

Neststandort und Nestarchitektur der in leeren Schneckengehäusen nistenden Mauerbiene *Osmia andreoides* (Hymenoptera, Megachilidae)

ANDREAS MÜLLER¹ & HENNING RICHTER²

¹Schlossbergstrasse 36, 8820 CH-Wädenswil; andreas.mueller@naturumweltwissen.ch

²Universität Zürich, Vetsuisse-Fakultät, Klinik für bildgebende Diagnostik, Winterthurerstrasse 258c, CH-8057 Zürich

Abstract: Nesting site and nest architecture of the snail shell-nesting osmiine bee *Osmia andreoides* (Hymenoptera, Megachilidae). – *Osmia andreoides* Spinola, 1808 is a rare bee that nests in empty snail shells. To clarify aspects of its breeding biology, a dry rocky slope in the Domleschg (Grisons, Switzerland) was searched for nests of *O. andreoides* in the fall of 2018. All 19 nests discovered were invariably hidden in (semi-)shady places under rock outcroppings or under large flat stones. They were built in shells of *Zebrina detrita* and contained 1–3 brood cells, which were separated from each other by thin walls built from chewed leaves («leaf pulp»). Nests were barricaded towards the opening with densely packed bits of earth, small stones and other particles. The nest closure at the shell opening consisted of two walls of leaf pulp, which enclosed a narrow interspace usually filled with a few bits of earth or small stones. *Osmia andreoides* overwinters as a fully developed imago in a self-spun cocoon within the snail shells.

Zusammenfassung: *Osmia andreoides* Spinola, 1808 ist eine seltene Bienenart, die in leeren Schneckengehäusen nistet. Um offene Fragen ihrer Nistbiologie zu klären, wurde im Herbst 2018 an einem steinigen Trockenhang im Domleschg (Graubünden, Schweiz) nach Nestern von *O. andreoides* gesucht. Die 19 entdeckten Nester lagen ausnahmslos gut geschützt an (halb)schattigen Stellen unter Stein- und Felsvorsprüngen oder unter Steinplatten. Sie befanden sich alle in Gehäusen von *Zebrina detrita* und enthielten 1–3 Brutzellen, die durch dünne Wände aus zerkautem Blattmaterial («Pflanzenmörtel») voneinander getrennt und gegen die Gehäusemündung zu mit angehäuften Erdröckchen, Steinchen und anderen Fremdpartikeln verbarrikiert waren. Der Nestverschluss an der Gehäusemündung bestand aus zwei dicht hintereinanderliegenden Abschlusswänden, die einen schmalen Zwischenraum einschlossen, der in der Regel mit wenigen Steinchen oder Erdröckchen gefüllt war. *Osmia andreoides* überwintert als voll entwickelte und ausgefärbte Imago in einem selbst gesponnenen Kokon im Innern der Schneckengehäuse.

Résumé: Lieu de nidification et architecture du nid de l'abeille maçonne *Osmia andreoides* nidifiant dans les coquilles d'escargots (Hymenoptera, Megachilidae). – *Osmia andreoides* Spinola, 1808 est une espèce d'abeille rare qui nidifie dans les coquilles d'escargots vides. Afin de clarifier certains aspects de son comportement de nidification, des nids d'*O. andreoides* ont été recherchés en automne 2018 sur un coteau pierreux au Domleschg (Grisons, Suisse). Les 19 nids trouvés étaient tous localisés dans des endroits complètement ou partiellement ombragés, bien protégés sous des saillies rocheuses ou des pierres plates. Ils occupaient tous des coquilles de *Zebrina detrita* et comptaient 1–3 cellules séparées par de fines parois de feuilles mâchouillées («mortier végétal»). L'ouverture de la coquille était finalement barricadée par un amas de particules de terre, gravillons et autres petits corps étrangers, le tout scellé par deux parois de mortier végétal délimitant un espace étroit contenant quelques gravillons ou particules de terre. *Osmia andreoides* hiverne dans la coquille en tant qu'imago complètement développé dans un cocon de soie tissé par lui-même.

Keywords: Anthophila, Apiformes, helicophilous, Osmiini, snail shell nesting, *Xerolenta obvia*, X-ray

EINLEITUNG

In der Schweiz kommen sechs Mauerbienenarten der Gattung *Osmia* vor, die ihre Nester ausschliesslich in leeren Schneckengehäusen anlegen (SwissBeeTeam 2019). Während das Nestbauverhalten und die Nestarchitektur für fünf dieser Arten gut untersucht sind (Bellmann 1981, Müller 1994, Müller et al. 2018, Westrich 2018), ist die Nistbiologie der sechsten Art – *Osmia (Erythrosmia) andrenoides* Spinola, 1808 – erst ansatzweise bekannt.

