

Bionomie und Abwehrverhalten der in Deutschland vorkommenden allergologisch bedeutsamen Bienen und Faltenwespen

(Hymenoptera, Apidae, Vespidae)

Relevante Arten

Bienen und Faltenwespen gehören zu den Stechimmen (*Aculeata s. str.*), einer artenreichen Teilgruppe der Hautflügler (*Hymenoptera*). Die Weibchen besitzen einen Giftstachel [15, 18], der sich im Lauf der Evolution aus dem Eiablageapparat der Vorfahren der Stechimmen entwickelt hat. Er diente ursprünglich dazu, Beutetiere zu lähmen, wurde dann aber zunehmend auch zur Abwehr von Fressfeinden eingesetzt [15].

Als potenzielle Auslöser von Hymenoptereingiftallergien kommen in Mitteleuropa insbesondere etwa 40 eusoziale Bienen- und Faltenwespenarten infrage, in deren Nestern zumindest zeitweilig eine größere Zahl von Arbeiterinnen leben und die aufgrund ihrer Körpergröße und des Baus ihres Stachels in der Lage sind, die Haut des Menschen zu durchdringen [20]. Eusoziale Arten bilden Kolonien, die ein oder mehrere fertile Weibchen (Königinnen) und ihre sterilen weiblichen Nachkommen (Arbeiterinnen) umfassen. Zwischen den Nestgenossinnen besteht reproduktive Arbeitsteiligkeit, d. h., die Königinnen legen Eier, während die Arbeiterinnen Versorgung, Ausbau und Verteidigung des Nestes übernehmen. Von besonderer Bedeutung hinsichtlich der Hymenoptereingiftallergien sind dabei bestimmte Arten der sozialen Faltenwespen, die Honigbiene und in geringerem Maße auch häufige Hummelarten (■ Tab. 1). Das erhöhte Gefahrenpotenzial dieser Arten ergibt sich aus ihren hohen Po-

pulationsdichten in Siedlungs- und Freizeitbereichen des Menschen und einem ausgeprägten Feindabwehrverhalten am Nest.

Bionomie und Abwehrverhalten der Honigbiene

Entwicklungszyklus der Kolonien

Die Honigbiene (■ Abb. 1) ist die einzige hoch eusoziale Bienenart in Mitteleuropa [22]: Sie bildet große, mehrjährige Völker (■ Abb. 2), die den Winter gemeinsam im Stock als Wintertraube überdauern. Die Vermehrung erfolgt durch Schwarmbildung. Dabei verlässt die alte Königin gemeinsam mit etwa der Hälfte der Arbeiterinnen das alte Nest. Der Schwarm sucht sich einen neuen Nistplatz und errichtet dort ein neues Nest. Im alten Stock schlüpfen kurz nach dem Abflug des Schwarmes

junge Königinnen, die miteinander kämpfen. Die Siegerin wird zur neuen Königin des alten Nestes.

Phänologie und Abundanzdynamik

Die Flugzeit der Honigbiene erstreckt sich über die gesamte Vegetationsperiode, von der Zeit der Weidenblüte (meist Ende Februar) bis Anfang Oktober (■ Tab. 1). Die Schwarmbildung erfolgt im Frühjahr, insbesondere im Zeitraum Mai/Juni. Da Honigbienen als Volk überwintern, variiert ihre Abundanz über die gesamte Flugzeit nur wenig und ist meist sehr hoch [22].

Verbreitung und Vorkommen

Die Honigbiene ist in ganz Deutschland verbreitet. Sie besiedelt ursprünglich v. a. die tieferen Lagen, da die Völker den Win-



Abb. 1 ▶ Arbeiterin der Honigbiene (*Apis mellifera*) beim Blütenbesuch. Honigbienen sind am Futterplatz fluchtmotiviert

Tab. 1 Angaben zur Bionomie der in Deutschland nachgewiesenen eusozialen Bienen- und Faltenwespenarten, die regelmäßig oder gelegentlich im Siedlungsbereich auftreten und als potenzielle Auslöser von Allergien in Folge von Sticheignissen von Bedeutung sind

Taxon	Geographische Restriktion in Deutschland	Vorkommen im Siedlungsbereich	Maximale Anzahl von Arbeiterinnen pro Nest ^a	Flugzeit (Monat)	Hauptgefährdungsort ^b
Apidae (Bienen)					
Apinae					
Apis mellifera (Honigbiene)		Regelmäßig	>10.000	2–10	N, F
<i>Bombus cryptarum</i> (Kryptische Erdhummel)	?	Gelegentlich	100–200	3–8	N
<i>Bombus hortorum</i> (Gartenhummel)		Regelmäßig	100–200	4–7	N
<i>Bombus humilis</i> (Veränderliche Hummel)	Fehlt nordwestlich der Mittelgebirge	Gelegentlich	100–200	4–10	N
Bombus hypnorum (Baumhummel)		Regelmäßig	200–500	3–8	N
<i>Bombus lapidarius</i> (Steinhummel)		Regelmäßig	200–500	4–9	N
<i>Bombus lucorum</i> (Helle Erdhummel)		Regelmäßig	200–500	3–8	N
<i>Bombus pascuorum</i> (Ackerhummel)		Regelmäßig	100–200	4–10	N
<i>Bombus pratorum</i> (Wiesenhummel)		Regelmäßig	100–200	3–7	N
<i>Bombus sylvarum</i> (Bunte Hummel)	Fehlt nordwestlich der Mittelgebirge	Gelegentlich	100–200	4–10	N
<i>Bombus terrestris</i> (Dunkle Erdhummel)		Regelmäßig	500–1000	2–9	N
Vespidae (Faltenwespen)					
Polistinae (Feldwespen)					
Polistes dominulus (Gallische Wespe)	Keine (nach Arealerweiterung im Nordwesten)	Regelmäßig	<50	4–10	N
<i>Polistes nimpha</i>	Fehlt nordwestlich der Mittelgebirge	Gelegentlich	<50	5–9	N
<i>Polistes biglumis</i>	Fehlt nordwestlich der Mittelgebirge	Gelegentlich	<50	5–9	N
<i>Polistes bischoffi</i>	Süddeutschland bis zur Mainlinie, im Rheintal bis Bonn; Arealerweiterung	Gelegentlich	<50	4–9	N
Vespinae (Echte Faltenwespen)					
Vespa crabro (Hornisse)		Regelmäßig	500–1000	4–11	N, (F)
Dolichovespula media (Kleine Hornisse)	Im Nordwesten selten	Regelmäßig	200–500	4–9	N
Dolichovespula saxonica (Sächsische Wespe)		Regelmäßig	200–500	5–9	N
<i>Dolichovespula norwegica</i> (Norwegische Wespe)	Bevorzugt in höheren Lagen	Gelegentlich	200–500	4–9	N
<i>Dolichovespula sylvestris</i> (Waldwespe)		Gelegentlich	200–500	5–9	N
Vespula vulgaris (Gemeine Wespe)		Regelmäßig	1000–5000	4–11	N, F
Vespula germanica (Deutsche Wespe)		Regelmäßig	1000–5000	4–11	N, F
<i>Vespula rufa</i> (Rote Wespe)	Bevorzugt in höheren Lagen	Gelegentlich	200–500	4–9	N

Besonders relevante Arten in Fettdruck; kombiniert nach [1, 3, 4, 10, 12, 14, 20, 22, 30].

^aKlassifiziert in 8 Klassen (<50, 50–100, 100–200, 200–500, 500–1000, 1000–5000, 5000–10.000, >10.000 Arbeiterinnen).

