratellum*-, *L. fulvicorne*- und *L. nigrum*-Gruppe) hebt sich durch eine Reihe morphologischer (und enzymatischer) Merkmale relativ deutlich von der sehr artenreichen *L. calceatum*-Gruppe s.l. ab (EBMER pers. Mitt., SVENSSON et al. 1977, PACKER 1991). Die genannten Gruppen gehören (zusammen mit einigen weiteren) zu den 'carinat'-*Evylaeus*, die sich u.a. durch ein gekantetes Propodeum auszeichnen.

In der Regel wird bei den im Text erwähnten Bienenarten auf die Angabe des Autorennamens verzichtet. Die Nomenklatur dieser Arten läßt sich bis auf *Ceratina japonica* COCKERELL, *Augochlorella persimilis* (VIERECK), *A. striata* (PROVANCHER), *L. apristum* (VACHAL), *L. cinctipes* (PROVANCHER), *L. duplex* (DALLA TORRE), *L. nupricola* SAKAGAMI ('Japan Et. spec. 3' bei SVENSSON et al. 1977), *L. problematicum* (BLÜTHGEN), *L. trispine* (VACHAL), *L. umbripenne* (ELLIS), *S. kathleenae* EICKWORT, *S. minor* ROBERTSON und *S. pimpinellae* ROBERTSON den Arbeiten von EBMER (1988), SVENSSON et al. (1977) und WESTRICH (1989) entnehmen.

##### 5. Verbreitung und Biotopbindung von *L. fratellum*

Die Nominatform von *L. fratellum* ist in der westlichen Paläarktis verbreitet: von England nach Osten bis in die Karpaten-Ukraine; in Skandinavien bis über den Polarkreis; in Mitteleuropa vor allem in den Mittelgebirgen und Alpen (bis 2200 m Höhe); in Südeuropa (Spanien, Jugoslawien, Griechenland) nur in höheren Gebirgen (WESTRICH 1989, EBMER 1988, Verbreitungskarte in SVENSSON et al. 1977). Das aus Nordkorea beschriebene Taxon *betulae* EBMER 1978 wurde aufgrund der kaum unterscheidbaren ♀♀ und der allopatrischen Verbreitung als Subspezies zu *L. fratellum* gestellt (EBMER 1988).

In SW-Deutschland wurde *L. fratellum* bisher nur in Wald- und Mooregebieten des Schwarzwaldes und der Baar ermittelt. Im Gegensatz zu *L. fulvicorne* scheint sie weiträumig offene, trockene Biotope fast völlig zu meiden. Die Angabe von WESTRICH (1989), daß *L. fratellum* an Waldwegen, Waldrändern und auf Lichtungen, nicht aber im geschlossenen Wald festzustellen ist, trifft auch auf NW-Deutschland zu. Mit auffallend großen Individuenzahlen wurde diese Art in einigen degenerierten Hochmoorresten festgestellt (HAESLER 1978, 1987, v.D. HEIDE 1991).

6. Ergebnisse

6.1 Im Torf nistende Bienenarten

Neben den bereits im Hochmoorrest bei Nordmoslesfehn nistend angetroffenen Arten *Halictus rubicundus*, *Lasioglossum albipes*, *L. calceatum*, *L. fratellum*, *L. punctatissimum* und *L. zonulum* (v.d. HEIDE 1991), konnten im Eversten Moor auch einige im Torf angelegte Nester von *Halictus tumulorum*, *Andrena clarkella*, *A. ruficrus* und *Macropis labiata* ermittelt werden. An den Nestern von *M. labiata* flog *Epeoloides coecutiens*; die Blutbiene *S. gibbus* trat bei *H. rubicundus* auf. Aus einem Nest von *L. punctatissimum* wurde *Nomada sheppardana* gezogen. *Sphecodes ferruginatus* liegt aus mehreren Nestern von *L. albipes* vor. Die Grabwespe *Crossocerus pusillus* (LEPELETIER & BRULLÉ) nistete in einer Torfstichwand. Auf einige Beobachtungen bei den genannten Arten wird im folgenden zurückgegriffen.

6.2 Lebenserwartung und Lebenszyklus von *L. fratellum*

Die bisherigen Untersuchungen belegen eine ungewöhnlich lange Lebensspanne der ♀♀ von *L. fratellum*: 1989 standen 15 Nester versorgende ♀♀ unter Kontrolle, von denen 7 ♀♀ Mitte Juli 1989 noch lebten. 5 dieser 7 ♀♀ konnten im Frühjahr 1990 in ihren alten Nestern wiederentdeckt werden (das Nest eines der beiden anderen ♀♀ war im September 1989 ausgegraben worden). 4 der 5 ♀♀ nahmen die Nestversorgung wieder auf und 3 ♀♀ waren nachweislich reproduktiv. Furchenbienenarten mit mehr als ein Jahr reproduktiven ♀♀ wurden bisher selten festgestellt (s. Kap. 7). Da die ♂♂ von *L. fratellum* nach ihrem Schlupf die Nestaggregationen verließen (6.7), konnten im Freiland keine Daten über deren Lebenserwartung ermittelt werden. In Gefangenschaft lebte ein am 1.7.92 geschlüpftes ♂ 87 Tage lang. Ein den Winter überlebendes ♂ wurde nicht festgestellt.

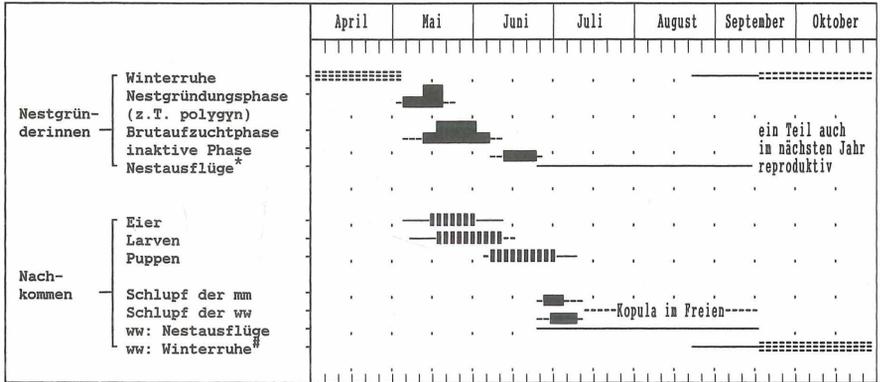


Abb. 4: Lebenszyklus von *L. fratellum* (im Untersuchungsjahr 1992, ww = Weibchen, mm = Männchen; \* = im Juli 1989 nach dem Erscheinen der Nachkommen Pollensammelflüge von einigen Nestgründerinnen registriert, # = Winterruhe der weiblichen Nachkommen im Geburtsnest oder in selbstgegrabenen Quartieren)

Der weitgehend solitäre Lebenszyklus von *L. fratellum* kann in eine Überwinterungs-, Nestgründungs- und Brutaufzuchtphase und in eine Phase ab dem Erscheinen der Nachkommen unterteilt werden (Abb. 4). Nicht völlig geklärt ist, ob es auch nach dem Schlupf der Nachkommen gelegentlich (und in geringem Ausmaß) zu weiterer Brutproduktion der Nestgründerinnen kommt (6.7).

6.3 Überwinterung und Nestgründungsphase

Bei *L. fratellum* und den meisten anderen Furchenbienenarten verlassen - im Gegensatz zu vielen Arten anderer Bienenfamilien - die Nachkommen (der letzten Brut) noch vor

dem Winter die Geburtsnester. Da die ♂♂ bald nach der Paarung sterben, sind zu Beginn eines Jahres nur die aus der Winterruhe erscheinenden ♀♀ anzutreffen. Bei *L. fratellum* überwintern die ♀♀ z.T. gemeinsam am Ende eines unter dem ehemaligen Nest angelegten (manchmal verzweigten) Ganges. Ein Teil der weiblichen Nachkommen verbringt den Winter aber auch einzeln in selbstgegrabenen Quartieren, die sich zumindest z.T. in der Nähe des Geburtsnestes befinden. In der Gellener Torfmöörte konnten am 10.4.92 neben zahlreichen ♀♀ von *L. albipes* auch 3 noch inaktive ♀♀ von *L. fratellum* in 17-20 cm Tiefe festgestellt werden. An der gleichen Stelle hatten sich ♀♀ von *L. calceatum* bereits bis in 10-7 cm Tiefe vorgegraben. In mehreren Aggregationen von *H. rubicundus* im Eversten Moor wurden einen Tag zuvor bereits offene Überwinterungsquartiere (wohl ehemalige Nester) ermittelt, in denen sich in 2-5 cm Tiefe in der Regel mehrere (2-4) ♀♀ unmittelbar nebeneinander befanden. Dies entspricht nicht der Angabe von YANEGA (1988, 1989), nach der alle ♀♀ einer New Yorker Population von *H. rubicundus* zur Überwinterung die Aggregationen verließen und im Frühjahr wieder an diese zurückkehrten und einzeln Nester gründeten.