O. andrenoides ist eine seltene Bienenart, welche in der Schweiz auf die wärmsten Gegenden beschränkt ist (Abb. 1a). Sie kommt hier hauptsächlich entlang des Jurasüdfusses, im Wallis, in Nord- und Mittelbünden sowie im Unteren Jura vor, zusätzlich wurden isolierte Vorkommen aus dem Berner Simmental und am Walensee bekannt (SwissBeeTeam 2019). *O. andrenoides* ist eine typische Bewohnerin von heissen, steinigen und meist steilen Trockenhängen, sonnenexponierten Abwitterungshalden und Felsensteppen (Abb. 1b). Die Art ist polylektisch, sammelt den Pollen aber bevorzugt auf kleinblütigen Lippenblütlern (Lamiaceae), wie zum Beispiel *Stachys recta* L. oder *Teucrium chamaedrys* L. (Westrich 2018, Müller 2019). Die Weibchen besitzen im Gesichtsbereich eine spezialisierte Behaarung aus wellenförmig verbogenen Haaren, mit denen sie den Pollen mit reibenden Kopfbewegungen aus den oberständigen Staubbeuteln der Lippenblütler kämmen (Müller 1996).

Bereits Dücke (1900) vermutete, dass *O. andrenoides* in leeren Schneckengehäusen nistet. Diese Vermutung wurde durch Ferton (1894, 1908), Stöckhert (1933) und G. Le Goff (pers. Mitt.) bestätigt, welche Nester dieser Art in kleinen bis mittelgrossen Gehäusen von *Cepaea hortensis* (Müller, 1974), *Ceruella neglecta* (Draparnaud, 1805), *Helix pomatia* Linnaeus, 1758, *Pomatias elegans* (Müller, 1774) und *Theba pisana* (Müller, 1774) entdeckten. Gemäss diesen Autoren bestehen die Nestabschluss- und Brutzellwände aus zerkautem Blattmaterial («Pflanzenmörtel»), das in zwei beobachteten Fällen auf *Helianthemum* (Cistaceae) bzw. *Potentilla reptans* L. (Rosaceae) geerntet wurde (Ferton 1894, G. Le Goff pers. Mitt.).

Im Juli 1989 entdeckte der Erstautor auf einer Felsensteppenfläche nahe Jeizinen (Wallis) drei vorjährige Nester und ein frisches Nest von *O. andrenoides*. Alle vier Nester befanden sich in Gehäusen von *Xerolenta obvia* (Menke, 1828), die unter kleinen Felsplatten oder unter grossen flachen Steinen lagen. Dieser Befund deckt sich mit der Beobachtung von Ferton (1908), der in Südfrankreich Nester von *O. andrenoides* ebenfalls geschützt unter Steinen fand. Die Präparation des frischen Nestes aus dem Wallis ergab, dass es eine einzige Brutzelle enthielt, welche gegen den Nesteingang zu mit angehäuften Steinchen, Erdbröckchen und anderen Partikeln verbarrikadiert war, und an der Gehäusemündung mit zwei unmittelbar aufeinanderfolgenden Abschlusswänden aus Pflanzenmörtel verschlossen wurde (Müller 2019). Inwieweit sich das Nisten unter Steinen und die spezielle Architektur des einzigen bisher präparierten Nestes für *O. andrenoides* verallgemeinern lassen, war bis heute unklar. Trotz mehrerer Versuche gelang es in den Folgejahren nicht, weitere Nester dieser seltenen Bienenart zu finden.

Im Rahmen der laufenden Erhebungen zur Aktualisierung der Roten Liste der Wildbienen der Schweiz entdeckte Mike Herrmann (pers. Mitt.) an einem steilen Trockenhang im Domleschg (Graubünden) eine individuenstarke Population von *O. andrenoides*. Im Spätherbst 2018 wurde dieser Hang intensiv nach Nestern von *O. andrenoides* abgesucht, um abzuklären, i) ob das Nisten in unter Steinen liegenden Schneckengehäusen eine arttypische Eigenschaft von *O. andrenoides* ist und ii) ob der Aufbau der Nester von *O. andrenoides* dem des untersuchten Nestes aus dem Wallis entspricht.