^bN Nestbereich; F Futterplatz.

ter natürlicherweise oberhalb der Baumgrenze nicht überdauern können. Durch Wanderimker werden Honigbienen aber im Sommer auch in subalpine Regionen, wie z. B. auf die Almen, gebracht, oder sie fliegen teilweise auch aus tieferen Lagen zu.

Die Honigbienenendichte ist im Siedlungsbereich meistens hoch. Sie wird un-

mittelbar von der Intensität der Imkerei in der Umgebung beeinflusst. Der Sammelpunkt der Arbeiterinnen um ein Nest beträgt dabei gewöhnlich etwa 2–3 km, gelegentlich sind es bis zu 10 km.

Ursprünglich legen Honigbienen ihre Nester in Baum- oder Erdhöhlen an [22]. Heute leben die meisten Völker aber in Bienenstöcken.

Typische Nahrungshabitate der Honigbienen sind durch Reichtum an blühenden Pflanzen charakterisiert, weil sie ihren Nahrungsbedarf durch den Besuch von Blüten decken. Dabei dienen Pollen zur Proteinversorgung und Nektar als Kohlenhydratquelle. Honigbienen sind ausgeprägt polylektisch, d. h., sie besuchen Blüten diverser Pflanzenfami-

lien und sehr unterschiedlicher morphologischer Typen. Dabei stehen „Massentrachten“ im Vordergrund, d. h. lokale Anhäufungen von Blüten einer Pflanzenart, wie z. B. blühende Obstbäume, Kleerasen oder Rapsfelder. Solche blühenden Massenbestände können Honigbienen dank ihres effektiven Kommunikationssystems rasch finden, sodass es hier zu sehr großen lokalen Individuenansammlungen kommen kann. Darüber hinaus nehmen die Arbeiterinnen auch Honigtau auf und werden außerdem durch Reste zuckerhaltiger Getränke angelockt.

Abwehrverhalten

Das Nest wird stets von einer größeren Zahl von Wächterinnen bewacht, die sich im Bereich des Flugloches aufhalten und die Umgebung des Stockes sehr genau beobachten. Bei Störungen zeigen die Honigbienen ein ausgeprägtes Abwehrverhalten [6, 8], das ähnlich wie bei Faltenwespen durch schnell bewegte Objekte, Erschütterungen des Nestes, mechanische Reizung der Tiere, akustische Warnsignale und die Umgebungskonzentration des spezifischen Alarmpheromons ausgelöst werden kann (■ Abb. 6). Die Angriffsmotivation der Arbeiterinnen wird dabei u. a. von genetischen Faktoren [6], der Entfernung des Störungsreizes vom Nest (Reaktionshäufigkeit und -intensität nehmen bei Unterschreiten eines Radius von ca. 10 m um das Nest besonders stark zu [16]) und der Witterung beeinflusst (bei schwül-heißem Wetter sind Bienen aggressiver [27]). Erregte Arbeiterinnen alarmieren ihre Stockgenossinnen sowohl akustisch [6] als auch durch die Freisetzung von Alarmpheromonen (Isopentylacetat aus der Stachelscheide, 2-Heptanone aus der Mandibeldrüse) beim „Giftsterzeln“ [7, 16]. Wenn die Erregung der alarmierten Bienen groß genug ist, dann greifen sie den Feind fliegend an. Dabei attackieren sie häufiger warme, dunkle Objekte, die sich bewegen und die eine rauere Oberflächentextur aufweisen [6]. Ferner stimulieren eine gezackte Silhouette und haarige Konsistenz den Angriff [6]. Auch olfaktorische Komponenten spielen eine Rolle, da sich die Tiere zum Ort der maximalen Pheromonkonzentration hin orientieren [16].

Am Futterplatz reagieren Honigbienen auf Störungen beim Blütenbesuch mit

Fluchtverhalten ([24]). Stiche sind hier daher lediglich auf unbeabsichtigte mechanische Beeinträchtigungen der Tiere durch den Menschen zurückzuführen.

Bionomie und Abwehrverhalten von Hummeln

Entwicklungszyklus der Kolonien

Hummeln sind primitiv eusozial, d. h., ihre Kolonien werden alljährlich im Frühjahr zunächst nur von einem einzigen fertilen Weibchen, der Königin, neu gegründet [1, 12]. Während der Gründungsphase errichtet jedes Weibchen ein eigenes, kleines Nest, in dem es alleine eine erste Generation von Nachkommen erzeugt. Bei diesen ersten Nachkommen handelt es sich sämtlich um sterile Hilfsweibchen, die Arbeiterinnen. Diese übernehmen alle Aufgaben zur Versorgung des Nestes, während die Königin zur reinen Eierlegerin wird. Mit Erreichen des Entwicklungshöhepunktes einer Kolonie beginnt die Aufzucht von Männchen und jungen Königinnen. Diese verlassen die Nester nach dem Schlüpfen und kopulieren miteinander, während die Hummelvölker am Ende dieser Phase zugrunde gehen. Nur die jungen Weibchen suchen einen frostsicheren Überwinterungsort auf, wo sie bis zum kommenden Frühjahr überdauern.

Phänologie und Abundanzdynamik

Bei den Hummeln gibt es eine deutliche Differenzierung zwischen Arten, die sehr früh im Jahr aus der Überwinterung erscheinen (*Bombus terrestris* manchmal bereits im Februar, ferner *B. pratorum* und *B. hypnorum*), und solchen, bei denen die Weibchen erst später, zum Teil erst Mitte Mai hervorkommen. Da das Blütenangebot gegen Ende der Vegetationsperiode stark zurückgeht, beenden viele Arten ihren Koloniezyklus bereits im Hochsommer. Es gibt aber auch Arten, die bis in den Herbst hinein aktiv sind, wie z. B. *B. pascuorum*, der bis Anfang Oktober auftreten kann.

Verbreitung und Vorkommen

Grundsätzlich ist überall in Deutschland mit dem Vorkommen von Hummeln zu rechnen. Allerdings handelt es sich nicht

Zusammenfassung · Abstract

Hautarzt 2008
DOI 10.1007/s00105-008-1472-8
© Springer Medizin Verlag 2008

V. Mauss

Bionomie und Abwehrverhalten der in Deutschland vorkommenden allergologisch bedeutsamen Bienen und Faltenwespen. (*Hymenoptera, Apidae, Vespidae*)

Zusammenfassung

In Deutschland kommen etwa 30 eusoziale Arten der *Apinae* und 11 eusoziale Vertreter der *Polistinae* und *Vespinae* als Auslöser von Hymenopterengiftallergien infrage. Von diesen treten 23 Arten regelmäßig oder gelegentlich in Siedlungs- und Freizeitbereichen des Menschen auf. Verbreitung, Phänologie, Neststandorte und Nahrungshabitate dieser Arten werden kurz charakterisiert und ihr Abwehrverhalten beschrieben.