1990 wurde ein einzelnes *L. fratellum*-♀ am 2.4. bei der Nektaraufnahme an *Vaccinium myrtillus* beobachtet. An einer aus dem Vorjahr bekannten, sonnenexponierten Aggregation traten die ersten ♀♀ am 25.-26.4. (davon einige bereits mit Pollen) und zahlreich ab dem 1.5. auf. An einer anderen, stärker beschatteten (und deshalb später abgetrockneten) Nestansammlung wurden die ersten Aktivitäten erst am 2.5. ermittelt. 1989 und 1992 wurde ein ähnlich frühes Erscheinen durch kühleres und regnerisches Wetter besonders in der zweiten Aprilhälfte verhindert (Kap. 2). So waren am 4.-5.5.92 im Vergleich zum 14.5. erst relativ wenige ♀♀ vertreten und es konnte nur ein ♀ mit Pollen festgestellt werden. Entsprechend ihrem früheren Erscheinen aus der Winterruhe waren viele ♀♀ von *L. calceatum* und *H. rubicundus* am 4.-5.5.92 schon mit der Versorgung der Nester beschäftigt.

Für etwa 3-5 Tage (1989: 15.-17.5., 1990: 1.-4.5., 1992: 14.-18.5.) ist an den *L. fratellum*-Aggregationen die größte im Jahresverlauf zu beobachtende Aktivität festzustellen, die abgesehen von bereits intensiv Nester versorgenden ♀♀ überwiegend auf noch nicht pollensammelnde, auf der Suche nach geeigneten Nistplätzen befindliche ♀♀ zurückgeht. Hierbei verläßt offensichtlich ein Teil der ♀♀ die Überwinterungsbereiche. So konnten 1992 im Nisthabitat 1 etwa 55 % der 85 vom 4.-18.5. markierten ♀♀ anschließend nicht mehr festgestellt werden. Nach einigen Tagen traten in einer Aggregation nur noch wenige nicht Nester versorgende ♀♀ auf.

Nicht alle ♀♀ graben neue Nester, ein Teil nutzt die Überwinterungsquartiere oder die vorjährigen Nester. In alten Nestern, in denen mehrere ♀♀ den Winter verbrachten, kann es zu einer gemeinsamen Nestgründung kommen, allerdings scheint der Anteil polygyner Nester von Jahr zu Jahr sehr zu variieren: Von den 16 im Jahr 1990 kontrollierten Nestern wurden 13 einzeln und drei Nester durch zwei ♀♀ gegründet. 1989 wurde eine polygyne Nestgründung in keinem der 15, 1992 nur in zwei der etwa 55 intensiver beobachteten Nester ermittelt. In einem 1989 und in zumindest einem 1992 ausgegrabenen Nest läßt die ungewöhnlich hohe Zahl angelegter Zellen auf eine (zeitweilige) Zusammenarbeit mehrerer ♀♀ schließen (vgl. 6.5). Bei einem der drei im Frühjahr 1990 gefundenen polygynen Nester fand die Nestgründung durch Mutter und Tochter statt; in den anderen Fällen kann das Verwandtschaftsverhältnis nicht angegeben werden.

#### 6.4 Brutaufzuchtphase

Nach Etablierung der Nester (6.3) ist die Nestversorgungsaktivität von *L. fratellum* bei günstiger Witterung über einen Zeitraum von etwa 15-18 Tagen am intensivsten, anschließend geht sie immer stärker zurück (s.a. 6.5). Der Großteil der ♀♀ bleibt dann über Tage in den Nestern und nimmt die Versorgung neuer Zellen nur noch sporadisch auf. 1989 machte sich diese Erscheinung aufgrund einer längeren Schlechtwetterperiode zwischen dem 27.5. und 11.6. erst verzögert bemerkbar. Die letzten mit Pollen ins

Nest zurückkehrenden ♀♀ wurden 1989 am 21.6., 1992 im Nistbereich 1 bereits am 6.6. registriert. In einem anderen Bereich ergaben Ausgrabungen, daß einige ♀♀ zwischen dem 10. und 16.6.92 noch Nester versorgt haben müssen.

Die Sammelaktivität der ♀♀ von *L. fratellum* kann sich prinzipiell über den ganzen Tag erstrecken (8 bis 18 Uhr wahrer Ortszeit). Oft aber führen unterschiedliche Sonnenexposition und Beschattung durch Bäume (auch innerhalb eines Nistbereichs) zu deutlichen Differenzen der diurnalen Aktivität einzelner ♀♀. So waren ♀♀ am östlichen Rand eines Birkenbruches in Nordmoslesfehn im Mai fast ausschließlich am Vormittag bis etwa 12-13 Uhr aktiv, während am westlichen Waldrand die Versorgung der Nester erst zu dieser Zeit begann. Unabhängig von der Witterung verursacht zudem die Anlage einer neuer Brutzelle (s.u.) oft eine Verzögerung des Beginns der Sammelaktivität. Die Öffnung der Nester setzt bei einer (in 5 cm Tiefe gemessen) Torftemperatur von 15.5-16.0 °C ein, ab etwa 16.0 °C beginnen die ersten ♀♀ mit Nestausflügen. Die geringsten im Schatten gemessenen Lufttemperaturen, bei denen ♀♀ im Freien aktiv waren, lagen bei 14.5-16 °C. Da aber *L. fratellum* beschattete Bereiche meidet, dürften die zur Aufrechterhaltung des Flugbetriebs nötigen Lufttemperaturen bei mindestens 20 °C (in der Sonne) liegen.

Anders als die anderen ermittelten Furchenbienenarten sammelt *L. fratellum* fast ausschließlich innerhalb der eigentlichen Hochmoorbereiche Nahrung. *Vaccinium vitis-idaea* stellt hierbei die bei weitem bevorzugte Nektar- und Pollenquelle dar (v.d. HEIDE 1991). Zur Versorgung einer Zelle werden 9-11 Pollensammelflüge und 1-2 (selten 3) zusätzliche Nektarsammelflüge benötigt. Im Mai bleiben die ♀♀ (unabhängig von der Witterung) nach Bevorratung einer Zelle mindestens einen Tag (oft 2 Tage, im Juni auch länger) im Nest. Bei günstiger Witterung werden im Mai maximal 10 und durchschnittlich 4.5 Pollensammelflüge pro Tag ausgeführt (ohne Berücksichtigung der im Nest verbrachten Tage, aber einschließlich der Tage, an denen nur noch wenige Flüge zur Fertigstellung eines ganzen Pollenvorrats nötig waren). Die noch ab dem 12.6.89 aktiven ♀♀ (s.o.) versorgten maximal 2 Zellen. Hieraus ist zu schließen, daß ein einzelnes *L. fratellum*-♀ bei einem annähernd optimalen Verlauf der Nestversorgungsphase innerhalb der ersten 21 Tage maximal 6-7 Zellen und anschließend möglicherweise noch einmal 2 Zellen anlegen kann. Somit ist nach dem gegenwärtigen Kenntnisstand kaum eine Versorgung von mehr als 9 Zellen pro Jahr durch ein einzeln arbeitendes ♀ zu erwarten.

Die bisherigen Daten deuten darauf hin, daß in polygynen Nestern von *L. fratellum* nur eine geringe (oder keine) Arbeitsteilung und Kastendifferenzierung zwischen den ♀♀ ausgeprägt ist. So unternahmen in zwei der 1990 untersuchten pleometrotischen Nester beide ♀♀ regelmäßig Pollensammelflüge (beim Mutter-Tochter-Nest konnte nur ein Pollensammelflug der Tochter ermittelt werden). In einem Fall verließen beide ♀♀ am 26.4. jeweils einmal das Nest und kehrten ohne Pollen heim. Am 2.5. wurde morgens ein frischer Tumulus festgestellt, anschließend begannen beide ♀♀ mit Pollensammelflügen. Die Pollensammelaktivität beider ♀♀ setzte sich bis zum 7.5. fort, wobei sie auch gleichzeitig außerhalb des Nestes anzutreffen waren. Bei der Nestausgrabung am 29.5. hielt sich nur ein ♀ im Nest auf. Alle fünf angelegten Zellen befanden sich in einem gemeinsamen Hohlraum (Abb. 7c). In 4 der 5 angelegten Zellen (Zelle 1 verpilzt) wurden fast gleichaltrige, postdefäkierende Larven festgestellt. Offen bleibt, ob auch eine deutlichere Arbeitsteilung (Eierlegen versus Nestversorgung) zwischen den ♀♀ auftreten kann. Es gibt verschiedene Hinweise (u.a. spät einsetzende Nestgründungen einzelner ♀♀), daß sich zumindest einige der polygynen Gemeinschaften von *L. fratellum* nach relativ kurzer Zeit auflösen.

