

Linzer biol. Beitr.	39/2	901-917	18.12.2007
---------------------	------	---------	------------

Mitteleuropäische Wälder als Primärlebensraum von Stechimmen (Hymenoptera, Aculeata)

M. FUHRMANN

A b s t r a c t : For Central Europe a list of 38 classified stenoecius solitary bees and wasps is given. Forests, marshlands, floodplains and tundras are the primary habitat for aculeate hymenoptera in Central Europe. Forested areas have been poorly researched with regard to bees and wasps. In the last few years several studies verify that lots of aculeate hymenoptera are able to live in a natural or near-natural forest environment.

Key words : Central Europe, solitary bees and wasps, natural/near-natural forests stenoecius.

Einleitung

Bevor der Mensch im großen Umfang die Landschaft in Mitteleuropa zu prägen begann, waren ursprünglich weit über 90 % der Fläche mit Wald bedeckt (ELLENBERG 1986). Dieser Wald war überwiegend ein Laubwald, der zu den artenreichen eurosibirischen Sommerwäldern (Querco-Fageten) zählte. Heute beträgt der Waldanteil in Deutschland etwas mehr als ein Viertel der Landesfläche (BLAB 1993) und wird mit wenigen Ausnahmen forstwirtschaftlich intensiv genutzt.

Über die Struktur und Entwicklungszyklen großflächiger Laubwälder Mitteleuropas kann man mangels vorhandener Anschauungsobjekte nur Mutmaßungen anstellen (HEINRICH 1996, HÄRDTLE et al. 2004), weshalb unser eigenes Waldbild zumeist mit einem Forst gleichgesetzt wird. Grundsätzlich haben natürliche bzw. naturnahe Wälder ein großes Angebot an Totholz unterschiedlichen Alters und Durchmessers, sowie unterschiedlich große und strukturierte Bestandslücken und Lichtungen, die durch Sturm, Eisbruch, Feuer, Insektenbefall u.a. entstehen können. Naturnahe Wälder zeichnen sich also durch Heterogenität in der Verteilung ihrer Entwicklungsphasen aus. Für mitteleuropäische Buchenwälder geht man von einem kleinflächigen Strukturwandel aus, der im Mittel etwa 0,5 bis 1 Hektar beträgt (SCHERZINGER 1996, KÖNIG & BOUVRON 2005). Diese räumlich-zeitlichen Muster in Wäldern lassen sich gut mit dem "Patch-dynamics-Konzept" von PICKETT & THOMPSON (1978) beschreiben. Dieses Konzept bezieht sich dabei auf heterogene Merkmale in offenen Nicht-Gleichgewichtssystemen. Für Wälder und die darin vorkommenden Lichtungen bedeutet es, dass diese dynamischen Prozessen unterliegen, ihre räumliche Verteilung ändert sich, ist dabei aber nicht unbedingt zyklisch und in manchen Fällen können sie in Landschaftsausschnitten auch verschwinden. Besonders wichtige Ereignisse für Wälder sind Katastrophen, die zur Ausbildung größerer offen-

landartiger Verhältnisse führen können. Beginnende Sukzessionsprozesse können auf aufgelichteten Bereichen durch herbivore Säugetiere stark verlangsamt werden (FINK et al. 2004, VERA 2000). Durch den Verlust der natürlichen Megaherbivorenfauna und der Waldweide sind so wertvolle Lebensräume in den Wäldern verlorengegangen.

Für mitteleuropäische Wälder schätzen DETSCH et al. (2000) eine Gesamttierartenzahl, die zwischen 7.000 bis 14.000 Arten liegt. Der überwiegende Anteil der Arten nutzt im naturnahen Wald die lichten Waldphasen. Damit wird deutlich, dass diese Arten an den kleinflächigen und zeitlich befristeten Wandel im Wald angepasst sind. Aus tropischen Regenwäldern ist bekannt, dass eine Vielzahl von Insekten für bestimmte Phasen eines Waldzyklus charakteristisch ist. Um diese geeigneten Flächen zu finden, sind solche Arten ständig in Bewegung (REMMERT 1992). Gleiches ist für mitteleuropäische Wälder anzunehmen.

Die vorliegende Arbeit versucht anhand der Stechimmen (Bienen und Wespen) diese Anpassungen an Waldlücken in mitteleuropäischen Wäldern erstmals zu beschreiben. Hierzu wurden Ergebnisse aus verschiedenen Untersuchungen aus unterschiedlichen mitteleuropäischen Wäldern zusammengestellt und verglichen. Neben Artenzahlen und jahreszeitlichen Aktivitätsverläufen der Stechimmen werden verschiedene Anpassungen dieser Gruppe an die Walddynamik aufgezeigt.

Stechimmen in Wäldern

Bienen und Wespen waren bis vor wenigen Jahren kaum Gegenstand zoologischer oder ökologischer Untersuchungen im Wald. Die landläufigen Erfahrungen zeigten, dass es äußerst schwierig war, Tiere zu fangen. Daher ging man davon aus, dass Wälder nur von wenigen Stechimmenarten besiedelt werden und ein Schwerpunkt der siedelnden Arten bei den totholz-nistenden Arten zu finden ist. Diese wenigen Bienen- und Wespenarten zeigen eine gewisse Affinität an die spezifischen mikroklimatischen Verhältnisse, die im inneren von Wäldern vorherrschen, wobei sie vor allem an lichten Standorten zu finden sind. Eine Zusammenstellung von Waldarten unter den aculeaten Hymenopteren zeigt Tab. 1. Die aufgeführten Arten können als stenöke Waldarten gelten, da sie außerhalb von Wäldern höchstens noch in Mooren und den höchsten Lagen der Mittelgebirge auftreten. Zur Biologie dieser Arten sowie weiterer verbreiteter Begleitarten des Waldes finden sich Angaben bei DOROV (1999, 2004), BLÖSCH (2000), FUHRMANN (2004), QUEST & KUHLMANN (2005) und WESTRICH (1989).

Tab. 1: Bienen und Wespen mit dem Verbreitungsschwerpunkt im Wald.

Tab. 1: Bees and wasps are mainly distributed in woods and forests.

Apidae	Sphecidae
<i>Andrena apicata</i>	<i>Ancistrocerus parietum</i>
<i>Andrena clarkella</i>	<i>Discoelius dufourii</i>
<i>Andrena coitana</i>	<i>Symmorphus allobrogus</i>
<i>Andrena fucata</i>	<i>Symmorphus murarius</i>
<i>Andrena lapponica</i>	<i>Dolichovespula norvegica</i>

Apidae	Sphecidae
<i>Andrena ruficrus</i>	<i>Crossocerus assimilis</i>
<i>Anthophora borealis</i>	<i>Crossocerus barbipes</i>
<i>Anthophora furcata</i>	<i>Crossocerus capitosus</i>
<i>Hylaeus rinki</i>	<i>Crossocerus cinxius</i>
<i>Lasioglossum fratellum</i>	<i>Crossocerus heydeni</i>
<i>Lasioglossum rufitarse</i>	<i>Crossocerus leucostoma</i>
<i>Megachile alpicola</i>	<i>Crossocerus styrius</i>
<i>Megachile lapponica</i>	<i>Ectemnius borealis</i>
<i>Megachile nigriventris</i>	<i>Ectemnius guttatus</i>
<i>Osmia brevicornis</i>	<i>Ectemnius ruficornis</i>
<i>Osmia nigriventris</i>	<i>Passaloecus borealis</i>
<i>Osmia parietina</i>	<i>Passaloecus brevilabris</i>
<i>Osmia pilicornis</i>	<i>Pemphredon montana</i>
	<i>Pemphredon lugens</i>
	<i>Spilomena curruca</i>