Schlüsselwörter

Apidae · *Vespidae* · Abwehrverhalten · Bionomie · Vorkommen

Bionomics and defensive behaviour of bees and diplopterous wasps (*Hymenoptera, Apidae, Vespidae*) causing venom allergies in Germany

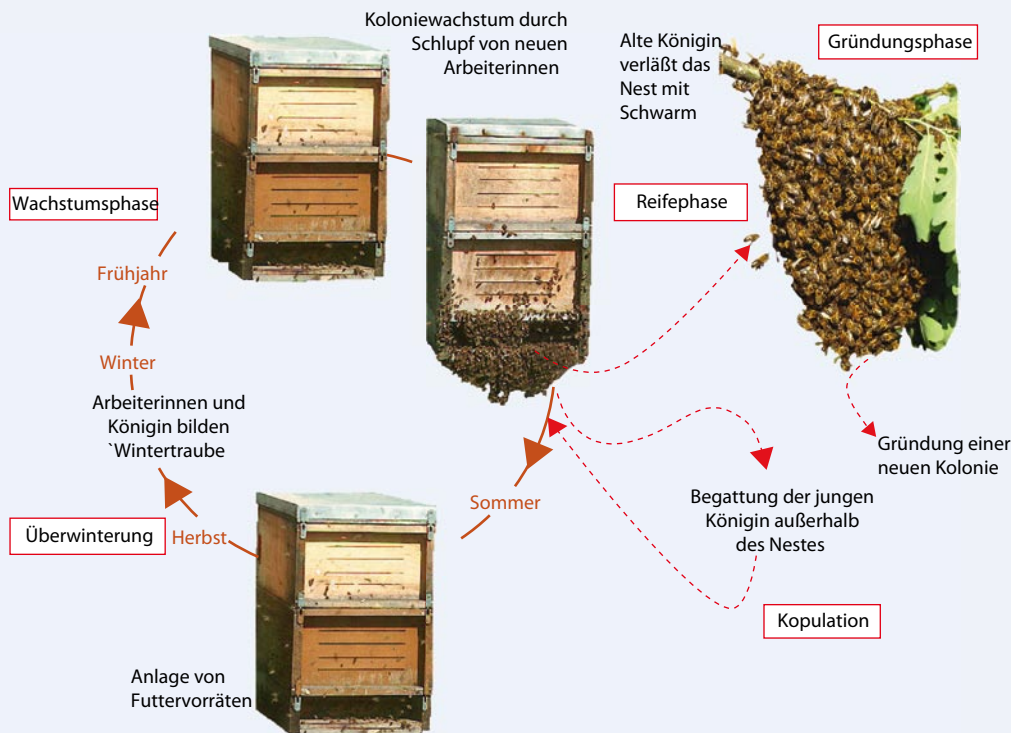
Abstract

About 30 species of eusocial *Apinae* and 11 species of eusocial *Polistinae* and *Vespinae* are possible inducers of venom allergies in Germany. Twenty-three of these species occur regularly or occasionally in residential or recreational areas. Geographical and altitudinal distribution, phenology, nest sites and foraging habitats of these species are concisely characterized. Their defensive behavior is described.

Keywords

Apidae · *Vespidae* · Defensive behavior · Bionomics · Occurrence

Koloniezyklus der Honigbiene (*Apis mellifera*) (hoch eusozial)



Koloniezyklus von Sozialen Faltenwespen (*Vespinae*) (primitiv eusozial)

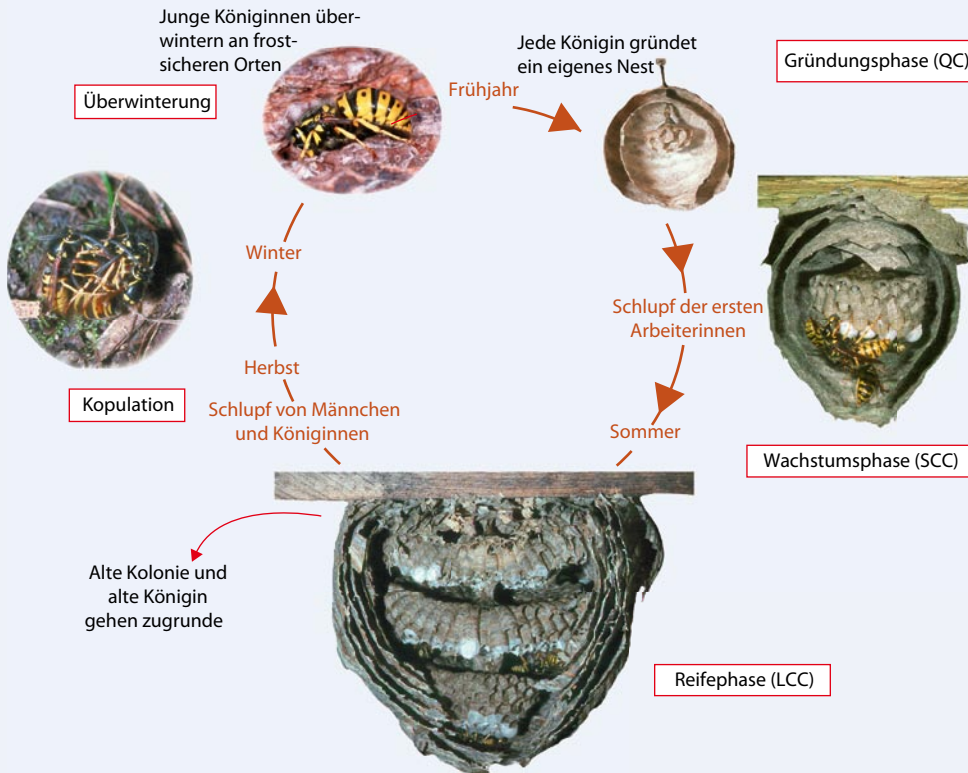


Abb. 2 Schematische Darstellung des Jahreszyklus von Honigbienenvölkern (*Apis mellifera*) und von Kolonien der Sozialen Faltenwespen (*Vespinae*) in Mitteleuropa. (Phasen des Koloniezyklus nach [4]: QC „queen colony“, SCC „small cell colony“, LCC „large cell colony“)

immer um dieselben Arten, da bei Hummeln in Mitteleuropa mehrere geographische Verbreitungsmuster existieren: Arten die über das gesamte Areal verbreitet sind, Arten mit Küstenbindung, Arten,

die in der Norddeutschen Tiefebene fehlen, und alpine Arten. Die Zusammensetzung der Artengemeinschaften wird dabei stark von der Höhenlage beeinflusst: Langzyklische und wärmeliebende Arten tre-

ten in höheren Lagen gegenüber Kurzzyklern und spezialisierten Höhenformen zurück. Spezialisierte Hochgebirgsarten (z. B. *B. monticola* oder *B. sicheli*) können bis in die höchsten Lagen hinein existieren und

erreichen hier respektable Abundanzen. Im Siedlungsbereich dominieren neben Ubiquisten v. a. Arten mit mäßiger Waldverträglichkeit bis Waldbindung. Da die Völker vieler Arten relativ klein sind (■ **Tab. 1**), sind die Abundanzen von Hummeln vergleichsweise niedrig.

Viele Hummelarten, wie z. B. *B. pratorum*, *B. hortorum* oder *B. lapidarius*, sind relativ flexibel hinsichtlich der Wahl ihres Neststandortes und können sowohl unter- als auch oberirdisch nisten [1, 11, 12]. Überwiegend unterirdisch nisten *B. terrestris* und *B. lucorum*. *B. pascuorum* und mehrere verwandte Arten nisten unmittelbar an der Bodenoberfläche, meist in Bereichen mit stark verfilzter Vegetation [1, 11, 12]. Von besonderer Bedeutung sind für viele Hummeln verlassene Nester verschiedener Kleinsäuger (insbesondere Mäusearten), in die sie ihre Brutzellen hinein bauen. Der synanthrope *B. hypnorum* besiedelt häufig alte Vogelnester (oft in Nistkästen), aber z. B. auch Gerümpelanhäufungen auf Dachböden und dergleichen.