#### 6.5 Reproduktionsrate und Geschlechterverhältnis

Zur Ermittlung der im Jahr 1992 pro Nest angelegten Zellen können 24 nach dem 6.6.92 in verschiedenen Bereichen ausgegrabene Nester (mit insgesamt 114 Zellen) herangezogen werden. Hierbei sind vorgefundene Zellen ohne Nahrungsvorrat mitberücksichtigt: Im Mittel wurden pro Nest 4.75 ( $\pm$  2.3) Zellen angelegt (Abb. 5). Die Zellzahl pro Nest ist zumeist mit der Zahl der pro ♀ angelegten Zellen gleichzusetzen; es ergeben

sich aber zwei (einander gegenläufige) Ausnahmen: (1) Einzelne ♀♀ geben ihr zuerst angelegtes Nest auf und gründen an anderer Stelle ein neues. (2) Bei einem am 25.6. ausgegrabenen Nest mit 12 Zellen weist auch das nur geringfügig verschiedene Alter der Entwicklungsstadien auf eine (zeitweilige) Zusammenarbeit von mehr als einem ♀ hin. Das gleiche könnte für ein am 6.6.92 ausgegrabenes Nest mit 9 Zellen (in 3 Zellen postdefäkierende Larven) zutreffen. Ein am 18.9.89 ausgegrabenes Nest, das erst ab dem 27.6. (zum Zeitpunkt des Schlupfes der Nachkommen) genau kontrolliert wurde, enthielt 11 Zellen.

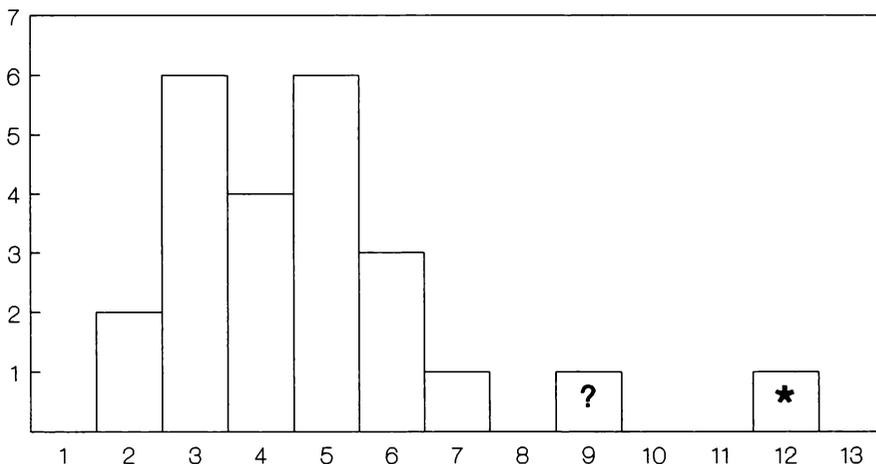


Abb. 5: Zahl der von *L. fratellum* im Jahr 1992 angelegten Brutzellen (nach Ausgrabungen ab dem 6.6.92; ★ = sehr wahrscheinlich, ? = möglicherweise polygynes Nest)

Aus dem Alter der vorgefundenen Entwicklungsstadien ergibt sich (nach Abzug von 8 zu einem unbekanntem Zeitpunkt bestifteten Zellen mit früh abgestorbenem Inhalt), daß 80 % aller Zellen bis Ende Mai 1992 angelegt wurden (im Mittel 3.8 pro Nest). In fünf am 25.5.92 ausgegrabenen Nestern fanden sich  $3 (\pm 1)$  Zellen. Drei im Jahr 1989 durchgehend kontrollierte ♀♀, die bis zum 20.-21.6. Nester versorgten, legten 5-6 Zellen an (hiervon 3-4 im Mai).

Im Jahr 1992 konnte das Geschlecht von 48 bis zur Puppe bzw. zur Imago entwickelten Individuen (aus 18 Nestern mit zusammen 90 Zellen) bestimmt werden: Mit 23 ♂♂ zu 25 ♀♀ trat ein annähernd ausgeglichenes Verhältnis auf. Zudem entwickelten sich in drei Nestern insgesamt zwei ♂♂ und ein ♀ von *Sphecodes hyalinatus*. Da Eier und viele Larven (besonders solche mit noch nicht aufgezehrtem Nahrungsvorrat) nicht bis zum Puppenstadium gezogen werden konnten, lassen sich die in einzelnen Nestern aufgetretenen Geschlechtsverhältnisse nicht genau angeben. Ein auffälliges Ungleichgewicht der Geschlechter in den Nestern ist für 1992 jedoch nicht festzustellen. 1989 wurde der Schlupf von Nachkommen bei 4 Nestern mittels ganztägig über die Nesteingänge gestellte Gläser kontrolliert. Mit nur einem ♂ zu 19 ♀♀ ergab sich ein sehr deutliches Ungleichgewicht zugunsten der ♀♀. So schlüpften aus dem oben erwähnten 11-zelligen Nest ausschließlich ♀♀.

#### 6.6 Mortalität und Brutparasitismus

Der Einfluß einzelner Mortalitätsfaktoren auf den Reproduktionserfolg von *L. fratellum* kann bisher nicht quantitativ abgeschätzt werden. Die vorliegenden Daten und die bei der Weiterzucht ausgegrabener Nester gemachten Erfahrungen lassen aber folgende Aussagen zu: Eine z.B. durch anhaltende Regenfälle verursachte hohe Feuchtigkeit kann zu einer raschen Verpilzung von Nahrungsvorräten in den Brutzellen führen. Hier-

durch sind in erster Linie jüngere Entwicklungsstadien betroffen, während sich prädefäkierende Larven und ältere Stadien z.T. noch entwickeln können. Postdefäkierende Larven und Puppen sterben hingegen oft bei hoher Lufttrockenheit kurz vor oder während der Häutung ab. In (früh) verwaisten Nestern entwickelt sich oft keine Brut. Zum Teil werden solche Nester von Ameisen (*Formica fusca*, *Lasius niger* u.a.) ausgeräumt, zum anderen ist bei der Ausgrabung oft eine starke Verpilzung des Zellklusters festzustellen. Hierbei kann der Pilzbefall sowohl Folge als auch Ursache der Verwaisung sein (ausbleibende Pflege bzw. Aufgabe des Nestes durch die Nestgründerin). 1989 entwickelte sich nur ein ♂ in insgesamt 5 verwaisten bzw. verlassenen Nestern.

Eine Parasitierung der Imagines von *L. fratellum* bzw. eine Überwältigung durch räuberische Tiere wurde bisher nicht direkt beobachtet. In zwei Fällen konnte allerdings der Abtransport eines toten ♀ durch Arbeiterinnen von *Formica rufa* festgestellt werden. In auffallend vielen Brutzellen traten 1992 kommensalisch lebende (noch nicht determinierte) Milben auf, die die Entwicklungsstadien von *L. fratellum* aber offensichtlich nicht schädigten. In der Nestgründungsphase war nahezu jedes im Freien gefangene ♀ von *L. fratellum* (und von *S. hyalinatus*) mit diesen Milben besetzt.

*Sphecodes hyalinatus* war ein in allen Untersuchungsjahren häufig auftretender Cleptoparasit von *L. fratellum*. *L. albipes* und die anderen Furchenbienenarten wurden von dieser Blutbiene nicht parasitiert. In der Nestgründungsphase 1992 kam in Bereich 1 etwa ein ♀ von *S. hyalinatus* auf 6 ♀♀ von *L. fratellum*. Aus der Zahl gezogener Individuen (3 von *S. hyalinatus* gegenüber 48 von *L. fratellum*) ergibt sich nicht die tatsächlich aufgetretene Parasitierungsrate, da *S. hyalinatus* erst nach 10-14 Tagen verstärkt zur Eibalage kommt (s.u.). In ausgegrabenen Nestern können die jüngeren Entwicklungsstadien aber weniger häufig bis zum Puppenstadium herangezogen werden als solche, die zu einem früheren Zeitpunkt bestiftet wurden.

Im Frühjahr erscheinen die ♀♀ von *S. hyalinatus* zur selben Zeit wie die Nestgründerinnen von *L. fratellum* (26.4.90, 4.5.92). Sehr wahrscheinlich verbringen sie den Winter in den Quartieren des Wirts. Zunächst sind die ♀♀ noch oft und über den ganzen Tag auf der intensiven Suche nach Wirtsnestern anzutreffen. Hierbei dringen sie immer wieder kurz in schon bekannte, meist von den Besitzerinnen zur Nahrungsbeschaffung verlassene Nester ein. Manchmal halten sie sich aber auch lange im Nesteingang auf und scheinen auf die Rückkehr des Wirtsweibchens zu warten. Während die Nestanwesenheit von *S. hyalinatus* bei einigen ♀♀ von *L. fratellum* keine wahrnehmbare Verhaltensänderung auslöst, reagieren andere ♀♀ besonders in dieser ersten Zeit stark irritiert (sofortiges Zurückweichen am Nesteingang, mehrmaliges Verlassen der Aggregation). Betreten diese ♀♀ (nach z.T. mehrmaligen Anläufen) das Nest, tauchen sie immer wieder kurzzeitig am Nesteingang auf und machen einen unruhigen Eindruck. Ausgesprochen aggressives, mit Flucht oder Vertreibung verbundenes Verhalten (von einer der beiden Seiten) konnte aber auch in diesen Fällen nicht ermittelt werden. Zudem versuchen im Nest befindliche *L. fratellum*-♀♀ nicht (mit dem Abdomen) einem eindringenden *S. hyalinatus*-♀ den Zutritt zu versperren, wie dies z.B. gegenüber Ameisen fast augenblicklich der Fall ist.