Untersuchungen der letzten Jahre haben für den Bereich von naturnahen Wäldern artenreiche Stechimmenzönosen aufgezeigt (DOROW 1999, 2004, FUHRMANN 2003, 2005, KUHLMANN 1999, 2001, KUHLMANN & QUEST 2003). Die Ergebnisse zeigen, dass die aculeaten Hymenopteren nicht an bestimmte Waldtypen, sondern an ein dichtes Netz waldspezifischer Requisiten, wie lichte Bereiche, Totholz, offene Bodenstellen, Nahrungspflanzen usw., gebunden sind. Diese Bereiche spielen in den Wirtschaftswäldern, auch in den naturnah bewirtschafteten Wäldern, nur eine untergeordnete Bedeutung, wie es die Abb. 1 zeigt. Denn die forstwirtschaftlich genutzten Wälder durchlaufen nur etwa ein Drittel des Waldzyklus. Artenreiche Stadien der Waldentwicklung werden durch die vorzeitige Nutzung der Bäume unterbunden. Aber gerade diese zerstreut vorkommenden Phasen des Zerfalls und des Zusammenbruchs eines Waldes weisen die artenreichsten Stechimmenzönosen auf. Bei einer genauen Betrachtung der zum Teil mehrjährigen Untersuchungen aus naturnahen Wäldern zeigen, dass die Zönosen artenreich sind (DOROW 1999, 2004, FUHRMANN 2003, 2005, KUHLMANN 1999, 2001 u.a.). Neben den typischen Waldarten und weit verbreiteten Bienen und Wespen kommen sogar regelmäßig wärmeliebende Stechimmen vor. Hierbei zeigt es sich, dass neue Lücken je nach Größe, Requisitenangebot und Umfeld (Waldstruktur) schnell besiedelt werden können. Diese Ergebnisse legen den Schluss nah, dass die Stechimmen über spezifische Anpassungen verfügen, die ihnen das Überleben in Wäldern bzw. Waldlücken ermöglichen. SCHOWALTER (1985) geht davon aus, dass gestörte Bereiche eine eigene, an die besondere Dynamik dieser Standorte angepasste Insektenfauna besitzen. Wesentliche Faktoren, die die Insektenbesiedlung von Störstellen beeinflussen, sind, neben einer gut entwickelten Ausbreitungsfähigkeit der Arten, das Vorhandensein von Niststätten, Wirten und Nahrungsquellen. Diese Punkte sowie der Einfluss jahreszeitlicher Aktivitätsmuster

und des Sozialverhaltens auf die Struktur von Stechimmenzönosen in Wäldern werden diskutiert.

Artenreichtum

Neuere Untersuchungen haben belegt, dass Wälder artenreiche Lebensräume für Stechimmen sein können, sofern naturnahe Standorte untersucht wurden (KUHLMANN 1999, 2001, FUHRMANN 2003 u.a.).

Eine der ersten Arbeiten, die sich mit offenen Stadien im Forst auseinander setzte, ist die Arbeit von HAESELER (1972). Auf einem Kahlschlag in Nordwestdeutschland konnte er immerhin 191 Stechimmen-Arten nachweisen. Untersuchungen von KUHLMANN (1999, 2001, 2002), KUHLMANN & QUEST (2003) und MAUSS et al. (2000) aus den von Borkenkäfern geöffneten Waldbeständen und anderer Waldstandorte im Nationalpark Bayerischer Wald kommen auf die für montane Lage erstaunlich hohe Artenzahl von, mittlerweile 194 Arten (QUEST & KUHLMANN 2005). DOROW (1999) konnte im Naturreservat "Schotten" im Vogelsberg 110 Stechimmen-Arten nachweisen. Eigene langjährige Untersuchungen aus Niederwäldern in Südwestfalen erbrachten 81 Arten (FUHRMANN 2007). Auf einem schwer zugänglichen, lichten Urwaldrest am Edersee (Hessen) konnten in nur drei Jahren 111 Bienen- und Wespenarten nachgewiesen werden (FUHRMANN 2003). Interessant ist in diesem Zusammenhang, dass in fast allen oben zitierten Untersuchungen wärmeliebende Stechimmen gefunden werden. Darüber hinaus zeigt sich, dass bei allen Untersuchungen, die über drei Jahre gelaufen sind, keine Artensättigung zu erkennen sind und die Individuenzahl der meisten solitären Arten sehr gering ist (KUHLMANN & QUEST 2003, FUHRMANN 2003).

Tab. 2: Artenzahlen aus Wäldern.

Tab. 2: Main species types are indigenous to forests and woods.

HAESELER 1972	KUHLMANN 1999	DOROW 1999	v.d. REID 1999	FUHRMANN 2000	KUHLMANN 2000	TISCHENDORF 2001	KUHLMANN 2002	KUHLMANN & QUEST 2003	QUEST & KUHLMANN 2003	FUHRMANN 2003	DOROW 2004
191	97	110	125	81	59	112	96	78	107	111	139

Es wird deutlich, dass mit steigender Höhe die Artenzahl zurückgeht (s.u.). Darüber hinaus zeigt sich, dass sich die bereits oben angedeutete Walddynamik auf die Bienen und Wespen auswirkt, wobei, auf eine größere Fläche bezogen, eine hohe Stabilität sowohl in den Standorteigenschaften und der Standortvielfalt bedeutend ist. Demnach müssten Urwälder und historisch alte Waldnutzungsformen hohe Artenzahlen aufweisen. Untersuchungen aus dem Solling von REID (2000) und von KUHLMANN & QUEST (2003) aus dem Bayerischen Wald zeigen, dass ehemalige Hudewälder und alte Weideflächen im Wald hohe Individuendichten aufweisen. Auch die Untersuchung eines Primärwaldes am Edersee zeigt auf nur 20 ha eine Artenzahl von 111 Stechimmenarten (FUHRMANN 2003).