Typische Nahrungshabitate von Hummeln sind durch Blütenreichtum charakterisiert, da Hummeln ihren Nahrungsbedarf ausschließlich durch den Besuch von Blüten decken. Alle Arten sind stark polylektisch, d. h., sie besuchen Blüten diverser Pflanzenfamilien und unterschiedlicher morphologischer Typen (eine Ausnahme stellt die alpine Art *B. gerstaeckeri* dar, die nur Eisenhut nutzt).

Abwehrverhalten

Am Nest zeigen langrüsselige Hummelarten, wie z. B. *B. hortorum* und *B. pascuorum*, ein defensives Abwehrverhalten [12]: Sie legen sich mit aufwärts gekrümmter Hinterleibsspitze auf den Rücken, wobei sie andere Arbeiterinnen durch kräftiges Brummen alarmieren. Nur bei unmittelbarer Berührung stechen sie. Kurzrüsselige Arten reagieren am Nest oft empfindlicher und greifen bereits bei geringen Störungen aller Art an, v. a. aber bei Erschütterungen des Nestes. Dann kommen zahlreiche Arbeiterinnen auf einmal aus dem Nest und beißen sich an Haaren, Nacken, Armen und Beinen fest, wobei sie auch stechen [12]. Insbesondere die Arbeiterinnen von *B. hypnorum* (■ **Abb. 3**) können äußerst verteidigungsbereit sein.

Abb. 3 ► Die Baumhummel (*B. hypnorum*) lebt vorwiegend im Siedlungsbereich. Bei Störungen am Nest ist sie äußerst verteidigungsbereit. An Blüten ist sie wie alle Hummeln fluchtmotiviert

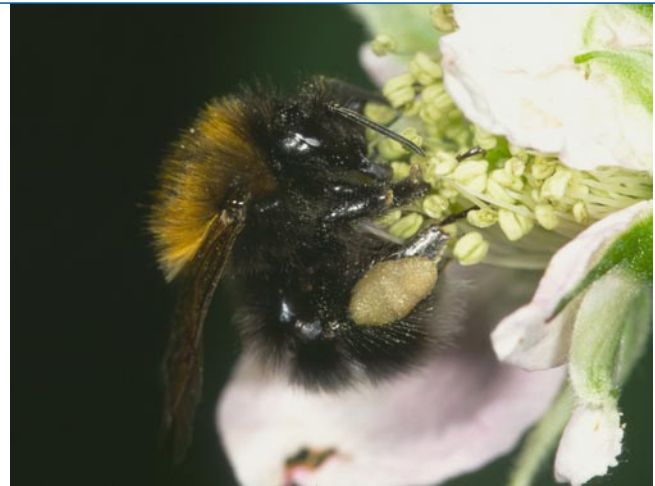


Abb. 4 ► Arbeiterinnen der Deutschen Wespe (*Vespa germanica*) besuchen häufig anthropogene Nahrungsquellen. Am Futterplatz sind Deutsche und Gemeine Wespe angriffsmotiviert



Auf Störungen beim Blütenbesuch reagieren Hummeln mit Fluchtverhalten, es sei denn sie werden an der Flucht gehindert und intensiv mechanisch gereizt. Stiche sind daher nur auf unbeabsichtigte mechanische Beeinträchtigungen der Tiere durch den Menschen zurückzuführen. Aufgrund der Auffälligkeit der Hummeln und ihrer relativ geringen Dichten kommt es außerhalb des Nestbereichs daher nur selten zu Stichereignissen. Ein erhöhtes Stichrisiko besteht jedoch für Personen mit berufsbedingter erhöhter Exposition z. B. durch Arbeit in Hummelzuchtbetrieben oder im Unterglasanbau von Gemüse.

Bionomie und Abwehrverhalten von Faltenwespen

Entwicklungszyklus der Kolonien

Faltenwespen sind primitiv eusozial [10, 14], d. h., ihre Kolonien werden von einem Weibchen unabhängig von Arbei-

terinnen gegründet (bei *Polistes dominulus* kooperieren oft mehrere Weibchen bei der Nestgründung). In den gemäßigten Breiten sind die Koloniezuklen durch die Jahreszeiten weitgehend synchronisiert (■ **Abb. 2**): Nur junge fertile Weibchen überwintern. Mit ansteigenden Temperaturen im Frühjahr werden sie wieder aktiv und suchen sich geeignete Nistplätze. Während der solitären Nestgründungsphase errichtet jedes Weibchen ein eigenes, kleines Nest mit Brutzellen und legt Eier. Die daraus schlüpfenden Larven werden von ihrer Mutter versorgt, wachsen heran, spinnen sich einen Kokon und verpuppen sich schließlich. Mit dem Schlüpfen der ersten Arbeiterinnengeneration beginnt die Wachstumsphase der Kolonie, die durch die reproduktive Arbeitsteiligkeit gekennzeichnet ist: Das Weibchen wird zur reinen Eierlegerin, während die Arbeiterinnen Ausbau und Verteidigung des Nestes sowie die Brutpflege übernehmen.

Mittlere Kolonieentwicklung bei der Gemeinen Wespe (*Vespula vulgaris*)

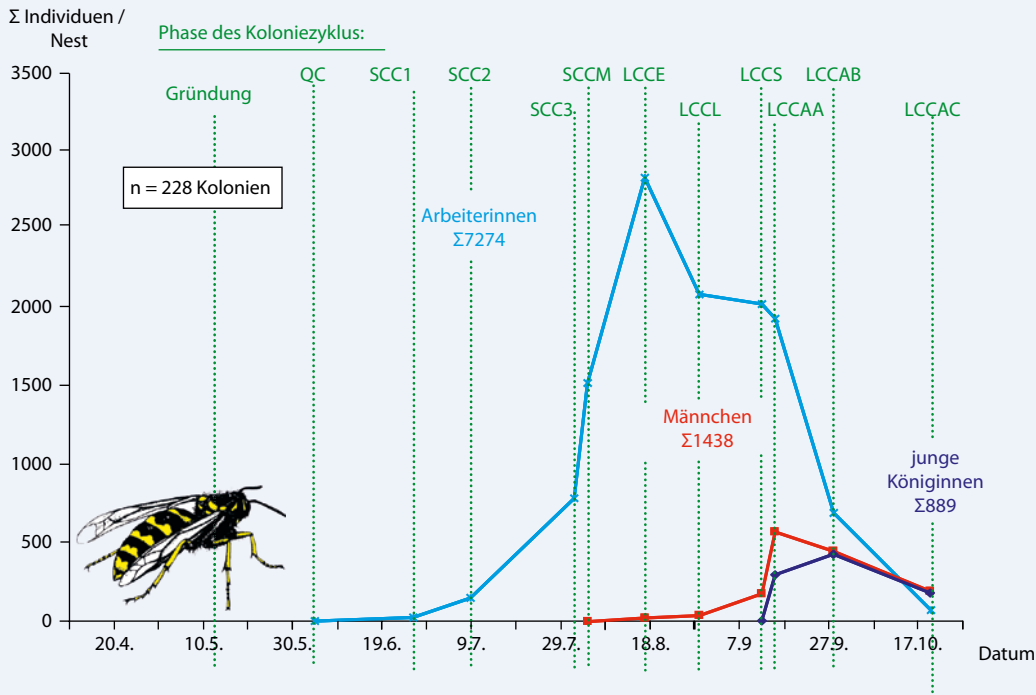
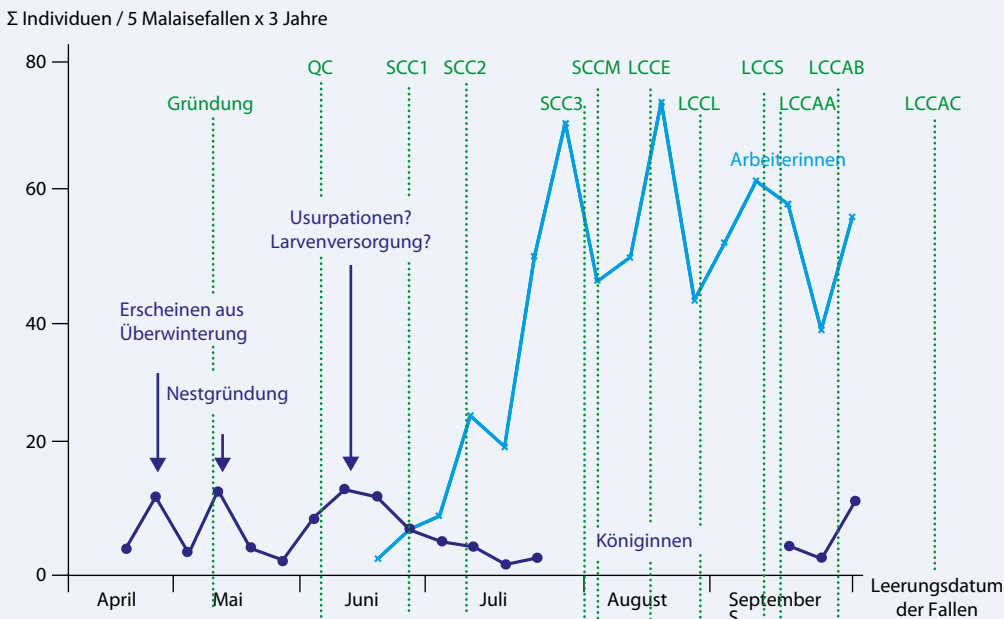