MATERIAL UND METHODEN

Das Untersuchungsgebiet war ein 1.4 ha grosser, fels- und steindurchsetzter, süd-exponierter und durchschnittlich rund 40 Grad geneigter Trockenhang zwischen 680 und 820 m ü. M. im bündnerischen Domleschg zwischen Rothenbrunnen und Tomils (Abb. 1b). Dank grösserer Bestände von *Stachys recta* und *Teucrium chamaedrys* sowie einer beträchtlichen Zahl von leeren Schneckengehäusen in geeigneter Grösse – vor allem *Zebrina detrita* (Müller, 1774), seltener *Fruticicola fruticum* (Müller, 1774), *Helicella itala* (Linnaeus, 1758) und *Xerolenta obvia* – bietet der Trockenhang optimale Bedingungen für *O. andrenoides*. Der Hang wurde am 12.11.2018 durch zwei Personen während je 4.75 h und am 17.11.2018 durch eine Person während 5.25 h intensiv nach Schneckengehäusen abgesucht, die mit der für schneckenhausnistende *Osmia*-Arten typischen Abschlusswand aus Pflanzenmörtel verschlossen waren. Insgesamt wurden grob geschätzt rund 3000 Schneckengehäuse kontrolliert, die auf gemähten Wiesenpartien, auf ungemähten Altgrasflächen, auf beweideten Parzellen, in felsigen Partien oder auf nackten Bodenstellen herumlagen.

Die mit Pflanzenmörtel verschlossenen Schneckengehäuse wurden eingesammelt und draussen an einem regengeschützten Ort gelagert. Fünf besetzte und vier alte Nester wurden unter einer Stereolupe aufpräpariert, um den Nestaufbau zu untersuchen und fotografisch festzuhalten. Die übrigen 11 Nester wurden am Tierspital der Universität Zürich mit einer niedrigen, für die Bienen unproblematischen Strahlendosis geröntgt (UltraFocus 100 digital x-ray cabinet, Faxitron Bioptics, LLC) bzw. mittels Computertomographie untersucht (16-Zeilen-CT, Philips Brilliance CT Scanner, Philips), um die Anzahl Brutzellen zu bestimmen und das Vorhandensein einer Eingangsbarriere abzuklären (siehe unten). Die geröntgten Gehäuse wurden am 8.12.2018 wieder an ihren Ursprungsort zurückgebracht. Die Angaben zur Anzahl Brutzellen und zum Vorhandensein einer Eingangsbarriere beruhen auf der Untersuchung aller Nester, während sich alle anderen Angaben zur Nestarchitektur nur auf die präparierten Nester beziehen.

ERGEBNISSE

Insgesamt wurden 16 Schneckengehäuse gefunden, welche mit einer Abschlusswand aus Pflanzenmörtel verschlossen waren (Abb. 1d–f, 3a). Vier weitere Gehäuse wiesen