Über Nacht halten sich die ♀♀ von *S. hyalinatus* in den Wirtsnestern auf, in die sie am frühen Abend eindringen und die sie am Morgen in der Regel noch vor der Besitzerin wieder verlassen. Oft verbringen sie mehrere Nächte in den selben Nestern. Bei diesen Nestern ist z.T. ein nur loser Eingangverschluss festzustellen, der wahrscheinlich vom Kuckucks-♀ herrührt. Nach etwa 10-14 Tagen gehen die Aktivitäten der ♀♀ von *S. hyalinatus* außerhalb der Wirtsnester deutlich zurück. Umso häufiger sind sie in der Brutkammer von ausgegrabenen Nestern nachzuweisen. Auch bei Nestanwesenheit des Kuckucks unternehmen die *L. fratellum*-♀♀ Nahrungsbeschaffungsflüge. Irritationen sind nur noch selten festzustellen. Ob die ♀♀ von *L. fratellum* bei fertig bevorrateten Brutzellen in irgendeiner Weise die Eiablage von *S. hyalinatus* zu verhindern versuchen, bedarf noch der Klärung. Im Vergleich zu *L. fratellum* schlüpft der überwiegende Teil der Nachkommen von *S. hyalinatus* (aufgrund der meist späteren Eiablage) etwas verzögert. Die ♀♀ des Kuckucks sind anschließend nur noch gelegentlich im Freien anzutreffen.

Die ♂♂ patrouillieren intensiv und fast ausschließlich an den Wirtsnestern und dringen offenbar auf der Suche nach ♀♀ auch in diese ein.

### 6.7 Schlupf der Nachkommen und Bionomie bis zur Winterruhe

Bis zum Erscheinen der ersten Nachkommen tritt eine inaktive Phase ein, in der die Nester von den Gründerinnen kaum mehr verlassen werden (1992 Bereich 1: ab dem 10.6, 1989 ab dem 21.6). Bei in diesem Zeitraum ausgegrabenen Nestern ist bereits der in die Tiefe führende Gang festzustellen (Abb. 7e), der der Nestgründerin und einem Teil der weiblichen Nachkommen zur Überwinterung dient.

Die ersten geschlüpften Nachkommen wurden 1992 am 25.6. im Bereich 1 festgestellt. Am gleichen Tag schlüpfen auch ein ♀ und ein ♂ aus den nach dem Ausgraben bei Raumtemperatur aufbewahrten Brutzellen. Die meisten (15 von 31 aufgezogene) Imagines schlüpfen zwischen dem 28.6. und 1.7.; als letztes ein ♀ am 10.7. Hierbei war eine schwach ausgeprägte Proterandrie festzustellen: vom 25.-30.6. schlüpfen 10 ♂♂, 7 ♀♀ und vom 1.-10.7. 5 ♂♂, 9 ♀♀ (Abb. 6). Der Schlupf jeweils eines *Sphecodes hyalinatus*-♂ erfolgte am 9.7. bzw. 10.7. Im Jahr 1989 verließen die meisten Nachkommen zwischen dem 5. und 12.7. die unter Kontrolle stehenden Nester (darunter nur ein ♂). Drei vom 21.-25.7. zum ersten Mal festgestellte weibliche Nachkommen dürften aus erst in der zweiten Junihälfte bestifteten Brutzellen gestammt haben.

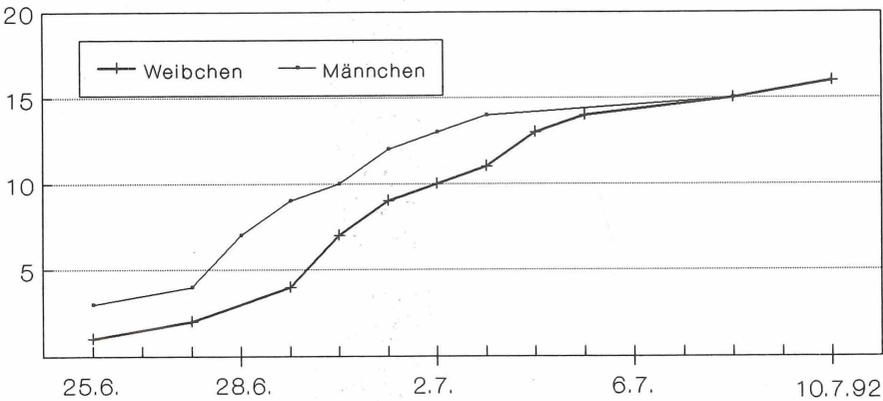


Abb. 6: Schlupf von Nachkommen und Proterandrie in 1992 ausgegrabenen Nestern von *L. fratellum*

1992 konnten nach dem Erscheinen der Nachkommen keine pollensammelnden ♀♀ mehr festgestellt werden. Die Nestgründerinnen und die weiblichen Nachkommen verließen nur noch selten die Nester, um sich selbst mit Nektar zu versorgen. 1989 führten hingegen 4 von 7 der verbliebenen bekannten Nestgründerinnen (NG) noch einige Pollensammelflüge (P) durch. In drei dieser Nester befanden sich zu diesem Zeitpunkt auch Töchter. In einem Fall kehrte auch ein weiblicher Nachkomme mit Pollen ins Nest zurück:

NG 1: 2 P am 7.7., 1 P 8.7., 1P 21.7.; am 8.7. 1 P von einer der 3 Töchter (!)

NG 2: 2 P am 6.7., 1 P 25.7. (zwei Töchter im Nest)

NG 3: 3 P am 21.7., 2 P 25.7., 1 P 15.8. (11 Töchter)

NG 4: 2-3 P am 12.7., 5 P 21.7., 4 P 25.7. (zuvor keine Nachkommen)

In den ersten drei Fällen könnte der Pollen nicht zur Brutproduktion sondern zur Eigenversorgung der Nestgründerin (und/oder der anderen im Nest befindlichen ♀♀) gedient haben. Zumindest im vierten Fall fällt jedoch die hohe Zahl der (pro Beobachtungstag) durchgeführten Sammelflüge auf. Das Nest dieses erst am 15.6. beim Blütenbesuch markierten ♀ wurde am 19.6. entdeckt. Ob tatsächlich eine Brutproduktion stattgefunden hat, muß offen bleiben, da das Nest weder ausgegraben noch ein späterer Schlupf

von Nachkommen festgestellt wurde. NG 1, 2 und 4 (und zwei andere im Juli-August 1989 nicht beim Pollensammeln beobachtete NG) überwinterten (s. 6.2) und gründeten auch 1990 Nester (das Nest von NG 3 wurde am 18.9.89 ausgegraben).

Zumindest in der ersten Zeit nach ihrem Schlupf kehrt der Großteil der weiblichen Nachkommen nach gelegentlichen Ausflügen ins Geburtsnest zurück. Sie bewachen auch das Nest und verteidigen dieses z.B. gegen eindringende Ameisen. Ab etwa Anfang August beginnt ein Teil der weiblichen Nachkommen mit der Anlage eigener Überwinterungsquartiere.

Im Gegensatz zu den ♂♂ des Kuckucks *S. hyalinatus* patrouillieren die ♂♂ von *L. fratellum* so gut wie nicht an den Nestaggregationen. Sie legen ihre großen, wenig festgelegten Flugbahnen vielmehr bevorzugt über (in der zweiten Blühphase stehenden) Beständen von *Vaccinium vitis-idea* an. Hierbei besuchen sie häufig Blüten (Abb. 3). Erspäht ein ♂ von *L. fratellum* ein blütenbesuchendes ♀, so fliegt es langsam an dieses heran und schwebt mehrere Sekunden lang mit vorgesteckten Fühlern und in einem Abstand von etwa 10-15 cm um die entsprechende Blüte. Den Bewegungen des ♀ folgend, verlagert es dabei immer wieder ruckartig die Position vor der Blüte, bis es sich in einem günstigen Moment plötzlich auf das ♀ stürzt. Da ein ♀ häufig bereits vorher die Blüte verläßt, wird es vom ♂ oft über mehrere Blütenbesuche hinweg verfolgt, bevor das ♂ einen Kopulationsversuch unternimmt. Eine erfolgreiche Kopula wurde nicht beobachtet; bereits begattete ♀♀ wehrten die ♂♂ ab und flogen davon.