Abb. 5 Einfluss des Koloniezyklus auf die jahreszeitliche Abundanzdynamik der Gemeinen Wespe (*Vespula vulgaris*) im Freiland (zusammengestellt nach Untersuchungen zur Kolonieentwicklung in Yorkshire, Derbyshire und Hertfordshire, England [4] und zur Aktivitätsdichte im Bernwood Forest, England, nach Fängen in Malaisefallen über 3 Jahre [2]). Phasen des Koloniezyklus nach [4]: QC „queen colony“ (nur kleine Zellen, nur Königin vorhanden); SCC „small cell colony“ (nur kleine Zellen, mit Arbeiterinnen): SCC1 1. Arbeiterinnengeneration schlüpft, SCC2 2. Arbeiterinnengeneration schlüpft, SCC3 3. Arbeiterinnengeneration schlüpft, SCCM mit männlicher Brut in kleinen Zellen; LCC „large cell colony“ (auch große von Arbeiterinnen gebaute Zellen): LCCE große Zellen nur mit Eiern, LCCL große Zellen auch mit Larven; LCCS große Zellen z. T. verdeckelt, d. h. mit Puppen, LCCAA Geschlechtstiere haben zu schlüpfen begonnen: LCCAB Σ LC Brut/Σ LC Zellen 1,00–0,56, LCCAC Σ LC Brut/Σ LC Zellen 0,55–0,1, LCCAC Σ LC Brut/Σ LC Zellen <0,1

Mittlere Aktivitätsdichte der Gemeinen Wespe (*Vespula vulgaris*) im Freiland

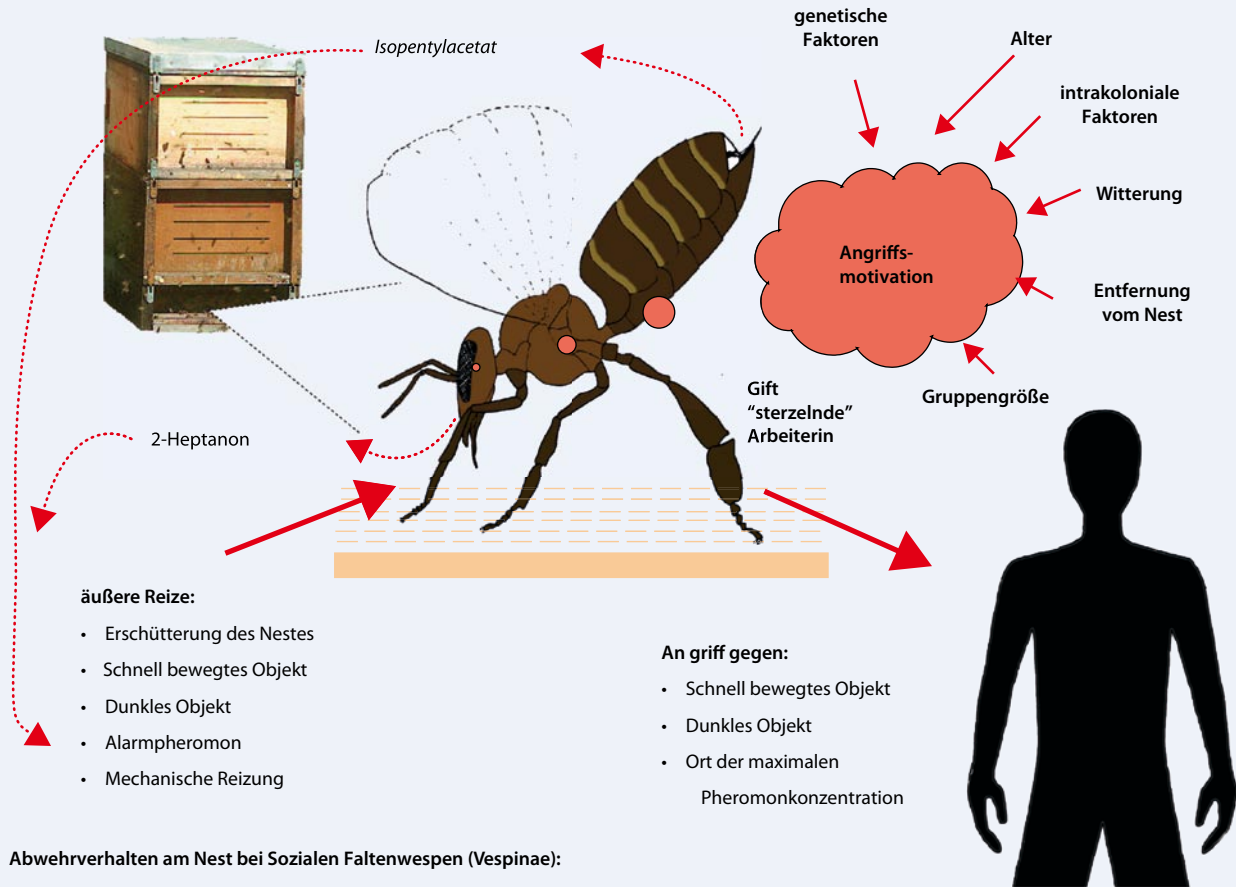


Mit Erreichen des Entwicklungshöhepunktes des Nestes zu Beginn der Reifephase der Kolonie setzt die Aufzucht von Geschlechtstieren ein. Junge Königinnen entstehen ebenso wie Arbeiterinnen aus befruchteten Eiern. Die Königinnenlarven werden aber in eigens dafür errichteten, besonders großen Brutzellen herangezogen und vermehrt gefüttert, was ih-

re Entwicklung zum fertilen Weibchen determiniert [10]. Männchen entwickeln sich aus unbefruchteten Eiern, die überwiegend von der Königin, teilweise aber auch von dominanten Arbeiterinnen stammen. Nach dem Schlüpfen verlassen die Männchen und die jungen Königinnen das Nest und kopulieren miteinander. Die Weibchen speichern die Sper-

mien in einer speziellen Tasche ihres Genitaltraktes, in der sie über 1 Jahr lang befruchtungsfähig bleiben. Infolge der immer geringer werdenden Zahl von Arbeiterinnen sterben die noch vorhandenen Larven am Ende der Flugsaison wohl wegen Nahrungsmangel, und das Volk geht ebenso wie die Nestgründerin zugrunde. Die jungen Weibchen suchen einen frost-