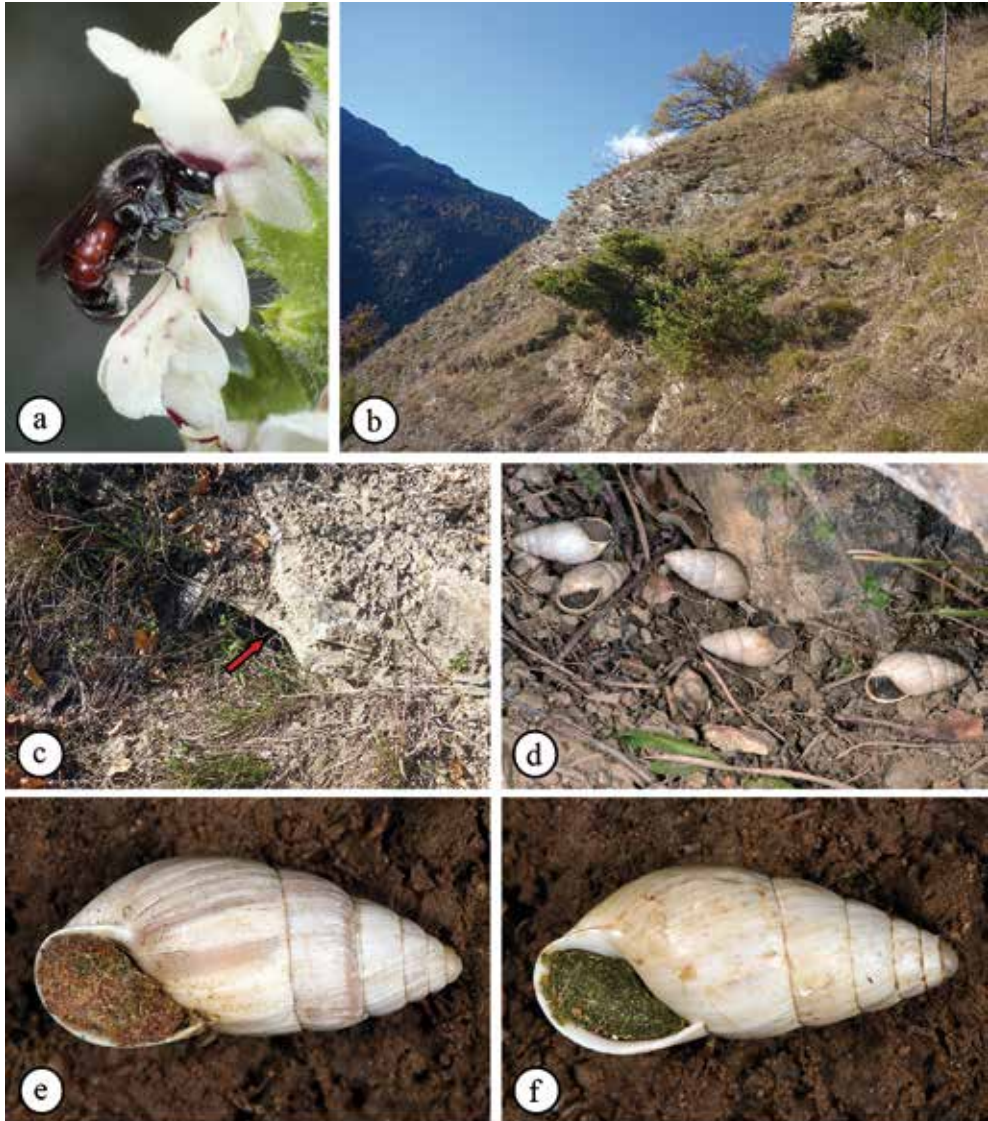


Abb. 1. *Osmia andrenoides*. **a)** Weibchen an *Stachys recta* (Foto A. Krebs). **b)** Lebensraum im bündnerischen Domleschg. **c)** Neststandort in Nische unter vorspringendem Fels mit **d)** vier verschlossenen Nestern in Gehäusen von *Zebrina detrita* und einem leeren *Zebrina*-Gehäuse. **e–f)** Mit Pflanzenmörtel verschlossene Nester in Gehäusen von *Zebrina detrita*.

Pflanzenmörtelreste an der Gehäusemündung auf und dürften damit alte Nester aus vorangegangenen Jahren sein. Alle Nester befanden sich in ausgewachsenen, 20–24 mm langen Gehäusen von *Zebrina detrita* mit Ausnahme eines Nestes, das in einem jungen *Zebrina*-Gehäuse angelegt wurde, welches mit einer Länge von 11.5 mm nur halb so gross wie ein adultes Gehäuse war. Da keines der 20 Nestgehäuse an seiner Aussenseite mit Flecken aus Pflanzenmörtel betupft war, wie dies für die Nester von *Osmia aurulenta* (Panzer, 1799), *O. bicolor* (Schrank, 1781) und

O. rufohirta Latreille, 1811 kennzeichnend ist (Bellmann 1981, Müller et al. 2018, Westrich 2018), können drei der sechs einheimischen schneckenhausnistenden *Osmia*-Arten als Nestbesitzerinnen ausgeschlossen werden. Ebenfalls ausgeschlossen werden kann *O. viridana* Morawitz, 1874, die in der Schweiz nur in der westlichen Landeshälfte vorkommt (SwissBeeTeam 2019). Der ermittelte Nestaufbau der 16 besetzten Schneckengehäuse wich aufgrund des Vorhandenseins einer Barriere aus Steinchen, Erdbröckchen und anderen Partikeln im Eingangsbereich (s. unten) deutlich von der Nestarchitektur von *Osmia spinulosa* (Kirby, 1802) ab, bei der eine solche Barriere fehlt (Müller 1994). In den vier alten Nestern konnte nicht beurteilt werden, ob vor dem Ausschlüpfen der Imagines eine Eingangsbarriere vorhanden war oder nicht. Die mikroskopische Analyse von Pollenresten in den verlassenen Brutzellen ergab aber, dass die Larvenvorräte in drei der vier alten Nester keinen Pollen von Korbblütlern (Asteraceae) enthielten, was *O. spinulosa* ausschliesst, die streng auf Korbblütler spezialisiert ist (Müller 1994, Westrich 2018). Dagegen gehörte das vierte alte Nest zu *O. spinulosa*, da sich die Überreste der Larvenvorräte ausschliesslich aus dem Pollen von Korbblütlern zusammensetzten. Damit lassen sich 19 der 20 gefundenen Schneckenhausnester zweifelsfrei *O. andrenoides* zuordnen, was sich mit dem häufigen Vorkommen dieser Art am untersuchten Trockenhang deckt und durch die Funde von überwinterten Imagines in den aufpräparierten frischen Nestern bestätigt wird (s. unten).