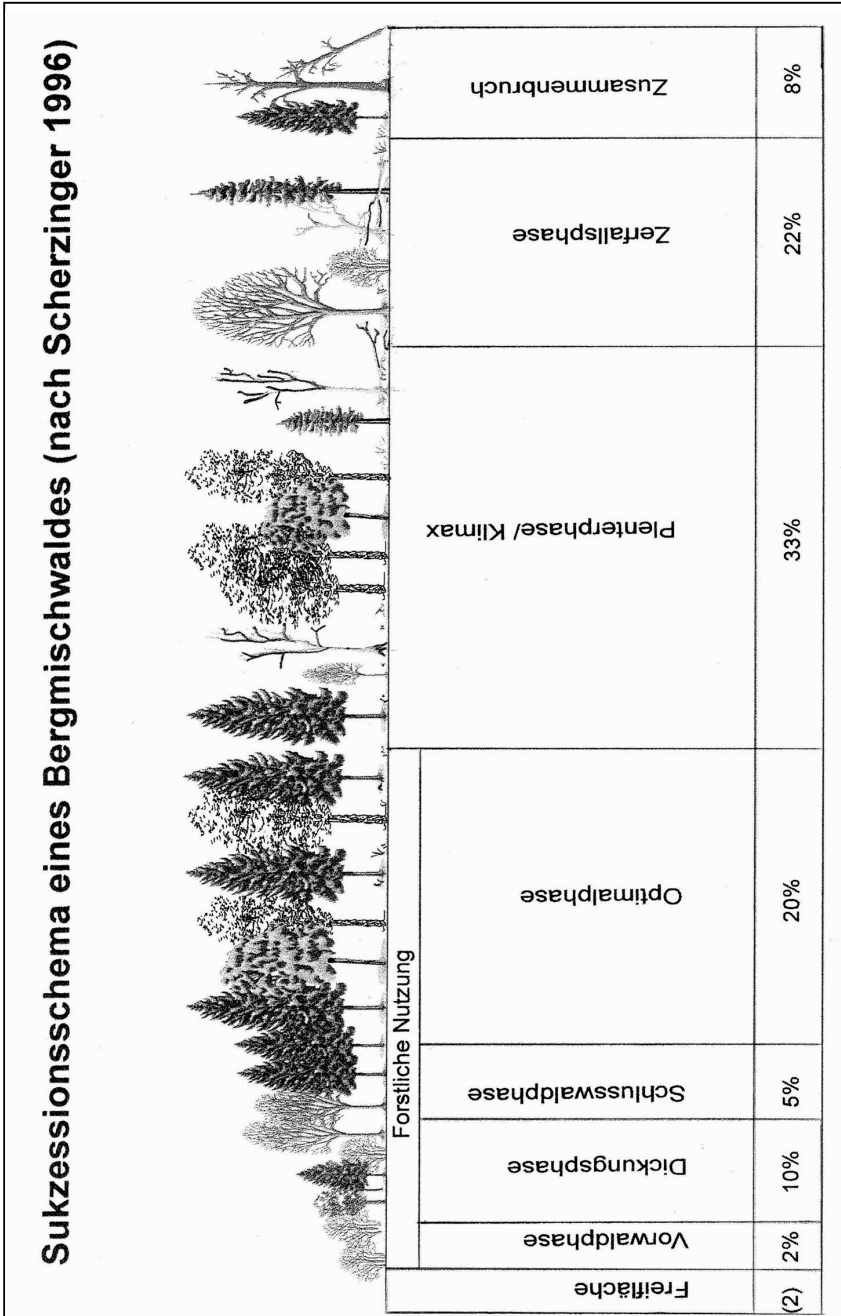


Abb. 1: Sukzessionsschema des Bergmischwaldes (verändert aus SCHERZINGER 1996: 116).
Fig. 1: Successional series are found in hilly terrain and mixed forests (reevaluated from SCHERZINGER 1996: 116).

Ausbreitungsfähigkeit

Bisher ist man davon ausgegangen, dass Wälder eher artenarme Stechimmenlebensräume sind. Ein Grund hierfür war u.a. auch die Annahme, dass die Tiere nur geringe Aktionsradien besitzen (WESTRICH 1989, VÖLKL 1991) und somit lebensnotwendige Requisiten, die zerstreut im Wald vorkommen, nicht finden können. Erschwerend kommt gerade bei den Stechimmen hinzu, dass die meisten Arten eine ausgeprägte Brutfürsorge betreiben, was ihr kurzes, meist nur wenige Wochen andauerndes Leben beansprucht und somit ein größerer Ortswechsel, aufgrund der mütterlichen Investitionen nicht sinnvoll erscheint. Gestützt werden diese Annahmen durch Versetzungsexperimente, bei denen markierte Tiere in unterschiedlichen Entfernungen vom Nistplatz freigelassen und die Anzahl der heimkehrenden Individuen ermittelt wurden (WESSERLING 1996). Mit dieser Methode wird allerdings nur das Heimfindervermögen, nicht aber die wirklichen Sammelflugweiten ermittelt, worauf ESSER (2005) zu Recht hinweist. Weiterhin konnte bei diesen Experimenten ein positiver Zusammenhang zwischen Körpergröße und Heimfindervermögen festgestellt werden (ROUBIK 1989, WESSERLING 1996). ESSER (2005) konnte jedoch bei seinen Untersuchungen an der Seidenbiene *Colletes daviesanus* zeigen, dass die etwa 12 mm große Biene eine unerwartet hohe Sammelflugleistung von bis zu 2,2 km besitzt, obwohl von ihrer Körpergröße her nur etwa 600 m zu erwarten waren.

Untersuchungen aus naturnahen Wäldern kommen immer wieder zu dem Ergebnis, dass Bienen und Wespen zum Teil sehr schnell geeignete Lebensräume besiedeln. Beobachtungen aus Niederwäldern, die einer hohen Dynamik unterliegen, zeigen, dass sich die Population einer Art hinsichtlich der Ausbreitung sowohl progressiv, als auch konservativ verhalten kann. Während ein Teil einer Population aus der *Andrena minutula*-Gruppe (*Andrena minutula* oder *A. subopaca*) auf benachbarten neu geschaffenen Freiflächen siedelte, verharrte der andere Teil bis zu sieben Jahre am alten Nistplatz, bis schließlich alle Tiere an dieser Stelle verschwunden waren (FUHRMANN 2007).

Diese Beispiele untermauern die Beobachtungen, dass Stechimmen relativ schnell geeignete Biotope besiedeln bzw. für sich nutzen können. Hierzu müssen sich jedoch Tiere einer Population über weite Strecken orientieren können, um weit verstreute Ressourcen nutzen zu können. Weiterhin muss ein Teil einer Population bereit sein, geeignete neue Flächen zu besiedeln, damit das Aussterberisiko in einem dynamischen Lebensraum, wie es Wälder sind, minimiert wird.

Untersuchungen sind hierzu dringend nötig, aber aus methodischen Gründen bei fliegenden und vor allem solitär nistenden Hymenopteren schwer möglich. Bei den bisher vorliegenden Untersuchungen zur Orientierung von Hymenopteren kommt man aber zu dem Schluss, dass die Hautflügler zur Nahorientierung sich vor allem olfaktorisch und visuell orientieren. Zur Bewältigung weiterer Strecken nutzen Stechimmen vermutlich eine Kombination aus Landmarken und Kompassorientierung (ZEIL et al. 1996).

Nahrung

Nach KRATOCHWIL (2003) korreliert die Anzahl der oligolektischen Bienenarten mit dem Klima einer Region. Die höchsten Artenzahlen finden sich in Europa in mediterranen (etwa 50 %), die niedrigsten in borealen Gebieten (etwa 20 %). Grundsätzlich geht man bei klassischen Waldarten in Deutschland davon aus, dass sie eine boreomontane Verbreitung haben, also ihr Vorkommen weit nach Nordeuropa reicht. Der relative Anteil an

Fangserien ist weit gestreut und kann zwischen 9 % (FUHRMANN 2007) bis 32 % (KUHLMANN 1999) betragen. Vergleicht man die Zahl der oligolektischen Wildbienenarten in den Aufsammlungen, so zeigt sich, dass die Nahrungsspezialisten nur in einer sehr geringen Dichte, aber regelmäßig vorkommen. Grund dürfte das spärliche spezifische Blütenangebot im Wald sein.

Darüber hinaus zeigt sich, dass die oligolektischen Bienenarten mit steigender Höhe abnehmen. Die größten Anteile der Nahrungsspezialisten am Gesamtartenaufkommen der nicht parasitoiden Bienen haben die Untersuchungsflächen in den niedrigsten Lagen. Ihr Anteil beträgt etwa 20 %. Bei Flächen, die oberhalb von etwa 700 m liegen, betragen die Werte durchschnittlich 8 %. Da bei den zumeist einjährigen Untersuchungen im Bayerischen Wald nur wenige Arten erfasst wurden, steigt der Anteil bisweilen (zufallsbedingt) stark an (KUHLMANN, 1999, 2000, 2001, 2002, KUHLMANN & QUEST 2003). Die Tab. 3 zeigt daher nur Untersuchungen, die mindestens über zwei Jahre durchgeführt worden sind.