#### 6.8 Nester

Nestansammlungen von *L. fratellum* können in täglich zumindest zeitweise besonnten, nicht oder spärlich bewachsenen Torfflächen gefunden werden (Abb. 2). Hierbei wird sowohl gewachsener als auch aufgeschütteter Torf besiedelt. Oft legen die *L. fratellum*-♀♀ (manchmal auch ♀♀ von *L. albipes*) die Nester in vertikalen Torfstich- und Grabenwänden an. Hierdurch erhöht sich die Zahl potentieller Nistbereiche im Vergleich mit anderen Furchenbienenarten deutlich. In den einzelnen Untersuchungsgebieten waren Nestansammlungen von *L. fratellum* eindeutig am häufigsten; im Gegensatz zu *H. rubicundus*, *L. albipes* und *L. calceatum* konnten bisher jedoch nur Aggregationen mit relativ geringer Nestdichte ermittelt werden. In verschiedenen Nistbereichen am 8.9.89 durchgeführte pH-Messungen ergaben Werte von 2.5 bis 3.1.

Zu Beginn der Nestversorgungsphase werden die Nesteingänge von *L. fratellum* oft durch flache Torfschollen verdeckt. In den meisten Fällen liegen die Eingänge aber nach geraumer Zeit durch die Grabtätigkeit der ♀♀ und durch die Auswirkung von Wind und Regen frei. Die beim Verlassen des Nestes offen bleibenden Eingänge haben einen Durchmesser von 2.4-2.8 mm (Abb. 7). Über Nacht (oder bei schlechtem Wetter) verschließen die ♀♀ das Nest. Dieser Nesteingangverschluss befindet sich bei *L. fratellum* in 3-6mm Tiefe. Während der Anlage einer neuen Zelle treten regelmäßig frische, radiale, zentrale Tumuli auf, die nach 1-2 Tagen verflachen. Der Durchmesser der im Vergleich zum Eingang verbreiterten Gänge liegt bei 3.5-4.5 mm. Die Wände der Gänge und der Brutkammer sind geglättet, aber nicht poliert und ohne Sekretausscheidung. Der Hauptgang verläuft bei einigen Nestern auf einer Länge von 1-1.5 cm zunächst flacher in den Torf und macht dann einen Knick.

Die Länge des blinden Ganges unterhalb der Brutkammer schwankt je nach Jahreszeit stark: Zu Beginn der Nestversorgungsphase ist er bei zur Nestanlage genutzten Überwinterungsquartieren und alten Nestern noch etwa 4-7 cm lang. In der Brutaufzuchtphase wird er stark verkürzt (0-3 cm), dann aber wieder ab dem Ende der Brutaufzuchtphase von der Nestgründerin (zusammen mit den weiblichen Nachkommen?) sukzessive verlängert. Bei einem am 28.8.92 in der Gellener Torfmöörte ausgegrabenen Nest wurden 2 ♀♀ in 14 bzw. 16 cm Tiefe sowie eine Abzweigung vom blinden Gang ermittelt. Am 10.4.92 konnten am gleichen Platz 3 noch inaktive ♀♀ in 17-20 cm Tiefe gefunden werden.

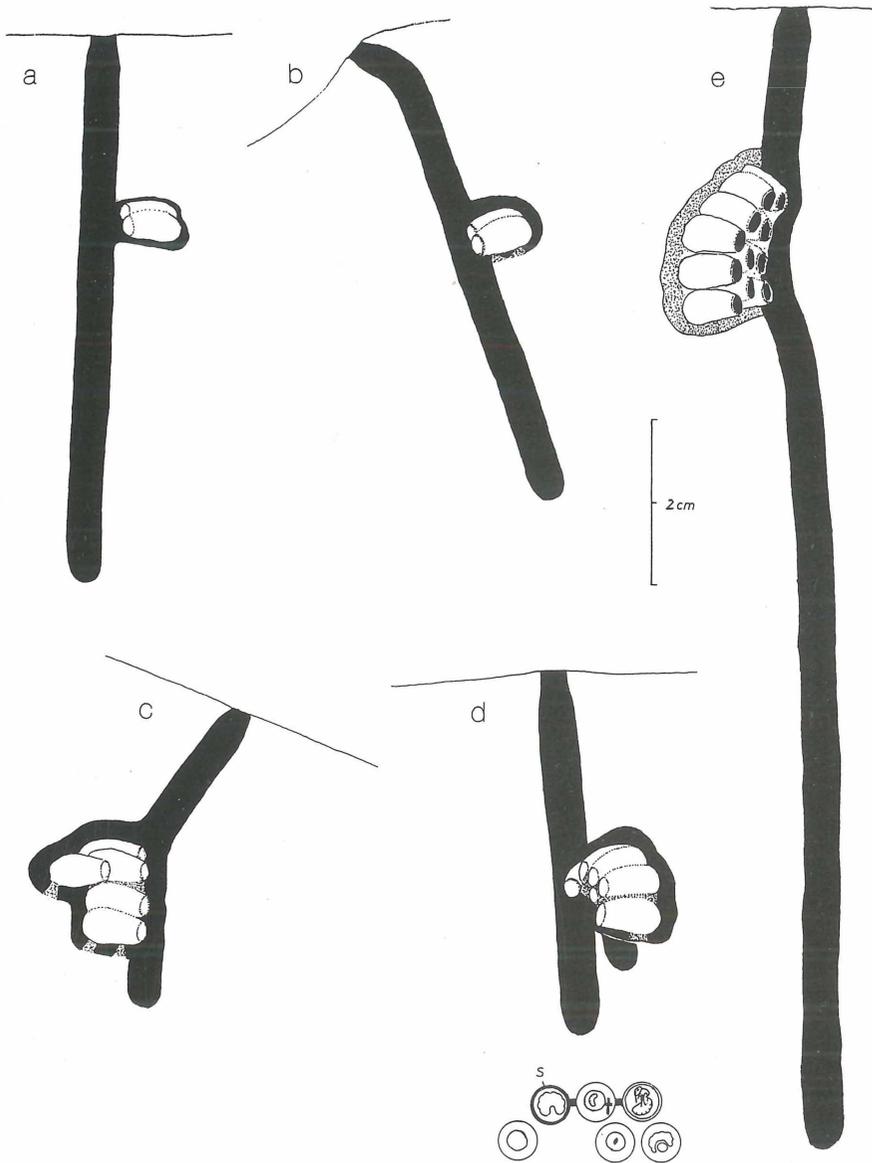


Abb. 7: Neststruktur von *Lasioglossum fratellum* (Z1-Z6 = 1. bis 6. angelegte Zelle, Nv = Nahrungsvorrat; ■ = fest miteinander verbundene Zellen)

- a: am 23.5.89 von der Nestgründerin verlassenes, am 20.6. ausgegrabenes Nest: Z1 mit männlicher, unausgefärbter Puppe, Z2 mit unvollständigem, verpilztem Nv;
- b: am 29.5.90 ausgegrabenes Nest einer bereits im Jahr 1989 reproduktiven Nestgründerin: Z1 mit junger Larve, Z2 mit unvollständigem Nv;
- c: am 29.5.90 ausgegrabenes, von 2 ♀ versorgtes Nest: Z1 verpilzt, Z2-Z5 mit postdefäkierenden Larven;
- d: am 20.6.89, also am Ende der ersten Versorgungsphase ausgegrabenes Nest: Z1 mit männlicher Puppe, Z2 mit toter, junger Larve, Z3 mit den Nv aufgezehrter Larve von *S. hyalinatus* (am 8.7.89 ♀ geschlüpft), Z4 mit den Nv zu 3/4 aufgezehrter Larve, Z5 mit Ei, Z6 mit geformten Nahrungsvorrat ohne Ei;
- e: am 18.9.89 ausgegrabenes, sehr wahrscheinlich pleometrotisch gegründetes Nest: aus Z1-Z11 Nachkommen bereits geschlüpft.