Neststandort

17 der 19 Nester von *O. andrenoides* befanden sich in unterschiedlich grossen Nischen unter bodennahen Gesteinsvorsprüngen am Fuss von Felsen und grösseren Steinen (Abb. 1c, 2a–g). Zwei Nester lagen unter einer grossen, hohlaufliegenden Steinplatte (Abb. 2h). Kein einziges Nest lag offen und ungeschützt auf Wiesen-, Altgras- und Weideflächen oder auf vegetationslosen Bodenstellen. Allen Nestgehäusen war gemeinsam, dass sie i) von oben durch Gestein geschützt und dadurch grösstenteils bis vollständig beschattet waren, ii) sich auch bei stark abschüssiger Umgebung stets auf horizontaler Unterlage befanden, iii) immer auf erdigem und nie auf felsigem Untergrund lagen und dass iv) die mit Pflanzenmörtel verschlossene Gehäusেমündung entweder direkt nach oben oder seltener seitwärts ausgerichtet war (Abb. 1d). Der Abstand zwischen Nest und darüber liegendem Gestein reichte von 1.5 cm bis 8 cm, die Distanz zwischen dem Nischeneingang und dem Nest variierte von 2.5 cm bis 15 cm. Meist befand sich nur ein einziges Nest in einer Nische, in drei Fällen waren es jedoch zwei und in einem Fall sogar vier Nester (Abb. 1d). Die Nester in drei Nischen und unter der Steinplatte waren für die Bienenweibchen nur zu Fuss erreichbar, da der Zugang mit einer Höhe von nur 1.5 cm bis 2 cm sehr eng oder durch dichte Grasvegetation versperrt war (Abb. 2a, f, h). Die neun übrigen Nischen waren relativ geräumig, sodass die Weibchen ihre Nester im Flug erreichen konnten (Abb. 1c, 2b–e, g).

Nestarchitektur

Alle untersuchten Nester hatten einen sehr ähnlichen Aufbau und bestanden aus i) dem Brutzellbereich, der die Brutzellen enthielt, welche gegen die Gehäusেমündung