Tab. 3: Anteil der oligolektischen Bienenarten bei mehrjährigen Untersuchungen.

Tab. 3: Distribution per type of bees from perennial investigations.

KUHLMANN & QUEST 2003	DOROW 1999	DOROW 2004	FUHRMANN 2003	TISCHENDORF 2001
Fläche 1	Schotten	Neuhof	Edersee	Kühkopf-Knoblochsau
700 m ü. NN	600 m ü. NN	440 ü. NN	350 m ü. NN	90 m ü. NN
8 %	20 %	17 %	25 %	19 %

Nahrungsspezialisten wie beispielsweise *Andrena ruficrus*, *Andrena clarkella*, *Andrena apicata*, *Andrena lapponica*, die regelmäßig im Wald zu finden sind, bevorzugen Bäume und Zwergsträucher (*Salix*, *Ericaceae*). Diese Präferenz ist möglicherweise im Zusammenhang mit einem über die Jahre kontinuierlicheren Angebot dieser Pflanzen gegenüber krautartigen zu sehen. Darüber hinaus bieten diese verholzten Pflanzenarten eine Vielzahl an Blüten und kommen meistens in größeren Beständen vor, was sich auch positiv auf die Abundanz der meisten dieser Arten niederschlägt.

Weitere stenöke Waldarten, die eine hohe Bindung an eine Pflanzenfamilie haben, wie *Anthophora furcata*, *Megachile nigriventris* oder *Osmia leaiana* nutzen Pflanzen, die in lichterem Wäldern immer kleine Vorkommen haben (eigene Beobachtungen). Entscheidend für diese Bienen ist ein kontinuierliches Mosaik geeigneter Habitatstrukturen innerhalb ihres Aktionsradius. Diese Voraussetzungen scheinen mit der Naturnähe und somit dem Alter einer Waldfläche in Verbindung zu stehen. Neben einer großräumigen Persistenz in der Vielfalt der Bestandslücken ist gleichzeitig eine hohe Dynamik nötig. Dadurch ergeben sich für diese Nahrungsspezialisten ausreichende Ressourcen. KRATOCHWIL & KLATT (1989) erklären das Vorkommen von spezialisierten Bienen auf Ruderalflächen der Stadt Freiburg ähnlich. Dort konnten eine ungewöhnlich hohe Anzahl seltener Wildbienenarten festgestellt werden, die im Umland fehlten. Das Vorkommen dieser Arten beschränkte sich auf Standorte, die wahrscheinlich seit dem 13. Jahrhundert existieren.

Interessanterweise finden sich keine oligolektischen Wildbienenarten, die die reichen Vorkommen der Frühjahrsgeophyten der Wälder nutzen.

Wirt-Parasit-Beziehungen

Unter den aculeaten Hymenopteren sind Klepto- und Sozialparasiten weit verbreitet. Ihr Anteil an den Aufsammlungen aus Wäldern schwankt, die höchsten Werte mit etwa 21 % stammen aus den Untersuchungen vom Edersee (FUHRMANN 2003) und mit rund 22 % vom Naturwaldreservat Neuhof (DOROW 2004). Demgegenüber liegt der Anteil aus den Hochlagen des Bayerischen Waldes bei nur 5 % (KUHLMANN 1999).

Untersucht man diese Ergebnisse genauer, zeigt sich, dass nur eine geringe Spezialisierung der Parasiten vorliegt. Dieses Ergebnis wird noch deutlicher, wenn man die absoluten Zahlen vergleicht und den Anteil der Sozialparasiten vernachlässigt, da diese ähnlich wie ihre Wirte in zum Teil hohen Abundanzen auftreten können. Am Beispiel der Untersuchung des Naturwaldreservates Neuhof (DOROW 2004) ergeben sich folgende Ergebnisse. Insgesamt konnten 3515 Exemplare in 139 Arten nachgewiesen werden. Von den 139 Arten waren 29 Sozial- bzw. Kleptoparasiten, was einem Anteil von 20,9 % entspricht. Insgesamt wurden 439 Exemplare (13 %) mit sozial- bzw. kleptoparasitischer Lebensweise gefangen, wobei der Anteil der Kleptoparasiten nur 151 Individuen (4 %) umfasst. Von diesen 151 Tieren haben nur noch 36 Exemplare (1 %) eine spezifische Wirtsbindung. Die übrigen 115 Exemplare (3 %) nutzen mindestens noch einen weiteren Wirt.

Der Hauptgrund für dieses Ergebnis ist in der zumeist geringen Dichte der Wirte im Wald zu vermuten, die selten in größeren Aggregationen nisten. Die Streuung des Risikos auf verschiedene Wirtsarten sichert das Überleben der eigenen Art.

Jahreszeitliche Aktivität

Die Abb. 2 und 3 zeigen eine typische jahreszeitliche Verteilung der Wildbienen und Wespen für (Laub-) Waldstandorte (nach ARCHER 1988) und eines Kalkmagerrasens (nach KUHLMANN 1998). Auffällig ist bei beiden Diagrammen, dass der jahreszeitliche Verlauf der Aktivität bei solitären Bienen sowohl im Wald wie auch im Offenland zunächst ähnlich ist, wobei die Individuenzahlen im Offenland um ein Vielfaches höher liegen als im Wald.

Die Aktivität beginnt in beiden Fällen etwa im März, erreicht im Mai/ Juni ihren Höhepunkt und fällt danach ab. Mitte Juli erhöht sich die Individuenzahl und pendelt sich bis Mitte August im Wald auf einem niedrigen, gleichbleibenden Niveau ein, um schließlich um die Monatsmitte stark abzufallen. Auf dem Kalkmagerrasen steigt ab Juli die Individuenzahl stark an und erreicht Ende Juli ihr Maximum. Danach sinken auch hier die Zahlen. Bis über die Monatsmitte des Septembers können lassen sich Tiere nachweisen.

Die Aktivität im Wald korreliert mit dem Vorhandensein von Blüten, die in den Frühjahrsmonaten, noch bevor die Laubdecke sich schließt, am stärksten ist. In den Spätsommermonaten beschränken sich die Vorkommen von Blüten nur noch auf wenige lichte Bereiche (eigene Beobachtungen). Mit dem Verblühen der Brombeeren gibt es wenig Nahrung für Bienen im Wald, so dass ab August Wälder nahezu bienenarm sind.¹

¹ Ausnahmen bilden vermutlich Schlagfluren. Genauere Untersuchungen liegen hierzu aber nicht vor.

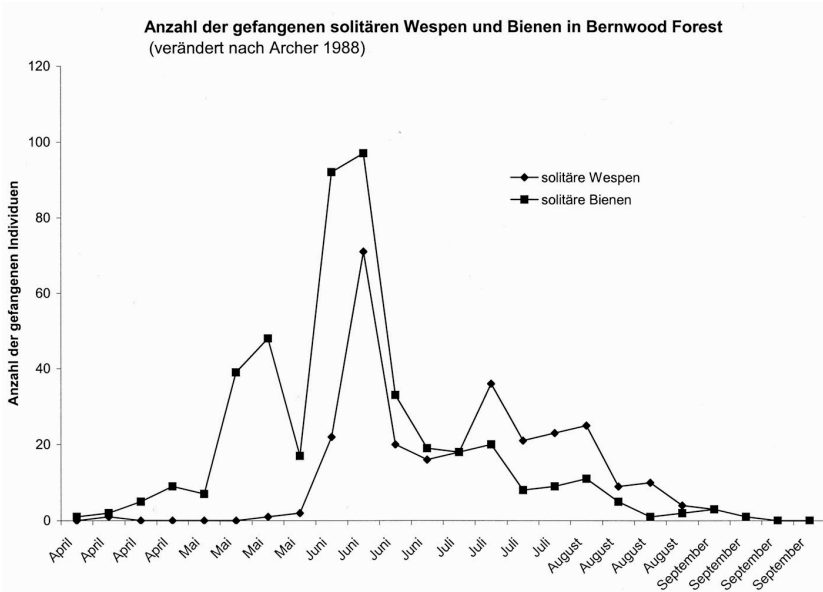


Abb. 2: Verteilung von Wildbienen und Wespen im Jahresverlauf in Bernwood (England) von 1980 bis 1982 (verändert nach Archer 1988: 26).