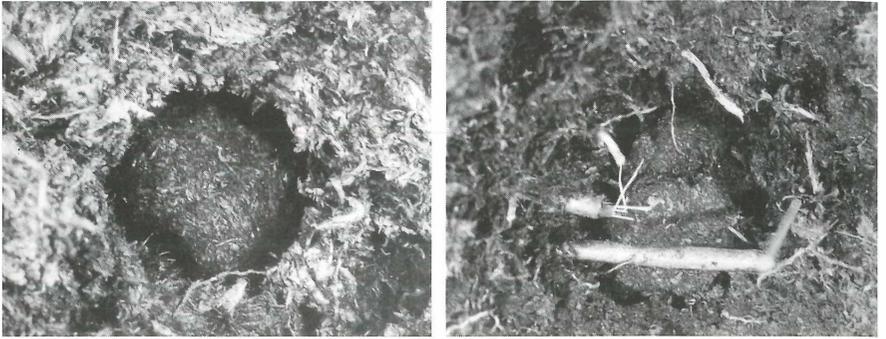


Abb. 8: Zellkammer von zwei in einer Torfstichwand angelegten, am 10.6.92 ausgegrabenen Nestern mit 6 bzw. 4 Zellen

Die Brutkammer befindet sich direkt am Hauptgang und ist ungewöhnlich flach angelegt: bei in  $\pm$  horizontalen Flächen befindlichen Nestern ist die Kammerdecke nur 1.5-3.5 (im Mittel 2.0) cm von der Torfoberfläche entfernt; bei in Vertikalflächen angelegten Nestern beträgt der Abstand zwischen der vorderen Kammerwand und der Torfstichwand 2.5-4.0 (im Mittel 3.0) cm. Bei einem Nest war die einzige Zelle (ohne Nahrungsvorrat) erst teilweise, bei einem anderen Nest (mit Larve) bereits ganz umhöht. Der Raum zwischen dem Zell-Cluster und den Kammerwänden ist gerade breit genug für ein ♀, sodaß sich die Form des Zellclusters auch an den Kammerwänden abzeichnet.

Die Zellen eines Clusters (s. a. Abb. 8) weisen mit ihren (nach der Eiablage auf 2 mm Länge mit Torf verschlossenen) Öffnungen zum Hauptgang. Sie sind oval, in der Regel bilateral symmetrisch, auf der Unterseite etwas flacher und im vorderen Teil etwas schmalbäuchiger. Die Zellen haben außen eine Länge von 9-11 mm, und einen maximalen äußeren Durchmesser von 5-5.5 mm. Die Innenwände sind poliert und mit einem etwas glänzenden Sekret ausgekleidet. Der von der Auskleidung umgebene Innenraum ist 7 mm lang und hat mit einem maximalen inneren Durchmesser von 4 mm.

Das Alter der Entwicklungsstadien läßt darauf schließen, daß in der Regel die ersten Zellen zunächst seitlich aneinander und anschließend eine neue Zellreihe unter die ältere gebaut wird. Der geformte, etwas fettig glänzende Futterball ist annähernd sphärisch, entlang der Vertikalachse schwach abgeflacht und hat eine Länge von 3.5-4 mm (Höhe: 3-3.3 mm). Das Trockengewicht von zwei vollständigen Nahrungsvorräten betrug 36.3 und 34.0 mg. Weitere Gewichtsmessungen und die Bestimmung des Pollen/Nektarzucker-Anteils stehen noch aus.

## 7. Diskussion

Da *L. fratellum* fast ausschließlich klimatisch wenig begünstigte Regionen besiedelt (Kap. 5), kann davon ausgegangen werden, daß immer ein (weitgehend) solitärer Lebenszyklus vorliegt, also keine (hochgradig) flexible Sozialstruktur wie etwa bei *Augochlorella striata* oder *L. calceatum* (vgl. PACKER 1990, SAKAGAMI & MUNAKATA 1972). Dies wird auch dadurch untermauert, daß in dem ungewöhnlich warmen Jahr 1992 in einem Teil der Nester von *L. albipes* und *L. calceatum*, aber in keinem Nest von *L. fratellum* eine matrifiale Sommerbrut auftrat. In einem klimatisierten Flugraum verhielt sich *L. fratellum* ebenfalls solitär (MEIDELL 1958).

Die Bionomie der eng verwandten, nearktisch-borealen *L. comagenense* (s. BATRA 1990, PACKER et al. 1989a,b) hat große Ähnlichkeit mit der von *L. fratellum* (u.a. univoltiner, solitärer Lebenszyklus, Auftreten von polygynen Frühjahrsnestern, enge Bindung der weiblichen Nachkommen ans Nest, sehr ähnliche Neststruktur). Die Lebenserwartung der ♀♀ von *L. comagenense* wird zur Zeit untersucht (PACKER i.V.). Bei folgenden, weniger

intensiv untersuchten (borealen) Arten aus der *L. fulvicorne*-Gruppe s.l. (s. Kap. 4) konnte ebenfalls keine sommermatrifiale Phase nachgewiesen werden: *L. boreale*, *L. nupricola*, *L. quebecense* (SVENSSON et al. 1977, SAKAGAMI 1988, EICKWORT unveröff.). Die Angabe, daß auch die in vier Unterarten zerfallende, weniger deutlich nordisch verbreitete *L. fulvicorne* solitär ist (PACKER & KNERER 1985), bedarf der Überprüfung (PACKER pers. Mitt.). Die mit ihr sehr eng verwandte *L. trispine* ist nach SAKAGAMI (1974) matrifialeusozial. Bei dieser treten auch polygyne Frühjahrsnester auf.

Fast alle bisher untersuchten Arten aus der *L. calceatum*-Gruppe s.l. haben sich als matrifialeusozial erwiesen (u.a. PACKER & KNERER 1985, PACKER 1991). Nur bei *L. apristum*, einer mit *L. laeve* nah verwandten Art, wurde bisher keine matrifiale Sommerbrut ermittelt (vgl. SAKAGAMI & MUNAKATA 1966, hier unter dem jüngeren Synonym *pallidulum* (MATSUMURA) behandelt). Abgesehen von *L. albipes* und *L. calceatum* einerseits und *L. fulvicorne* und *L. trispine* andererseits haben die untersuchten Arten der *calceatum*-Gruppe s.l. einen deutlich südlicheren Verbreitungsschwerpunkt als diejenigen aus der Schwestergruppe von *L. fulvicorne* s.l. Bei beiden Gruppen ist also ein deutlicher Zusammenhang zwischen der geographischen Verbreitung und der verwirklichten Sozialstufe festzustellen, zumal sich *L. calceatum* und *L. albipes* in ungünstigen Klimaten auch weitgehend solitär verhalten können (SAKAGAMI & MUNAKATA 1972, v.D. HEIDE i.V.).

Zur Zeit erlauben morphologische und enzymatische Kriterien keine gesicherten Rückschlüsse auf die Frage, ob solitäres Verhalten in der *fulvicorne*-Gruppe evolutiv ursprünglich (plesiomorph) oder aber von einem primitiv eusozialen Zustand abgeleitet ist. So hält EBMER (pers. Mitt.) die *fulvicorne*-Gruppe wegen der im Vergleich zur *calceatum*-Gruppe deutlich komplizierteren Genitalien für evolutiv abgeleitet, während PACKER (1991, pers. Mitt.) aufgrund enzymelektrophoretischer Untersuchungen eher zur gegenteiligen Auffassung neigt. Das Beispiel von *L. trispine* (s.o.) zeigt aber, daß in der *L. fulvicorne*-Gruppe s.l. offenbar nicht nur (weitgehend) solitäre Arten vertreten sind.

Die Annahme, daß sich die Bionomie von *L. fratellum* aus einem univoltinen, solitären Zustand mit nur einer Brutaufzuchtphase entwickelt hat, setzt eine drastische Steigerung der Lebenserwartung der ♀♀ gegenüber anderen bekannten 'rein' solitären Furchenbienenarten voraus. Hieraus wäre weiter zu folgern, daß zwar die Lebenserwartung, nicht aber die Fertilität (Eiproduktion) der ♀♀ gesteigert werden konnte (verglichen mit der zur Verfügung stehenden Zeit auffällig geringe jährliche Brutproduktion). Zudem müßte angenommen werden, daß polygyne Nestgemeinschaften noch vor dem Erreichen eines primitiv eusozialen Zustandes entstanden sind. Geht man hingegen davon aus, daß bei *L. fratellum* die sommermatrifiale Phase (aufgrund ungünstiger klimatischer Voraussetzungen) entfallen ist, genügen wenige (und vergleichsweise geringfügige) Modifikationen, um den vorgefundenen Lebenszyklus von einem primitiv eusozialen Zustand abzuleiten:

Es wurde bereits angesprochen, daß ein Fortfall der Sommerbrut bei primitiv eusozialen Arten auftreten kann. In der einzigen Brut ist dann ein ausgeglichenes Geschlechterverhältnis vorhanden. Auch zeichnen sich die Nestgründerinnen dieser Arten von vornherein durch eine verlängerte Lebenserwartung im Vergleich zu solitären Vertretern aus. Zudem konnten - abgesehen von den 5-6 Jahre lebenden Königinnen der auch in anderen bionomischen Aspekten sehr abweichenden *L. marginatum* (vgl. PLATEAUX-QUÉNU 1959, 1962) - alte, bereits im Vorjahr reproduktive ♀♀ bei einer Reihe primitiv eusozialer Arten festgestellt werden, so u.a. bei *L. calceatum*, *L. duplex*, *L. laticeps* und *Halictus rubicundus* (SAKAGAMI & MUNAKATA 1972, SAKAGAMI & FUKUDA 1972, STOECKHERT 1923, ALFKEN 1913, eig. Beob.). Einige ♀♀ von *L. duplex* und *L. calceatum* trugen Pollenladungen und bei einem ♀ von *L. calceatum* wurde ein reifes Ei ermittelt. Bei beiden Arten schlossen die Autoren deshalb nicht aus, daß ♀♀ ausnahmsweise auch im zweiten Jahr Brut produzieren. Möglicherweise besteht auch ein Zusammenhang zwischen geringer Brutproduktion (im ersten Jahr) und verlängerter Lebenserwartung. So traten unter den insgesamt 454 ♀♀ von *L. duplex*, die in verschiedenen Regionen Japans bis Mitte Mai gefangen wurden, im Mittel 3.3 % alte ♀♀ auf. An der Lokalität mit dem strengsten Winter betrug der Anteil alter ♀♀ jedoch 33.5 % (n= 27).