Abwehrverhalten am Nest bei der Honigbiene (*Apis mellifera*):



Abwehrverhalten am Nest bei Sozialen Faltenwespen (*Vespinae*):

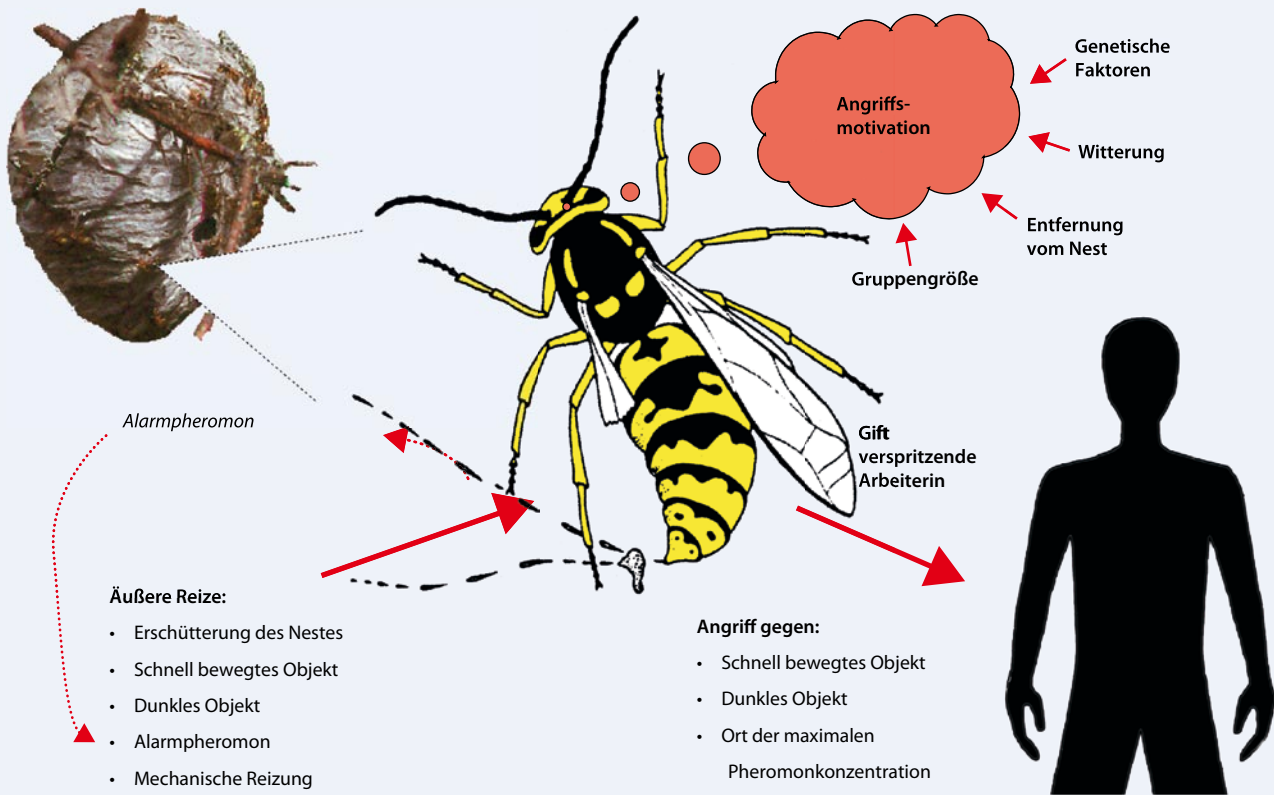


Abb. 6 ▲ Schema zum Verhalten der Honigbiene (*Apis mellifera*) und der Sozialen Faltenwespen (*Vespinae*) bei der Nestverteidigung (weitere Erläuterungen im Text; zusammengestellt nach [6, 7, 8, 10, 14, 16, 17, 27, 29])

sicheren Überwinterungsort auf, wo sie bis zum kommenden Frühjahr verharren. Das alte Nest wird im folgenden Jahr nicht wieder besiedelt und zerfällt allmählich (Ausnahmen sind von *P. dominulus* und *P. biglumis* bekannt, die gelegentlich alte Nester wieder verwenden [5]).

Phänologie und Abundanzdynamik

In den gemäßigten Breiten zeigen die sozialen Faltenwespenarten eine ausgeprägte jahreszeitliche Abundanzdynamik, die sich aus einer weitgehenden Synchronisation der Koloniezyklen ergibt (■ **Abb. 5**). Unterschiede bestehen zwischen den Taxa sowohl hinsichtlich des Beginns der Flugzeiten im Frühjahr als auch hinsichtlich der Gesamtdauer des Koloniezyklus (■ **Tab. 1**). Dementsprechend ist der Zeitpunkt der maximalen Abundanz taxonspezifisch verschieden und liegt zwischen Frähsommer und Fräherbst.

Die meisten Arten erscheinen Ende April, manche erst Anfang Mai aus der Überwinterung (■ **Tab. 1**). Kolonien von Arten der Gattungen *Polistes* und *Dolichovespula* sowie von *Vespula rufa* beginnen schon im Juli mit der Produktion von Geschlechtstieren, sodass die Nester bereits Anfang September verlassen sind [10]. Man bezeichnet sie daher als Kurzzykler. Die maximale Abundanz wird bei diesen Arten schon Ende Juli/Anfang August erreicht [2]. Im Gegensatz dazu ziehen die Langzykler *V. germanica* (■ **Abb. 4**) und *V. vulgaris* sowie *Vespa crabro* über einen längeren Zeitraum weitere Arbeiterinnen- generationen auf. Die jungen Königinnen schlüpfen erst ab Anfang September [3, 4, 10]. Die langzyklischen Arten erreichen ihre maximale Abundanz in der 2. Augusthälfte [2]. Sie ist wesentlich höher als bei Arten mit kurzem Koloniezyklus. Ihre Völker werden sehr groß (■ **Tab. 1**, ■ **Abb. 5**) und produzieren eine große Zahl von Geschlechtstieren [3, 4].

Verbreitung und Vorkommen

Die Vertreter der *Vespinae* sind über ganz Deutschland verbreitet, während die *Polistes*-Arten vorwiegend in den wärmebegünstigten Regionen in Süd- und Ostdeutschland vorkommen. *Polistes*-Arten sind auf klimatisch begünstigte Gebiete be-

schränkt, weil sie ihre Nester passiv, mithilfe der Sonneneinstrahlung aufheizen [28], dies im Gegensatz zu den *Vespinae*, die ihre Nester aktiv wärmen [13]. In den letzten Jahren konnten bei 2 *Polistes*-Arten Arealerweiterungen nach Norden bzw. Nordwesten festgestellt werden (■ **Tab. 1**), die möglicherweise mit klimatischen Veränderungen in Zusammenhang stehen und mittelfristig die Bedeutung der *Polistes*-Arten in Zusammenhang mit der Insektenstichproblematik erhöhen könnten.