Fig. 2: Annual distribution of wild bee stock and wasps in Bernwood (England) (reevaluated from ARCHER 1988: 26).

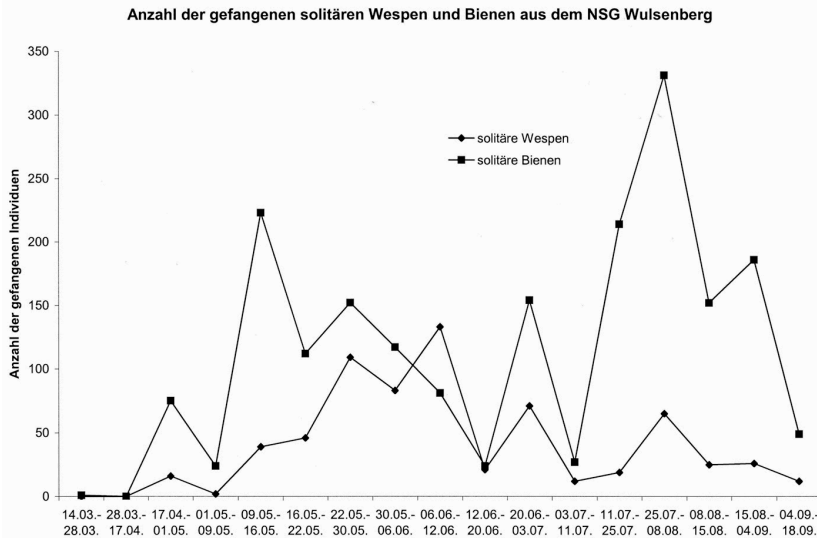


Abb. 3: Verteilung von Wildbienen und Wespen im Jahresverlauf aus dem NSG Wulsenberg (KUHLMANN 1998).

Fig. 3: Annual distribution of solitary bees and wasps from the nature reserve Wulsenberg (KUHLMANN 1998).

Artenreiche Offenlandstandorte, wie Kalkmagerrasen, bieten demgegenüber fast während der gesamten Vegetationsperiode ausreichend Blüten an, was sich in dem jahreszeitlichen Verlauf der Individuendichte widerspiegelt, wobei für den Anstieg im Spätsommer vor allem Arten aus den Gattungen *Lasioglossum*, *Halictus* und *Sphecodes* verantwortlich sind (KUHLMANN 2000).

Nistweise

Die jahreszeitliche Verteilung der solitären Wespen hat ihr Maximum in den wärmsten Monaten: von Juni bis August (s. Abb. 2). Wespen haben demnach ein höheres Wärmebedürfnis als Wildbienen, worauf ARCHER (1990) hinweist. Nach LOMHOLDT (1975) nimmt der Anteil von oberirdisch nistenden Grabwespen in Europa von Süden nach Norden hin zu. SCHMIDT (1977) weist in einer Untersuchung über Grabwespen aus dem Schwarzwald ausdrücklich darauf hin, dass die meisten Arten in Gebirgswäldern im Holz nisten. Die Erklärung für diese Verteilung hängt nach ARCHER (1996) mit der besseren Erwärmung durch die Sonne bei oberirdisch angelegten Nestern zusammen.

In den Tab. 4 und 5 ist der Anteil der oberirdisch nistenden Wespenarten und der Kleptoparasiten aus verschiedenen Untersuchungen zusammengefasst. Der Anteil der hypergäisch nistenden Wespen beträgt im Wald 60 % bis 100 %, während er im Offenland (z. B. Magerrasen, Dünen u.a.) deutlich unter 50 % liegt.

Anhand der Untersuchungen von KUHLMANN (1998) und KUHLMANN & QUEST (2003) aus dem Bayerischen Wald kann man eine Zunahme des Anteils hypergäisch nistender Wespenarten mit steigender Meereshöhe erkennen. Die Tab. 5 zeigt weitere Ergebnisse aus Wäldern, bei denen das Ergebnis aus dem Naturwaldreservat Schotten (DOROW 1999) auffällig ist, denn das Gebiet hat einen Anteil der oberirdisch nistenden Wespen, der sich nicht in die Ergebnisse der Tab. 4 einordnen lässt, da sich das Naturwaldreservat auf einer Höhe von nur 600 m ü.NN befindet. Entscheidend für den Anteil der hypergäisch nistender Wespen ist demnach das Waldinnenklima, dass sich vor allem vom Umland durch eine höhere Feuchtigkeit und kühlere Temperaturen abhebt.

Neben dem großen Angebot an oberirdisch vorhandenen Niststrukturen spielt die Erwärmbarkeit dieser Nistrequisiten im Wald vermutlich die entscheidende Rolle für die Besiedlung durch Wespen. Ein hoher Anteil oberirdisch nistender Wespen ist demnach ein Indikator für kühl-feuchte Waldstrukturen.

Tab. 4: Anteil hypergäisch nistender Stechimmen aus verschiedenen Höhenlagen des Bayerischen Waldes.

Tab. 4: Moiety of epigeal nesting aculeate hymenoptera from different hight levels in the Nationalpark Bayerischer Wald.

KUHLMANN & QUEST 2003 Fläche 1 700 m ü. NN	KUHLMANN 1998 Fläche 2 880 m ü NN	KUHLMANN 1998 Fläche 3 900 m ü. NN	KUHLMANN 1998 Fläche 1 1150 m ü. NN	KUHLMANN & QUEST 2003 Fläche 5 1150 m ü. NN
59,1 %	77,8 %	83,3 %	88,9 %	100 %

Tab. 5: Anteil hypergäisch nistenden Stechimmen aus weiteren Waldflächen.

Tab. 5: Moiety of epigeal nesting aculeate hymenoptera from other forests.

FUHRMANN 2003 Edersee 350 m ü. NN	DOROW 2004 Neuhof 440 ü. NN	DOROW 1999 Schotten 600 m ü. NN
53,5 %	60,6 %	86,8 %

Soziale Arten

Soziale Insektenarten sind in nahezu allen terrestrischen Lebensräumen dominant. MICHENER (1974) unterscheidet mehrere Gruppen des sozialen Zusammenlebens bei Bienen, wobei für mitteleuropäische Waldlebensräume vor allem die eusozialen oder staatenbildenden Hummeln und sozialen Faltenwespen von besonderem Interesse sind. Arten aus diesen Familien bilden eine einjährige Sozietät, deren Jahreszyklus in den gemäßigten Breiten ähnlich verläuft. Begattete Weibchen aus dem Vorjahr überwintern und gründen im Verlauf des Frühjahrs ein Nest, was im Verlauf des Sommers zu mehreren Hunderten bis Tausenden Individuen anwachsen kann. Der Höhepunkt der Volkentwicklung ist in aller Regel mit dem Auftreten der Geschlechtstiere erreicht und endet spätestens mit Beginn der ersten Nachtfröste.