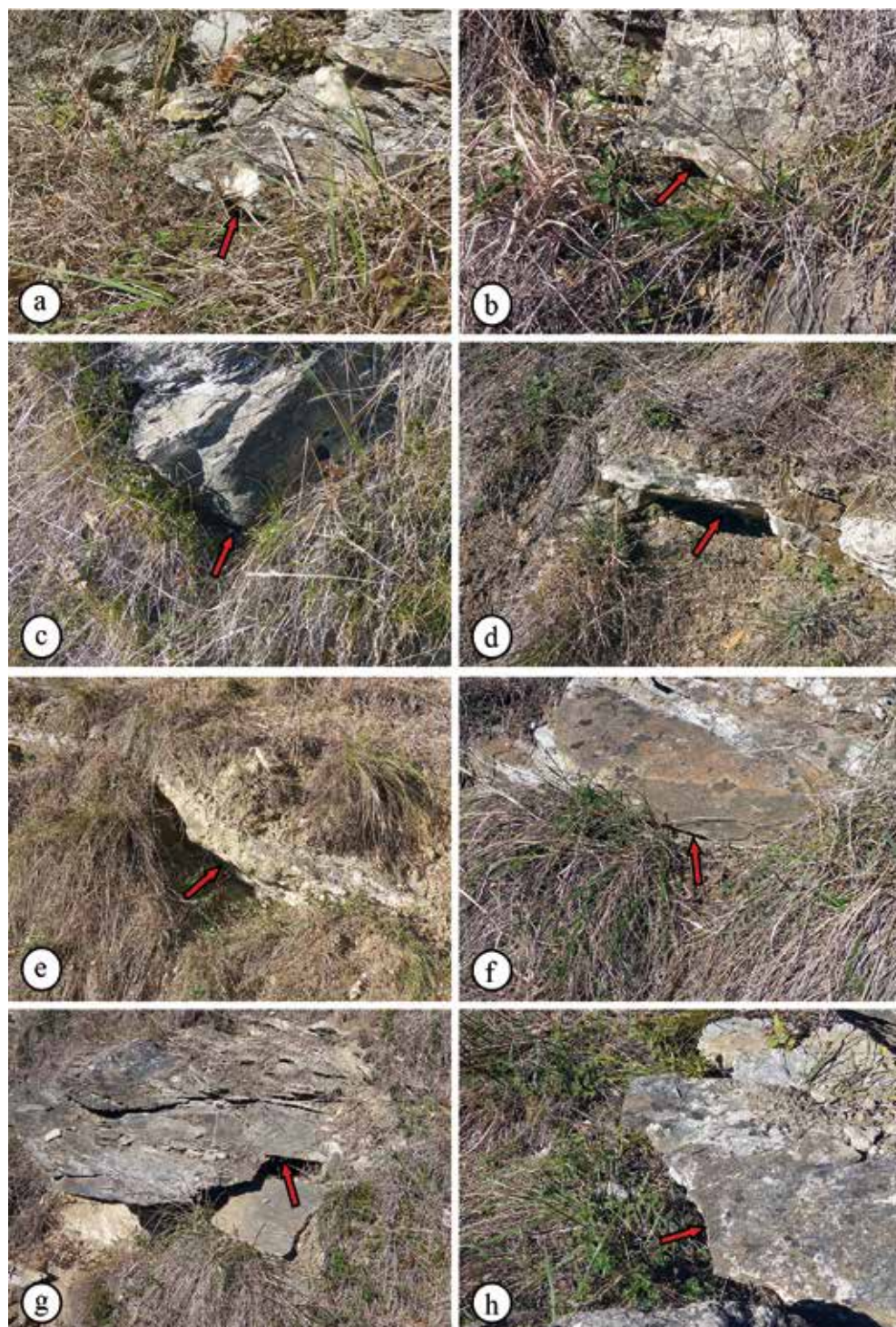


Abb. 2. Neststandorte von *Osmia andreoides* in **a–g**) Nischen unter bodennahen Stein- und Felsvorsprüngen bzw. **h**) unter einer grossen Steinplatte.

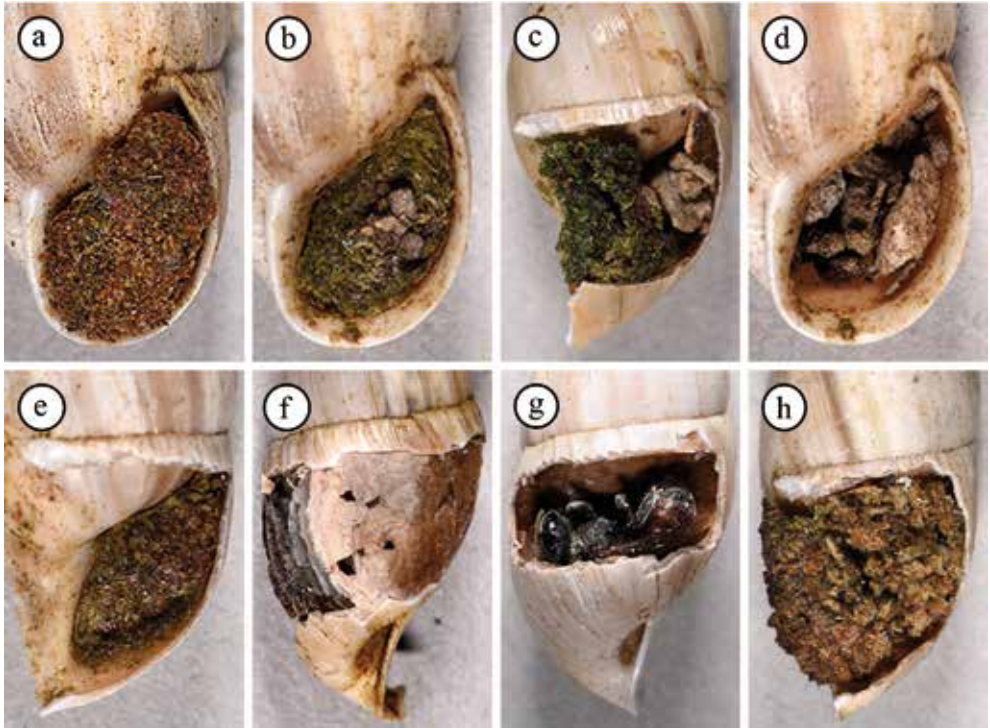


Abb. 3. Aufpräparierte Nester von *Osmia andrenooides* in Gehäusen von *Zebrina detrita*. **a)** Äussere Nestabschlusswand an der Gehäusemündung. **b)** Innere Nestabschlusswand mit wenigen Steinchen und Erdbrockchen im Zwischenraum zur (entfernten) äusseren Nestabschlusswand. **c)** Nestverschluss aus äusserer und innerer Nestabschlusswand, die unmittelbar hintereinander liegen, und vorderer Bereich der Barriere. **d)** Barriere aus Steinchen und Erdbrockchen. **e)** Abschlusswand der äussersten Brutzelle. **f)** Brutzelle mit Kokon. **g)** Überwinterndes Weibchen von *O. andrenooides* in Brutzelle. **h)** Äussere Nestabschlusswand gefolgt von einem dicht mit Pflanzenmörtelpäckchen gefüllten Zwischenraum vor der am rechten Rand knapp sichtbaren inneren Nestabschlusswand.

zu jeweils mit einer Zellabschlusswand verschlossen waren, und ii) dem Verschlussbereich, der eine Barriere aus Steinchen, Erdbrockchen und anderen Partikeln aufwies und an der Gehäusemündung mit zwei direkt hintereinanderliegenden Nestabschlusswänden endete.