Mit zunehmender Höhenlage nehmen langzyklische und wärmeliebende Faltenwespenarten ab und Arten mit kurzem Entwicklungszyklus zu. Typische Faltenwespen der montanen und subalpinen Lagen sind *D. norwegica*, *D. sylvestris* und *V. rufa* [21], in der alpinen Stufe fehlen auch sie weitgehend.

Die im Siedlungsbereich auftretenden Faltenwespenarten (■ **Tab. 1**) zeigen eine deutliche Präferenz für Areale mit einem hohen Anteil von Gebüsch oder Bäumen [23]. In Gärten und Parks finden sich darüber hinaus zahlreiche geeignete Nist- und Nahrungsräume (s. unten). Die Abundanzen sind in diesen Lebensräumen entsprechend hoch. Die Aktivitätsdichte nimmt mit zunehmender Bebauungsdichte wieder ab [23].

Die Neststandorte sind bei den einzelnen Wespengruppen sehr verschieden. Feldwespen bauen ihre Nester im Freiland an trockenen und wärmebegünstigten, stets sonnenexponierten Stellen [14, 28]. Daneben finden sich auch viele Nester (insbesondere von *P. dominulus*) in oder an Gebäuden, in Bereichen mit günstigem Kleinklima.

Innerhalb der *Vespinae* zeigt sich eine deutliche Differenzierung der Ansprüche an den Neststandort [10, 14]: *Vespa crabro* besiedelt überwiegend Baumhöhlen und andere geschlossene Hohlräume. Im Siedlungsbereich ist sie oft in Vogelnistkästen oder auf Dachböden zu finden. Unter den *Dolichovespula*-Arten gibt es Vertreter, die an völlig offenen Standorten nisten (*D. media*), solche, die ihr Nest an geschützten Stellen, z. B. in dichten Büschen oder auf Dachböden, errichten (*D. saxonica*, *D. norwegica*) und mit *D. sylvestris* sogar eine Art, die oft im Erdboden nistet. *Vespula*-Arten nisten in ihren ursprünglichen Habitaten fast ausschließlich im Boden [3, 4], wo sie vor-

handene Höhlungen in der Erde, wie z. B. alte Mauselöcher, besiedeln, die später erweitert werden. Im Siedlungsbereich sind die Arten der *V.-vulgaris*-Gruppe jedoch sehr flexibel: Nester werden hier überwiegend oberirdisch in den verschiedensten dunklen Hohlräumen angelegt, z. B. unter Komposthaufen, in Zwischendecken und Dachverschalungen oder in Rollladenkästen [3, 4, 10, 14].

Wespenimagines decken ihren Energiebedarf überwiegend durch Auflecken von zuckerhaltigen Flüssigkeiten wie Nektar, Honigtau, Baumflusssäfte oder Saft reifer Früchte. Da sie eine verhältnismäßig kurze Zunge besitzen, können sie nur Blüten mit offen liegenden Nektarien nutzen. Im Sommer sind dies v. a. Doldenblütler und manche Rosengewächse [in Gärten sind *Cotoneaster*-Arten (Zwergmispel, „Boden-decker“) von großer Bedeutung], im Herbst ist es Efeu. *Dolichovespula*-Arten suchen auch Blüten mit etwas längerer Kelchröhre auf, insbesondere die der Braunwurz. An den Saft von Bäumen oder Früchten gelangen die Wespen, indem sie die Rinde bzw. die Schale mit den Kiefern aufbeißen und die austretende Flüssigkeit auflecken. Hornissen ringeln besonders gerne die Rinde von Eschen. *V. germanica* und *V. vulgaris* (■ **Abb. 4**) suchen in großem Umfang auch zuckerhaltige Nahrungsmittel des Menschen wie Limonaden, Cola oder Süßwaren auf [14]. Proteine erhalten Wespen überwiegend aus tierischer Kost, die die Adulten jagen und dann an die Larven verfüttern. Die Wespen sind hinsichtlich ihres Beutespektrums wenig spezialisiert [10, 14, 25]: Feldwespen jagen überwiegend weniger mobile Tiere, wie z. B. Schmetterlingsraupen. Vespinen fangen diverse Insekten und Spinnen. Typische Jagdhabitate sind insektenreiche Lokalitäten wie blütenreiche Wiesen, aber auch Kompost- oder Kothaufen. *V. vulgaris* und *V. germanica* fressen darüber hinaus auch rohes Fleisch frisch toter Tiere.

An geeigneten Futterstellen kann es zu großen Ansammlungen von Wespen kommen, z. B. an Abfallkörben, an Komposthaufen, an Obstbäumen, in Bäckereien und in Schlachtereien. Anthropogene Nahrungsquellen werden praktisch ausschließlich von *V. germanica* und *V. vulgaris* aufgesucht [10, 14]. Arbeiterinnen dieser Arten landen dabei bevorzugt an

Futterstellen, an denen sich bereits andere Wespen befinden. Dieses „local enhancement“ wird durch optische [26] und olfaktorische Reize [9] ausgelöst und führt an geeigneten Ressourcen in kurzer Zeit zu großen Individuenansammlungen.

Abwehrverhalten

Feldwespen sind gegenüber dem Menschen weitgehend friedlich. Aggressives Verhalten zeigen sie lediglich in der nächsten Umgebung des Nestes. Bei den *Vespinae* läuft bei der Nestverteidigung eine charakteristische Verhaltenssequenz ab, die sich aus Alarmierungsverhalten, Anflugreaktion und schließlich Stichverhalten zusammensetzt (■ Abb. 6). Äußere Reize, die zur Auslösung von Alarmierungsverhalten führen können, sind direkte mechanische Beeinträchtigungen von Individuen, Erschütterungen des Nestes, die Umgebungskonzentration eines spezifischen Alarmpheromons und schnell bewegte Objekte in Nestnähe. Die Angriffsmotivation einer Arbeiterin nimmt dabei mit zunehmender Distanz zum Nest ab [16]. Sie wird außerdem von der Witterung beeinflusst (bei schwülem und heißem Wetter sind die Tiere unruhiger und stechlustiger [14]). Übersteigt die Intensität der äußeren Reize einen bestimmten, vom Motivationszustand abhängigen Schwellenwert, reagiert eine Arbeiterin zunächst mit Alarmierungsverhalten. Arbeiterinnen von *Vespa*, *Dolichovespula* und *Vespula* alarmieren ihre Stockgenossinnen dabei durch ein Alarmpheromon [16, 17, 29], das in der Giftdrüse gebildet wird. Die Freisetzung des Alarmpheromons erfolgt durch das Ausspritzen von Gift in Richtung auf den Störreiz [16]. Ist die Erregung der alarmierten Wespen groß genug, so greifen sie den Feind fliegend an. Dabei erfolgt die Orientierung zunächst optisch: Die Anflugreaktion wird bevorzugt von dunklen, bewegten Objekten ausgelöst und auf diese gerichtet [16]. Außerdem orientieren sich die Arbeiterinnen zum Ort der maximalen Pheromonkonzentration hin [16].