Besonders dominant treten in Wäldern die sozialen bzw. sozialparasitischen Arten der Gattungen *Bombus*, *Psithyrus*, *Vespula* und *Dolichovespula* auf. Die Abb. 4 zeigt eine Aufsammlung aus einem etwa 180jährigen bodensauren Buchenwald aus dem Rothaargebirge (ca. 750 m ü. NN). In diesem Hallenwald konnten innerhalb eines Jahres keine solitäre Wespenart und nur acht Individuen solitärer Wildbienenarten gefangen werden. Demgegenüber wurden von Mitte April bis Ende August 73 Hummeln und soziale Faltenwespen erfasst.

Neben der hohen Populationsdichte und der größenbedingten Auffälligkeit dieser Arten ist vor allem die Fähigkeit der Regulation der Körpertemperatur gegenüber der Umgebungstemperatur zu nennen. Diese Fähigkeit der Insekten ermöglicht es ihnen, innerhalb von nur wenigen Wochen große Populationen aufzubauen. Aufgrund dieser Möglichkeit entwickeln Hummeln und Faltenwespen eine bessere Aktivität in feucht-kühlen Waldbereichen, womit diese Insekten effektiver die vorhandenen Nahrungsressourcen nutzen können (HEINRICH 1984, 1994, GOULSON 2003, MAUSS et al. 2000).

Verteilung solitärer und sozialer Bienen und Wespen in einem ca. 180 jährigen Buchenwald

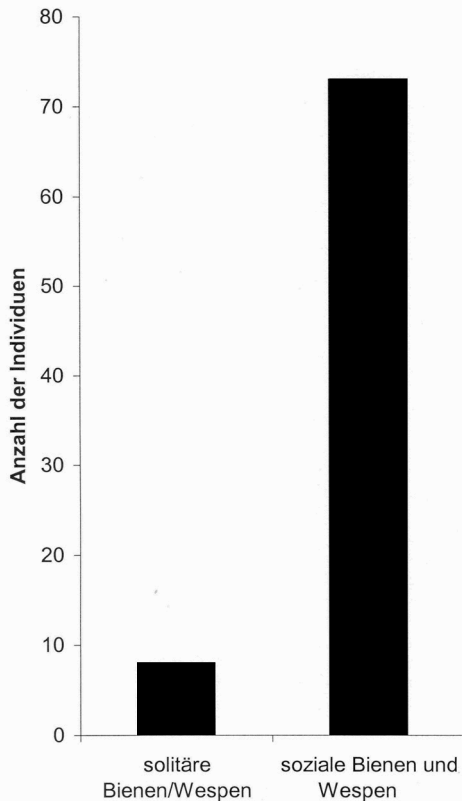


Abb. 4: Verteilung solitärer und sozialer Bienen und Wespen in einem ca. 180jährigen Buchenwald

Fig. 4: Distribution of solitary and socially organized bees and wasps from a 180-year-old beech forest.

Diskussion

Wälder unterliegen dynamischen Prozessen, die aktuell und im Verlauf der Zeit durch Heterogenität gekennzeichnet sind. Diese räumlichen und zeitlichen Veränderungen innerhalb der Wälder können mit dem "Patch-dynamics-Konzept" (PICKETT & THOMPSON 1978, PICKETT & WHITE 1985) erklärt werden. Somit müssen Bereiche innerhalb von Wäldern nicht unbedingt einer linearen Entwicklung folgen, wie sie idealisiert die Abb. 1 zeigt. Störungen gehören, wie auch immer verteilt, in die Wälder und stellen für eine Vielzahl von Tierarten des Waldes essentielle Lebensraumrequisiten. Besonders Stechimmen sind auf diese klimatisch wichtigen und im Requisitenangebot besonders reich ausgestatteten Lichtungen angewiesen. Nach HOVESTADT et al. (1994) sind Zielarten für den Naturschutz, neben besonders gefährdeten Arten, Tiere die an bestimmte Sukzessionsstadien gebunden sind. Anhand von unterschiedlichen Untersuchungen der letzten Jahre wird zunehmend deutlich, dass Stechimmen in natürlichen

bis naturnahen Waldökosystemen überraschend artenreiche Zönosen haben. Es zeigt sich, dass die Bienen und Wespen über spezifische Anpassungen verfügen, um diese Bestandslücken innerhalb eines gewissen Raumes aufzuspüren und sie für sich zu nutzen. Grundsätzlich kann man aus den Ergebnissen ableiten, dass alte Wälder mit einer Habitattradition von großen bzw. einer Vielzahl von Störungen und lichten Phasen eine hohe Artenzahl besitzen. Eine kleinräumige Dynamik, die einhergeht mit einer großräumigen Persistenz, in der Eigenschaften und Vielfalt der jeweiligen Standorte erhalten bleiben, schafft die nötigen Voraussetzungen für die Stechimmenzönosen. Neben spezialisierten Waldarten, sowie weit verbreiteten Bienen und Wespen, wird immer ein gewisser Prozentsatz von Offenlandarten im Wald nachgewiesen (DENNIS 1997). Darüber hinaus sind in lichten Wäldern bzw. auf Lichtungen die Anzahl der oligolektischen Arten und die Zahl der Wirt-Parasit-Beziehungen höher, da mit zunehmendem Lichteinfall die Artenzahl allgemein ansteigt (SCHERZINGER 1996) und somit mehr Ressourcen zur Nutzung bereitstehen. Auf größeren Lichtungen treten mehr bodennistende Arten auf. Besonders größere Störstellen, die innerhalb des Waldes noch günstig exponiert sind, können über besonders günstige klimatische Eigenschaften verfügen (WARREN & KEY 1991). Auf solchen Flächen steigt der Anteil der bodennistenden Grabwespen an. Geht demgegenüber der Anteil an Störstellen im Wald zurück, kehren sich die genannten Eigenschaften der Stechimmenzönosen um. Durch das Fehlen der solitären Arten treten die sonst auch schon zahlreich vorkommenden sozialen Arten dominant auf.

Eine hohe Stechimmenanzahl mit einer hohen Anzahl wertgebender Wespen- und Wildbienenarten weist auf einen naturnahen Wald hin, der über eine gute Strukturierung in der Fläche hinsichtlich junger und alter (lichterer) Sukzessionsstadien verfügt. Damit dürften mitteleuropäische Wälder neben Auen und Steppengebieten zu den Primärlebensräumen aculeater Hymenopteren gehören. Ihr Fehlen in den meisten Waldbereichen weist auf eine erhebliche Naturferne hin.

Aus Sicht des Schutzes natürlicher Prozesse und der Förderung von Arten, die an diese Störungen und lichten Waldbereiche angepasst sind, sieht es in den meisten mitteleuropäischen Wäldern sehr schlecht aus. Deutsche Wälder sind heute durchschnittlich 7-10 m höher und haben das 1,5 fache Holz- und Vegetationsvolumen als noch vor 50 Jahren. Damit sind sie heute dunkler, feuchter und kühler geworden (GATTER 2004). Die sogenannte naturnahe Bewirtschaftung mit ihrer femelartigen Nutzung einzelner Bäume verschärft die Situation, da keine nennenswerten Lichtungen oder lichte Bereiche mehr entstehen. Artenreiche Initial- und Endstadien der Waldentwicklung sind durch die frühe Nutzung und den geringen Einschlag nahezu völlig ausgeblendet. Hinzu kommt, dass die wenigen herbivoren Säugetiere, die es noch in unserer Landschaft gibt und retardierend auf die Sukzessionsprozesse einwirken können, auf ein bedeutungsloses Maß heruntergeschossen wurden.