Nicht zuletzt fällt auf, daß die bei *L. fratellum* relativ kurze Brutaufzuchtphase große Ähnlichkeit mit der solitären Frühjahrsphase primitiv eusozialer Arten aus der *L. calceatum*-Gruppe hat (polygyne Nestgründungen, Auftreten einer inaktiven Phase, relativ geringe Zahl angelegter Brutzellen).

Die nordisch verbreitete *L. problematicum* war in einem japanischen Hochmoor nach *L. albipes* die zweithäufigste Furchenbienenart (UEHIRA et al. 1979). Bei dieser Art liegt offenbar eine sehr ähnliche Anpassung an ein ungünstiges Klima vor (SAKAGAMI et al. 1984): (a) innerhalb eines Jahres ist nur eine Brut vorhanden, (b) es treten aber langlebige, über mehr als ein Jahr reproduktive ♀♀ auf, (c) neben solitären Nestern sind polygyne Gemeinschaften zu finden, die (d) auch zwischen alten Müttern und ihren Töchtern gebildet werden. Im Unterschied zu *L. fratellum* ist eine Arbeitsteilung zwischen den ♀♀ wohl deutlicher ausgeprägt. Bemerkenswert ist, daß es sich bei der eng verwandten *L. morio* um eine primitiv eusoziale Art handelt, die mit einer Sommersozietät auftritt (KNERER 1968, 1969). Nach EBMER (1987, pers. Mitt.) steht die (grün gefärbte) *L. morio*-Gruppe den *carinat-Evylaeus* (und hier der *L. calceatum*-Gruppe s.str.) verwandtschaftlich nahe.

Zwischen *L. fratellum* und dem erstmals aus Nestern gezogenen Cleptoparasiten *Sphcodes hyalinatus* ist eine enge Wirt-Parasit-Beziehung ausgeprägt (synchrone Phänologie, nicht aggressives Verhalten, s. 6.6.). Zwei eng mit *L. fratellum* verwandte Arten werden als weitere Wirte genannt: *L. fulvicorne* (u.a. STOECKERT 1933, WESTRICH 1989) und *L. boreale* (s. SVENSSON et al. 1977). *S. hyalinatus* liegt bisher ausschließlich aus dem gemäßigten Europa (ohne den Mittelmeerraum) und der Kaukasusregion vor (Verbreitungskarte in WARNCKE 1992). Von daher kommt nur noch *L. subfulvicorne austriacum* als Wirt in Frage, zumal die ♀♀ von *S. hyalinatus* die Nester von *L. albipes* und *L. calceatum* (also Vertretern aus der Schwestergruppe) so gut wie nicht beachten. Bei *Sphcodes*-Arten wird häufig von relativ unspezifischen 'Schleich-' bzw. 'Kolonie'-Angriffen, hingegen recht selten von anderen Parasitierungsstrategien berichtet (vgl. EICKWORT & EICKWORT 1972, WESTRICH 1989): *S. minor* kann eine im Nest befindliche Gründerin von *L. cinctipes* vorübergehend in einen akinetischen Zustand versetzen (KNERER & ATWOOD 1967). In Sommersozietäten von *Augochlorella striata* und *A. persimilis* ruft ein ins Nest eindringendes ♀ von *S. pimpinellae* durch Pheromone eine Flucht der Nestinsassen hervor (ORDWAY 1964). Die Anwesenheit von *S. rufiventris* (und *S. niger* (?), Wirtsangabe fraglich) soll in Sommernestern von *Halictus maculatus* zu einer (zeitweiligen?) Sterilität der Nestgründerin führen (KNERER 1980). Eine unaggressive und die Nistaktivitäten des Wirtes nicht hemmende Beziehung wurde bisher nur zwischen *S. kathleenae* und der primitiv eusozialen *L. umbripenne* beschrieben (EICKWORT & EICKWORT 1972). Bei *S. hyalinatus* und *L. fratellum* liegt offensichtlich ähnliches vor, allerdings muß berücksichtigt werden, daß bei *L. fratellum* meist Nester mit nur einem ♀ vorhanden sind. Das Verhalten von *S. hyalinatus* ist wohl darauf zurückzuführen, daß in einzelnen Nestern von *L. fratellum* immer nur wenige Brutzellen für eine Parasitierung zur Verfügung stehen (u.a. keine Sommerbrut) und die Nestdichte zudem gering ist.

### Zusammenfassung

In den Jahren 1989/90 und 1992 wurde die Bionomie der boreo-montan verbreiteten Furchenbiene *Lasioglossum fratellum* (PÉREZ), eine Art aus der sogenannten 'carinat'-*Evylaeus* Gruppe, in zwei Hochmoorresten bei Oldenburg i.O. untersucht. Die in der Regel zerstreuten und lockeren Nestaggregationen können in horizontalen bis vertikalen Torfflächen angetroffen werden. Die miteinander verbundenen Brutzellen werden in einer außergewöhnlich flachen Brutkammer angelegt. *L. fratellum* hat einen univoltinen, weitgehend solitären Lebenszyklus; jedoch finden sich einige ungewöhnliche Verhaltensmuster, über die bei anderen (solitären) Furchenbienenarten bisher nur selten berichtet wurde: (1) Eine lange Lebenserwartung der ♀♀. Alte ♀♀, die bereits im Vorjahr Nester versorgt hatten, sind in der Lage, auch im zweiten Jahr eine Brut aufzuziehen. (2) Eine relativ geringe Reproduktionsrate pro Jahr, (3) eine enge Bindung der weiblichen Nachkommen an das Geburtsnest, in dem diese z.T. auch überwintern. (4) Eine von Jahr zu Jahr variierende Rate von polygynen Nestern. Bisher wurde keine deutliche Arbeitsteilung zwischen den ♀♀ festgestellt. In einem Fall konnte eine Nestgründung zwischen einer alten Mutter und ihrer Tochter ermittelt werden. - Wahrscheinlich hat

sich dieser Lebenszyklus aus einem primitiv eusozialen Zustand mit zwei Bruten pro Jahr entwickelt. - Auffällig ist die nahezu nichtaggressive Beziehung zwischen *L. fratellum* und der klepto-parasitischen Bienenart *Sphecodes hyalinatus* (HAGENS). Diese Untersuchung wird fortgesetzt, um detailliertere Ergebnisse insbesondere über die Rate von mehr als ein Jahr reproduktiver ♀♀ und über die sozialen Beziehungen in polygynen Nestern zu erhalten.

## Danksagung

Für die finanzielle Unterstützung dieser Untersuchungen möchte ich besonders der Oldenburgischen Landschaft und ihrem Ehrevorsitzenden, Herrn Dr. Bergmann danken. Den Herren Prof. Dr. Schminke und Prof. Dr. Haeseler (beide Oldenburg), danke ich für die Vermittlung dieses Stipendiums. Ferner danke ich Herrn Jürgen Göttke-Krogmann (Lohne) für den Hinweis auf das Eversten Moor; sowie Herrn Dr. Packer (Kanada), Frau Dr. Plateaux-Quénu (Frankreich) und Herrn Pfarrer Ebmer (A-Puchenu) für die sehr informativen Briefe.