Auf Störungen am Futterplatz reagieren die Arten unterschiedlich. *Polistes*-, *Vespa*- und *Dolichovespula*-Arbeiterinnen fliehen normalerweise, sodass es zu Stichen nur bei zufälliger, unmittelbarer mechanischer Reizung der Tiere kommt, wie z. B. beim Auflesen von Obst. *V. vulgaris* und *V. germanica*

sind demgegenüber angriffsmotiviert [24] und reagieren mit aggressivem Verhalten. Dieses wird durch visuelle Reize ausgelöst, wobei die Bewegung des Objektes von entscheidender Bedeutung ist [24].

Fazit für die Praxis

In Deutschland kommen etwa 40 verschiedene sozial lebende Arten der Vespidae und Apidae als Auslöser von Hymenopterengiftallergien in Betracht, von denen 23 Arten regelmäßig oder gelegentlich in Siedlungs- und Freizeitbereichen des Menschen angetroffen werden. Von herausragender Bedeutung sind die Honigbiene (*Apis mellifera*), die Deutsche Wespe (*V. germanica*) und die Gemeine Wespe (*V. vulgaris*). Für Bienengiftallergiker besteht während der gesamten Vegetationsperiode und in allen Vegetationsstufen ein erhöhtes Stichrisiko. Wespengiftallergiker sind v. a. vom Hochsommer bis in den Herbst gefährdet. In den höheren Lagen der Mittelgebirge und der Alpen ist das Stichrisiko für diese Patienten deutlich geringer. Zu Stichereignissen kommt es sowohl durch Bienen als auch durch Wespen an den Futterplätzen und im Nestbereich. Die Vermeidung solcher Orte, schützende Kleidung und geeignete Verhaltensmaßnahmen [19] können hier das Stichrisiko deutlich mindern.

Korrespondenzadresse

Dipl.-Biol. V. Mauss



Zentrum für Wespenkunde
Limbachstraße 27, 74545 Michelfeld-Gnadental
volker.mauss@gmx.de

Interessenkonflikt. Der korrespondierende Autor gibt an, dass kein Interessenkonflikt besteht.

Literatur

1. Alford DV (1975) Bumblebees. Davis-Poynter Limited, London
2. Archer ME (1990) Seasonal flight activity of social Vespinae (Hym., Vespidae) as monitored by Malaise trap catches. Ent Mon Mag 126: 179–184
3. Archer ME (2001) A numerical account of the development of colonies of the social wasp, *Paravespula germanica* (F.) (Hym., Vespinae) in England and overseas. Ent Mon Mag 137: 115–134
4. Archer ME (2003) A numerical account of the development of successful colonies of the social wasp, *Paravespula vulgaris* (L.) (Hym., Vespinae) in England and overseas. Ent Mon Mag 139: 139–160

5. Artmann-Graf G (1999) *Polistes dominulus* gründet Kolonie nach Möglichkeit an letztjährigen Nestern. Bembix 12: 11–13
6. Brandeburgo MAM (1990) Aggressive behavior of bees. Ciência Cultura 42: 1025–1034
7. Cassier P, Tel-Zur D, Lensky Y (1994) The sting sheaths of Honey Bee workers (*Apis mellifera* L.) – structure and alarm pheromone secretion. J Insect Physiol 40: 23–32
8. Collins AM, Rinderer TE, Tucker KW et al. (1980) A model of honeybee defensive behaviour. J Apicultural Res 19: 224–231
9. D'Adamo P, Corley J, Sackmann P, Lozada M (2000) Local enhancement in the wasp *Vespula germanica* Are visual cues all that matter? Insectes Soc 47: 289–291
10. Edwards R (1980) Social wasps. Rentokil Limited, East Grinstead
11. Fussell M, Corbet SA (1992) The nesting places of some British bumble bees. J Apicultural Res 31: 32–41
12. Hagen E (1988) Hummeln bestimmen, ansiedeln, vermehren, schützen, 2. Aufl. Neumann-Neudamm, Mellungen
13. Himmer A (1932) Die Temperaturverhältnisse bei den sozialen Hymenopteren. Biol Rev 7: 224–253
14. Kemper H, Döhring E (1967) Die sozialen Faltenwespen Mitteleuropas. Paul Parey, Hamburg
15. Kulike H, Strauß B (1986) Zur Struktur und Funktion des Hymenopterenstachels. Amts Mittellungsbl Bundesanstalt Materialprüfung (BAM) 16: 519–550
16. Maschwitz U (1964) Gefahrenalarmstoffe und Gefahrenalarmierung bei sozialen Hymenopteren. Z Verg Physiol 47: 596–655
17. Maschwitz U (1984) Alarm pheromone in the long-cheeked wasp *Dolichovespula saxonica* (Hymenoptera: Vespidae). Dtsch Entomol Z 31: 33–34
18. Maschwitz U, Kloft W (1971) Morphology and function of the venom apparatus of insects – bees, wasps, ants and caterpillars. In: Bucherl W, Buckley E (edd) Venomous animals and their venoms, Vol. III: venomous invertebrates. Academic, New York, pp 1–60
19. Mauss V (1998) Stichrisiko durch soziale Hautflügler: Einfluß von Lebensweise, Populationsdynamik und Abwehrverhalten. Luft 3: 484–489
20. Mauss V (2003) Diversität, Vorkommen, Sammel- und Abwehrverhalten von potentiell Insektengift-Allergie auslösenden Bienen und Faltenwespen (Hymenoptera, Apidae, Vespidae) in Deutschland. Allergo J 12 (Sonderheft 1): 7–15
21. Mauss V, Schröder S, Botta C (2000) Untersuchungen zur Höhenverbreitung von Hummeln und sozialen Faltenwespen im Arbergergebiet des Bayerischen Waldes mit Anmerkungen zum Vorkommen solitärer Stechimmenarten (Hymenoptera: „Sphecidae“, Apidae, Pompilidae, Vespidae). NachrBl Bayer Ent 49: 71–79
22. Müller A, Krebs A, Amiet F (1997) Bienen: Mitteleuropäische Gattungen, Lebensweise, Beobachtung. Naturbuch-Verlag, München
23. Pawlikowski T, Osmanski M (1998) Atrakcyjność środowiska mieszkającego dla os społecznych (Hymenoptera: Vespinae) na obszarze Torunia. Wiad Entomol 17: 95–104
24. Plumm W (1984) Papierwespen im Konflikt zwischen Angriffs- und Saugtendenz. Versuche an einer künstlichen Futterquelle. Z Tierpsychol 64: 147–162
25. Raveret Richter M (2000) Social wasps (Hymenoptera: Vespidae) foraging behaviour. Annu Rev Entomol 45: 121–150
26. Raveret Richter M, Tisch VL (1999) Resource choice of social wasps: influence of presence, size and species of resident wasps. Insectes Soc 46: 131–136
27. Southwick EE, Moritz RFA (1987) Effects of meteorological factors on defensive behaviour of honey bees. Int J Biometeorol 31: 259–265
28. Steiner A (1930) Die Temperaturregulierung im Nest der Feldwespe (*Polistes gallica* var. *biglumis* L.). Z Verg Physiol 11: 461–502
29. Veith HJ, Koeniger N, Maschwitz U (1984) 2-Methyl-3-butene-2-ol, a major component of the alarm pheromone of the hornet *Vespa crabro*. Naturwissenschaften 71: 328–329
30. Witt R (1998) Wespen beobachten, bestimmen. Naturbuch, Augsburg