Wichtig für den Naturschutz im Wald wäre es daher, zunächst einmal mehr natürliche Prozesse zuzulassen, die mittel- bis langfristig zu einer Ausdifferenzierung führen. Ein Mosaik unterschiedlicher Sukzessionsstadien im Sinne des "Patch-dynamic-Konzeptes" würde neben Stechimmen einer Vielzahl angepasster Waldarten helfen. Ein Zulassen von natürlichen Prozessen setzt bei Waldökosystemen viel Zeit voraus, da Wälder sehr alt werden können. Da innerhalb einer mehrhundertjährigen Entwicklung seltene Arten verschwinden könnten, müssen kurzfristige Störstellen in Form von Rodungen bzw. Kahl-

schlagen, die anschließend nicht aufgeforstet werden dürfen, durchgeführt werden. Im Sinne von Zielarten für den Naturschutz sind Stechimmen ein ideales Instrument zur Erfolgskontrolle bestimmter Sukzessionsstadien.

Danksagung

Für wertvolle Hinweise zum Manuskript bedanke ich mich bei Heinrich Wolf, Dr. Wolfgang H.O. Dorow, Achim Frede und Dr. Michael Kuhlmann, für die Hilfe bei der englischen Zusammenfassung bei Frau Maria Empting.

Zusammenfassung

Wälder sind bisher in Mitteleuropa schlecht auf aculeate Hymenopteren untersucht worden, da sie der allgemeinen Auffassung nach wenig Arten aufweisen. Neuere Untersuchungen der letzten Jahre haben aber gezeigt, dass natürliche bis naturnahe Wälder einer großen Anzahl von Bienen und Wespen Lebensraum bieten können. Wälder gehören somit neben den Auen und Steppengebieten zu den Primärlebensräumen mitteleuropäischer Stechimmen. 38 Bienen- und Wespenarten können in Mitteleuropa als stenöke Waldarten bezeichnet werden. Ihr Vorhandensein deutet auf eine große Naturnähe hin. Da Stechimmen im Wald vor allem besonders junge und alte Waldentwicklungsphasen besiedeln, haben sie eine Indikatorfunktion für die Dynamik lichter Waldstadien.

Arten, die in Wäldern dauerhaft existieren können, haben bestimmte Anpassungen. Eine der herausragendsten ist sicherlich die Thermoregulation der sozialen Arten (Hummeln, soziale Faltenwespen), die dominant in allen Wäldern vorkommen. Mit zunehmender Naturnähe und einer damit steigenden Anzahl an offenen Bereichen des Waldes steigt der Anteil der solitären Arten an. Die Dichte der Wildbienen und Wespen ist insgesamt gering, weil parasitoide Arten unter den Stechimmen sich selten auf einen Wirt konzentrieren. Das Aktivitätsmaximum der Wildbienen liegt im Frühjahr und Frühsommer und korreliert mit dem Vorkommen von Blütenpflanzen. Demgegenüber sind die carnivorinen Wespen hauptsächlich in den wärmsten Sommermonaten aktiv. Diese Wärmebedürftigkeit der Wespen drückt sich auch in der Nistweise aus, da sie eher ober- als unterirdisch im Wald nisten.

Schlagwörter: Mitteleuropa, solitäre Bienen und Wespen, naturnahe bzw. natürliche Wälder, stenöke Waldarten

Literatur

- ARCHER M.E. (1988): The aculeate wasp and bees assemblage (Hymenoptera: Aculeata) of a woodland: Bernwood Forest in the English Midlands. — *Entomologist* **107**: 24-33. London.
- ARCHER M.E. (1990): The solitary aculeate wasps and bees (Hymenoptera: Aculeata) of an English suburban garden. — *Entomologist's Gaz.* **41**: 129-142. London.
- ARCHER M.E. (1996): The aculeate wasps and bees (Hym., Aculeata) of Sherwood Forest in Nottinghamshire and the development of a national quality assessment scheme. — *Entomologist's mon. Mag.* **132**: 35-44. London.
- BLAB J. (1993): Grundlagen des Biotopschutzes für Tiere. — Schriftenreihe f. Landschaftspflege und Naturschutz H. **24**: 1-479. Bonn-Bad Godesberg.
- BLÖSCH M. (2000): Die Grabwespen Deutschlands. — *Die Tierwelt Deutschlands* 71. Teil, Goecke & Evers, Keltern: 1-480.

- DENNIS P. (1997): Impact of forest and woodland structure on Insect abundance and diversity. — In: WATT A.D., STORK N.E. & M.H. HUNTER, *Forests and insects*: 321-340. London.
- DETSCH R., ENGEL K., MATTHES U. & M. KÖLBEL (2000): Vielfalt im Naturwald – Einfalt im Wirtschaftswald? — LWF-aktuell **25**: 10-17. Freising.
- DOROW W.H.O. (1999): Hymenoptera: Aculeata (Stechimmen). — In: FLECHTNER G., DOROW W.H.O. & J.-P. KOPELKE (Hrsg.), *Naturreservate in Hessen No. 5/2.1 Niddahänge östlich Rudingshain. Zoologische Untersuchungen 1990-1992.* — Mitt. Hess. Landesforstverwaltung **32**: 461-656. Wiesbaden.
- DOROW W.H.O. (2004): Hymenoptera: Aculeata (Stechimmen). — In: DOROW W.H.O., FLECHTNER G. & J.-P. KOPELKE (Hrsg.), *Naturreservate in Hessen No. 6/2.2 Schönbuche. Zoologische Untersuchungen 1990-1992. Teil 2*: 127-264. Gießen.
- ELLENBERG H. (1986): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht.* — 4. Auflage, Verlag Ulmer: 1-989 Seiten. Stuttgart.
- ESSER J. (2005): Die Seidenbiene *Colletes davesianus* SMITH 1846 – Lebensstrategie einer spezialisierten Wildbiene. 182 Seiten. — NIBUK, Neunkirchen.
- FINK P., HÄRDLE W., REDECKER B. & U. RIECKEN (2004): Weidlandschaften und Wildnisgebiete – Vom Experiment zur Praxis. — Schriftenreihe f. Landschaftspflege und Naturschutz, H. **78**: 1-539. Bonn.
- FUHRMANN M. (2003): Aculeate Hymenopteren aus dem Naturschutzgebiet "Kahle Haardt" bei Vöhl (Kreis Waldeck-Frankenberg). — Unveröffentlicht 7 Seiten. Kreuztal.
- FUHRMANN M. (2004): Gehölzdominierte Lebensräume II.4.1 bis II.4.4. — In: CÖLLN K., ESSER J., FUHRMANN M., JACOBI B., JAKUBZIK A., QUEST M., SONNENBURG H., STEVEN M., TUMBRINCK K., WOLF H. & H. WOYDAK, *Stechimmen in Nordrhein-Westfalen.* — LÖBF-SchrR. **20**: 120-139. Recklinghausen.
- FUHRMANN M. (2007): Bienen, Wespen und Ameisen (Hymenoptera Aculeata) als Bewohner eines Eichen-Birken Niederwaldes. Landesamt für Natur, Umwelt und Verbraucherschutz Nordrhein-Westfalen (Hrsg.) In: *Niederwälder in NRW – Ökologie, Schutz und Erhaltung.* — LANUV **1**: 225-236. Recklinghausen.
- GATTER W. (2004): Deutschlands Wälder und ihre Vogelgesellschaften im Rahmen von Gesellschaftswandel und Umwelteinflüssen. — *Vogelwelt* **125**: 151-176. Wiebelsheim.
- GOULSON D. (2003): *Bumblebees – Behavior and ecology.* 235 Seiten. — Oxford University Press. New York.
- HAESLER V. (1972): Anthropogene Biotope (Kahlschlag, Kiesgrube, Stadtgärten) als Refugien für Insekten, untersucht am Beispiel der Hymenoptera Aculeata. — *Zool. Jb. Syst.* **99**: 103-212. Jena.
- HÄRDLE W., EWALD J. & N. HÖLZEL (2004): *Wälder des Tieflandes und der Mittelgebirge.* — Verlag Ulmer: 1-252. Stuttgart.
- HEINRICH B. (1984): Strategies of thermoregulation and foraging in two vespid wasps, *Dolichovespula maculata* and *Vespula vulgaris*. — *J. Comp. Physiol. B.* **154**: 175-180. Berlin, Heidelberg.
- HEINRICH B. (1994): *Der Hummelstaat.* 318 Seiten. — Verlag List. München.
- HEINRICH C. (1996): *Waldschutzgebiete – Urwald von morgen. Konzeption zum Schutz und zur Entwicklung naturbellassener Laubwaldökosysteme in großflächigen Waldschutzgebieten im Bundesland Hessen.* 1-166. — Wetzlar.
- HOVESTADT T., ROESER J. & M. MÜHLENBERG (1994): Flächenbedarf von Tierpopulationen als Kriterien für Maßnahmen des Biotopschutzes und als Datenbasis zur Beurteilung von Eingriffen in Natur und Landschaft. — *Berichte aus der Ökologischen Forschung* **1**: 1-277. Jülich.
- KÖNIG H. & M. BOUVRON (2005): Die Ökologische Flächenstichprobe als Beitrag zur FFH-Berichtspflicht. — *LÖBF-Mitt.* **30**: 20-25. Recklinghausen.