Der Brutzellbereich setzte sich aus einer ($n=3$), zwei ($n=12$) oder drei ($n=1$) direkt hintereinanderliegenden Brutzellen zusammen, die 13–17 mm lang waren und durchschnittlich etwa 0.75 Schalenwindungen einnahmen. Keines der Nester enthielt eine innere Zellabschlusswand, welche die hinterste Brutzelle gegen das Gehäuseinnere abgrenzte. Die Brutzellen waren jeweils durch eine Zwischenwand aus Pflanzenmörtel voneinander getrennt, die mit einer Randdicke von maximal 0.4–0.5 mm und einer zentralen Dicke von maximal 0.1–0.2 mm der dünnste Wandtyp im Nest war. Die äusserste Brutzelle war gegen die Gehäusemündung zu mit einer Abschlusswand aus Pflanzenmörtel verschlossen (Abb. 3e), die etwas dicker war als eine Zellzwischenwand; ihre maximale Dicke betrug am Rand 0.5–1 mm und im Zentrum 0.2–0.3 mm. Sie befand sich 0.3–1 Schalenwindungen von der Gehäusemündung entfernt.

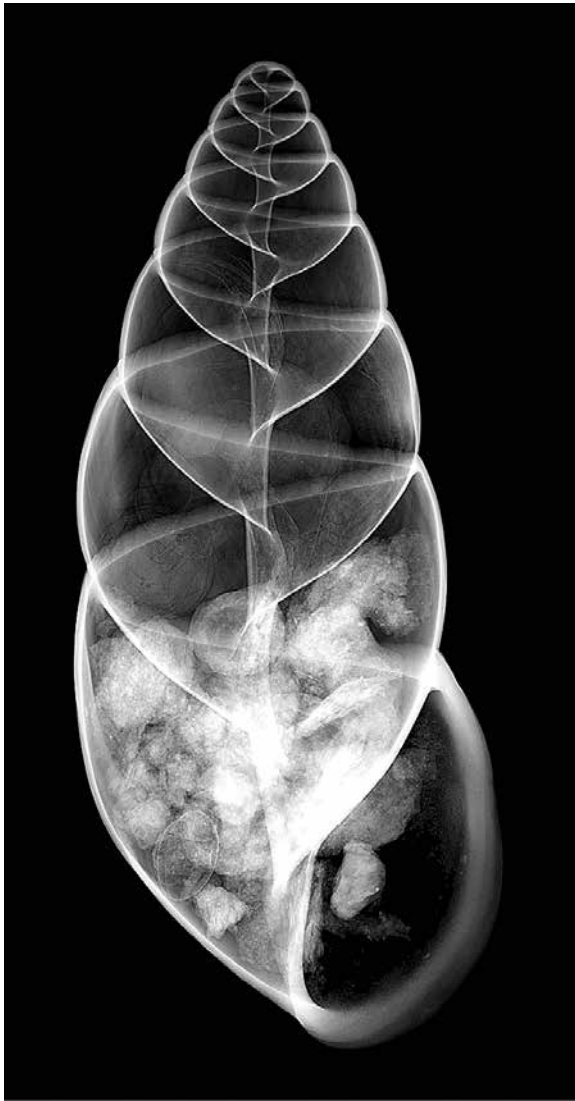


Abb. 4. Röntgenbild eines zweizelligen Nestes von *Osmia andreoides* mit gut sichtbarer Eingangsbarriere. Aufgrund der geringen Röntgendichte sind die beiden Imagines nur schemenhaft und die Pflanzenmörtelwände nicht zu erkennen.

Unmittelbar angrenzend an die Abschlusswand der äussersten Brutzelle begann der Verschlussbereich mit einer Barriere aus 25–65 meist dicht gepackten und unterschiedlich grossen Partikeln mit einem Durchmesser von 0.5–4 mm (Abb. 3c–d, 4). Bei diesen Partikeln handelte es sich meist um Erdbröckchen oder Steinchen, seltener um Rindenstückchen, Hälmschen, Blättchen, Pflanzenmörtelpäckchen, winzige Schneckengehäuse oder Insektenbruchstücke. Die Barriere war 4–13 mm lang und nahm 0.2–0.7 Schalenwindungen ein. In einem Fall war sie durch eine Wand aus Pflanzenmörtel zusätzlich gekammert. Der Verschlussbereich endete mit zwei direkt hintereinanderliegenden Nestabschlusswänden aus Pflanzenmörtel, von denen sich die äussere direkt an der Gehäusemündung befand (Abb. 3a–c). Diese beiden Wände, die im Randbereich oft teilweise miteinander verbunden waren und sich in diesem Fall als Ganzes aus dem Gehäuse herausheben liessen, schlossen einen 0.5–3 mm langen Zwischenraum ein, der eine kleine Zahl Erdbröckchen oder Steinchen enthielt (Abb. 3b), in einem Fall

aber dicht mit zahlreichen Pflanzenmörtelpäckchen angefüllt war (Abb. 3h). Auf der Innenseite der beiden Nestabschlusswände waren stets einige Partikel der Barriere bzw. des Zwischenraumes in die Mörtelmatrix eingearbeitet. Mit einer Randdicke von maximal 1.5 mm und einer zentralen Dicke von maximal 0.75 mm war die innere Nestabschlusswand dünner als die äussere Nestabschlusswand, die am Rand maximal 2–3 mm und im Zentrum maximal 1–2.5 mm mass und damit die stärkste Wand im Nest war.