## Literatur

- ALFKEN, J. D. (1913): Die Bienenfauna von Bremen. - Abh. Naturw. Ver. Bremen **22**: 1-220.
- BATRA, S. W. T. (1990): Bionomics of *Evylaeus comagenensis* (KNERER and ATWOOD) (Halictidae), a facultatively polygynous, univoltine, boreal halictine bee. - Proc. Ent. Soc. Wash. **92**: 725-731.
- EBMER, A. W. (1987): Die europäischen Arten der Gattungen *Halictus* LATREILLE 1804 und *LasioGLOSSUM* CURTIS 1833 mit illustrierten Bestimmungstabellen (Insecta: Hymenoptera: Apoidea: Halictidae: Halictinae). 1. Allgemeiner Teil, Tabelle der Gattungen. - Senckenbergiana biol. **68**: 59-148.
- EBMER, A. W. (1988): Kritische Liste der nicht-parasitischen Halictidae Österreichs mit Berücksichtigung aller mitteleuropäischen Arten (Insecta: Hymenoptera: Apoidea: Halictidae). - Linzer biol. Beitr. **20**: 527-711.
- EICKWORT, G. C., EICKWORT, K. R. (1972): Aspects of the biology of Costa Rican Halictine bees, III. *Sphecodes kathleenae*, a social cleptoparasite of *Dialictus umbripennis* (Hymenoptera: Halictidae). - J. Kansas Ent. Soc. **45**: 529-541.
- ENGELS, W. (ed.) (1990): Social insects: An evolutionary approach to castes and reproduction. - Berlin (Springer).
- HAESELER, V. (1978): Zum Auftreten aculeater Hymenopteren in gestörten Hochmoorresten des Fintlandsmoores bei Oldenburg. - Drosera **'78**: 57-76.
- HAESELER, V. (1987): Ameisen, Wespen und Bienen des Ipwegger Moores bei Oldenburg i.O. (Hymenoptera, Aculeata). - Braunschw. naturkd. Schr. **2**: 663-683.
- HEIDE, A. VON DER (1991): Zum Auftreten von Stechimmen in stillgelegten Abtorfungsflächen eines Hochmoorrestes bei Oldenburg i.O. (Hymenoptera Aculeata). - Drosera **'91**: 57-84.
- KNERER, G. (1968): Zur Bienenfauna Niederösterreichs: Die Unterfamilie Halictinae. - Zool. Anz. **181**: 82-117.
- KNERER, G. (1969): Synergistic evolution of halictine nest architecture and social behavior. - Canad. J. Zool. **47**: 925-930.
- KNERER, G. (1980): Biologie und Sozialverhalten von Bienenarten der Gattung *Halictus* LATREILLE (Hymenoptera, Halictidae). - Zool. Jb. Syst. **107**: 511-536.
- KNERER, G., ATWOOD, C. E. (1967): Parasitism of social halictine bees in southern Ontario. - Proc. Ent. Soc. Ontario **97**: 103-110.
- MEIDELL, O. (1958): A terrarium to investigate solitary and parasitic bees in an artificial climate. - Årbok 1958, Naturvitenskapelig rekke Nr. 5, Universitetet i Bergen: 1-16; Bergen.
- MICHENER, C. D. (1974): The Social Behavior of the Bees. A Comparative Study. - Cambridge (Harvard Univ. Press).
- MICHENER, C. D. (1985): From solitary to eusocial: Need there be a series of intervening species? - Fortsch. Zool., Exp. Behav. Ecol. **31**: 293-305.
- ORDWAY, E. (1964): *Sphecodes pimpinellae* and other enemies of *Augochlorella* (Hymenoptera: Halictidae). - J. Kansas Ent. Soc. **37**: 139-152.
- PACKER, L. (1990): Solitary and eusocial nests in a population of *Augochlorella striata* (PROVANCHER) (Hymenoptera; Halictidae) at the northern edge of its range. - Behav. Ecol. Sociobiol. **27**: 339-344.
- PACKER, L. (1991): The evolution of social behavior and nest architecture in sweat bees of the subgenus *Evylaeus* (Hymenoptera, Halictidae): a phylogenetic approach. - Behav. Ecol. Sociobiol. **29**: 153-160.
- PACKER, L., JESSOME, V., LOCKERBIE, C., SAMPSON, B. (1989): The phenology and social biology of four sweat bees in a marginal environment: Cape Breton Island. - Canad. J. Zool. **67**: 2871-2877.

- PACKER, L., KNERER, G. (1985): Social evolution and its correlates in bees of the subgenus *Evylaeus* (Hymenoptera, Halictidae). - Behav. Ecol. Sociobiol. **17**: 143-149.
- PACKER, L., SAMPSON, B., LOCKERBIE, C., JESSOME, V. (1989): Nest architecture and brood mortality in four species of sweat bee (Hymenoptera, Halictidae) from Cape Breton Island Nova Scotia, Canada. - Canad. J. Zool. **67**: 2864-2870.
- PLATEAUX-QUÉNU, C. (1959): Un nouveau type de société d'insectes: *Halictus marginatus* BRULLÉ. - Année Biol. **35**: 325-444.
- PLATEAUX-QUÉNU, C. (1962): Biology of *Halictus marginatus* BRULLÉ. - J. Apic. Res. **1**: 41-51.
- SAKAGAMI, S. F. (1974): Sozialstruktur und Polymorphismus bei Furchen- und Schmalbienen (Halictinae). In: G. H. Schmidt (ed.): Sozialpolymorphismus bei Insekten: 257-297. - Stuttgart (Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft).
- SAKAGAMI, S. F. (1988): Bionomics of the halictine bees in northern Japan. IV. *Lasioglossum (Evylaeus) nupricola* sp. nov., a climatic relic. - Kontyû **56**: 337-353.
- SAKAGAMI, S. F., FUKUDA, H. (1972): Life of a Japanese eusocial bee, *Lasioglossum duplex*, out of brood rearing season (Hymenoptera, Halictidae). - Insectes Sociaux **19**: 137-151.
- SAKAGAMI, S. F., HOSHIKAWA, K., FUKUDA, H. (1984): Overwintering ecology of two social halictine bees, *Lasioglossum duplex* and *L. problematicum*. - Res. Popul. Ecol. **26**: 307-322.
- SAKAGAMI, S. F., MAETA, Y. (1977): Some presumably presocial habits of Japanese *Ceratina* bees, with notes on various social types in Hymenoptera. - Insectes Sociaux **24**: 319-343.
- SAKAGAMI, S. F., MAETA, Y. (1985): Multifemale nest and rudimentary castes in the normally solitary bee *Ceratina japonica* (Hymenoptera: Xylocopinae). - J. Kansas Ent. Soc. **57**: 639-656.
- SAKAGAMI, S. F., MAETA, Y. (1987): Multifemale nest and rudimentary castes of an "almost" solitary bee *Ceratina flavipes*, with additional observations on multifemale nests of *C. japonica* (Hymenoptera: Xylocopinae). - Kontyû **55**: 391-409.
- SAKAGAMI, S. F., MUNAKATA, M. (1966): Bionomics of a Japanese halictine bee, *Lasioglossum pallidulum* (Hymenoptera, Apoidea). - J. Kansas Ent. Soc. **39**: 370-379.
- SAKAGAMI, S. F., MUNAKATA, M. (1972): Distribution and bionomics of a transpalaeartic eusocial halictine bee, *Lasioglossum (Evylaeus) calceatum*, in northern Japan, with reference to its solitary life cycle at high altitude. - J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool. **18**: 411-439.
- STOECKHERT, E. (1923): Über Entwicklung und Lebensweise der Bienengattung *Halictus* LATR. und ihrer Schmarotzer (Hym.). - Konowia **2**: 48-64, 146-165, 216-247.
- STOECKHERT, F. K. (1933): Die Bienen Frankens (Hym. Apid.). Eine ökologisch-tiergeographische Untersuchung. - Beih. Dt. Ent. Z. **1932**: 1-294.
- SVENSSON, B. G., EBMER, A. W., SAKAGAMI, S. F. (1977): *Lasioglossum (Evylaeus) boreale*, a new Halictinae (Hymenoptera, Apoidea) species found in northern Sweden and in Hokkaido, Japan, with notes on its biology. - Ent. scand. **8**: 219-229.
- UEHIRA, Y., AKAHIRA, Y., SAKAGAMI, S. F. (1979): A wild bee survey in Kiritappu highmoor, eastern Hokkaido. - Low Temp. Sci., Ser. B **37**: 47-57.
- WARNCHE, K. (1992): Die westpaläarktischen Arten der Bienengattung *Sphecodes* LATR. (Hymenoptera, Apidae, Halictinae). - Ber. Naturf. Ges. Augsburg **52**: 9-64.
- WESTRICH, P. (1989): Die Wildbienen Baden-Württembergs. - Stuttgart (Ulmer).
- YANEGA, D. (1988): Social plasticity and early-diapausing females in a primitively social bee. - Proc. Nat. Acad. Sci. USA **85**: 4374-4377.
- YANEGA, D. (1989): Caste determination and differential diapause within the first brood of *Halictus rubicundus* in New York (Hymenoptera: Halictidae). - Behav. Ecol. Sociobiol. **24**: 97-108.
- YANEGA, D. (1990): Philopatry and nest founding in a primitively social bee, *Halictus rubicundus*. - Behav. Ecol. Sociobiol. **27**: 37-42.

Anschrift des Autors:

Andreas von der Heide, Fachbereich 7 (AG Terr. Ökol.) der Universität, Postfach 2503, D-2900 Oldenburg

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Drosera](#)

Jahr/Year: 1992

Band/Volume: [1992](#)

Autor(en)/Author(s): Heide Andreas v.d.

Artikel/Article: [Zur Bionomie von \*Lasioglossum \(Evythaeus\) fratellum\* \(Pérez\), einer Furchenbiene mit ungewöhnlich langlebigen Weibchen \(Hymenoptera, Halictinae\) 171-188](#)