- KRATOCHWIL A. & M. KLATT (1989): Apoide Hymenopteren an Ruderalstellen der Stadt Freiburg i. Br. (BRD) – submediterrane Faunenelemente an Standorten kleinräumig hoher Persistenz. — Zool. Jb. Syst. **116**: 379-389. Jena.
- KRATOCHWIL A. (2003): Bees (Hymenoptera: Apoidea) as key-stone species: specific of resource and requisite utilisation in different habitat types. — Ber.Reinh.-Tüxen-Ges. **15**: 59-77. Hannover.
- KUHLMANN M. (1999): Besiedlung von Windwürfen und abgestorbenen Waldflächen im Nationalpark Bayerischer Wald durch Wildbienen und aculeate Wespen (Hymenoptera Aculeata). — Ber. naturf. Ges. Bamberg **73**: 65-94. Bamberg.
- KUHLMANN M. (2000): Die Struktur von Stechimmenzönosen (Hymenoptera, Aculeata) ausgewählter Kalkmagerrasen des Diemeltales unter besonderer Berücksichtigung der Nutzungsgeschichte und des Requisitenangebotes. — Abh. westf. Mus. Naturk. **62**: 1-102. Münster.
- KUHLMANN M. (2001): Zur Besiedlung unterschiedlicher Waldstandorte durch Wildbienen und Wespen (Hymenoptera Aculeata) im Nationalpark Bayerischer Wald. — Ber. naturf. Ges. Bamberg **75**: 55-69. Bamberg.
- KUHLMANN M. (2002): Struktur der Wildbienen- und Wespenzönosen ausgewählter Waldstandorte im Nationalpark Bayerischer Wald (Hymenoptera, Aculeata). — NachrBl. bayer. Ent. **51**: 61-75. München.
- KUHLMANN M. & M. QUEST (2003): Stechimmenzönosen von Moorstandorten und eines Bruchwaldes sowie Ergebnisse einer dreijährigen Daueruntersuchung auf einer isolierten Lichtung im Nationalpark Bayerischer Wald (Hymenoptera, Aculeata). — NachrBl. bayer. Ent. **52**: 46-59. München.
- LOMHOLDT, O. (1984): The Sphecidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark. — Fauna ent. Scand. **4**: 1-451. Klampenborg.
- MAUSS V., SCHRÖDER St. & Ch. BOTTA (2000): Untersuchungen zur Höhenverbreitung von Hummeln und sozialen Faltenwespen im Arbergebiet des Bayerischen Waldes mit Anmerkungen zum Vorkommen solitärer Stechimmenarten (Hymenoptera: "Sphecidae", Apidae, Pompilidae, Vespidae). — NachrBl. bayer. Ent. **49**: 71-79. München.
- MICHENER C.D. (1974): The Social Behavior of the Bees. A Comparative Study. 404 Seiten. — Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
- PICKETT S.T.A. & J.N. THOMPSON (1978): Patch dynamiks and the design of nature reserves. — Biol. Conserv. **13**: 27-37.
- PICKETT S.T.A. & P.S. WHITE (1985). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. — Academic Press. San Diego: 1-472.
- QUEST M. & M. KUHLMANN (2005) Stechimmenzönosen von Borkenkäferlücken im Nationalpark Bayerischer Wald (Hymenoptera, Aculeata). — NachrBl. bayer. Ent. **54**: 30-38. München.
- REIDT J. VON DER (2000): Zum Vorkommen von Wildbienen und Wespen (Hymenoptera, Aculeata) in drei ehemaligen "Hutewaldbereichen" des Sollings. — Diplomarbeit an der Universität Paderborn - Abteilung Höxter, Lehrgebiet Tierökologie.
- REMMERT H. (1992): Das Mosaik-Zyklus-Konzept und seine Bedeutung für den Naturschutz. – Eine Übersicht. — In: Wald oder Weideland: Zur Naturgeschichte Mitteleuropas. — Laufener Seminarbeitr./ANL **2**: 45-57. Laufen a.d. Salzach
- ROUBIK D.W. (1989): Ecology and Natural History of Tropical Bees. 514 Seiten. — Cambridge University Press. Cambridge.
- SCHERZINGER W. (1996): Naturschutz im Wald. 447 Seiten. — Verlag Ulmer. Stuttgart.
- SCHMIDT K. (1977): Grabwespen aus Enzklösterle bei Wildbad im Schwarzwald. — Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. **46**: 95-102. Karlsruhe.
- SCHOWALTER T.D. (1985): Adaptions of Insects to Disturbance. — In: PICKETT S.T.A. & P.S. WHITE, The ecology of natural disturbance and patch dynamics: 235-252. — San Diego.

- VERA F.W.M. (2000): Grazing ecology and forest history. 506 Seiten. — Oxon, New York.
- VÖLKL W. (1991): Besiedlungsprozesse in kurzlebigen Habitaten: Die Biozönose von Waldlichtungen. — *Natur Landschaft* **66**: 98-102. Bonn.
- WARREN M.S. & R.S. KEY (1991): Woodlands: Past, present and potential for insects. — In: COLLINS N.M. & J.A. THOMAS, The conservation of insects and their habitats: 155-211. — Academic Press. San Diego.
- WESSERLING J. (1996): Habitatwahl und Ausbreitungsverhalten von Stechimmen (Hymenoptera: Aculeata) in Sandgebieten unterschiedlicher Sukzessionsstadien. — Dissertation Karlsruhe, 121 S.
- WESTRICH P. (1989): Die Wildbienen Baden-Württembergs. 2 Bd. 972 Seiten. — Verlag Ulmer. Stuttgart.
- ZEIL J., KELBER A. & R. VOSS (1996): Structure and function of learning flights in bees and wasps. — *J. Exp. Bio.* **199**: 245-252. Edinburgh.

Anschrift des Verfassers: Markus FUHRMANN
Zum Großen Wald 19
D-57223 Kreuztal, Deutschland
E-Mail: markus.fuhrmann@onlinehome.de