Überwinterungsstadium

Die Imago erwies sich als Überwinterungsstadium von *O. andrenoides* (Abb. 3g). In allen Brutzellen, in denen die Bienenbrut nicht abgestorben war, lagen voll entwickelte und ausgefärbte Imagines im Innern von weisslichen bis hellbräunlichen und sehr dicht gesponnenen, undurchsichtigen Kokons, die 9–11 mm lang waren und rund 0.5 Schalenwindungen einnahmen (Abb. 3f). In zwei der fünf aufpräparierten Nester entwickelten sich zwei Männchen bzw. zwei Weibchen, im dritten Nest lag in der hinteren Brutzelle ein Weibchen und in der vorderen Zelle ein Männchen, das vierte Nest enthielt in der hinteren Zelle eine tote Larve und in der vorderen Zelle ein Weibchen und im fünften Nest lagen eine tote Ruhelarve in der hintersten Zelle und je ein Weibchen in den beiden vorderen Zellen.

DISKUSSION

Neststandort

Im Untersuchungsgebiet wurden die Nestgehäuse von *O. andrenoides* ausnahmslos an (halb)schattigen Stellen unter Stein- und Felsvorsprüngen oder unter Steinplatten entdeckt, die von oben gut geschützt waren. Dieser Befund deckt sich mit Beobachtungen von Fertou (1908) aus Südfrankreich und des Erstautors aus dem Wallis (s. Einleitung). Damit ist es sehr wahrscheinlich, dass das Nisten in unter Gestein liegenden Schneckengehäusen eine arttypische Eigenschaft von *O. andrenoides* ist. Aufgrund der Abschüssigkeit der unmittelbaren Umgebung der Neststandorte und der zum Teil engen Nischenzugänge, die oft zusätzlich mit dichter Grasvegetation bewachsen waren, ist auszuschliessen, dass die Weibchen leere Schneckengehäuse unter das Gestein rollten, bevor sie mit dem Nestbau begannen. Vielmehr dürften die Weibchen gezielt Stellen unter Gesteinsvorsprüngen oder unter Steinplatten nach geeigneten Schneckengehäusen abgesucht haben. Tatsächlich konnten in zahlreichen untersuchten Gesteinsnischen leere *Zebrina*-Gehäuse oder lebende *Zebrina*-Individuen beobachtet werden, welche sich dort wahrscheinlich vor der direkten Sonnenstrahlung in Schutz brachten. Da die Gesteinsnischen zusätzlich auch als Überwinterungsorte für *Zebrina detrita* dienen (P. Müller pers. Mitt.), ist an solchen Stellen ein regelmässiger Nachschub an geeigneten Nistplätzen in Form von leeren Gehäusen gestorbener Schnecken gewährleistet.

Ein Schutz vor Regen als Grund für die spezielle Wahl des Neststandortes ist unwahrscheinlich, weil die Regenmengen an den trockenheissen Fundstellen von *O. andrenoides* einerseits nur gering sind und andererseits hauptsächlich auf Perioden fallen, wenn sich die Larven gut geschützt im Innern ihrer Kokons befinden. Ebenso unwahrscheinlich ist ein Schutz vor Prädatoren, da die Nester zumindest in geräumigeren Nischen für Kleinsäuger oder Vögel leicht zugänglich sind. Wahrscheinlicher erscheint ein Schutz der sich entwickelnden Larven vor Überhitzung, weil die Bodentemperaturen aufgrund der hohen Sonneneinstrahlung, wie sie für die Lebensräume von *O. andrenoides* typisch ist, zeitweise kritische Werte erreichen dürften. Allerdings besitzen die Larven vieler Osmiini-Arten eine überraschend hohe Toleranz gegenüber hohen Temperaturen, insbesondere wenn sie das

Ruhelarvenstadium erreicht haben (Müller et al. 2017). Zudem dürfte die weisse Färbung der Nestgehäuse die Gefahr einer Überhitzung auch bei exponierter Lage stark vermindern. Möglicherweise ist die spezielle Nistplatzwahl von *O. andrenoides* eine Anpassung an den typischen Lebensraum, der sich zumindest in Mitteleuropa meist an steilen und felsigen Abhängen befindet. Die Steilheit des Geländes birgt die Gefahr, dass die Nestgehäuse während der fast ein Jahr dauernden Periode zwischen Nestverschluss und dem Ausschlüpfen der Imagines den Hang hinunterrollen und dabei Schaden nehmen. Da sich an felsigen Steilhängen «sichere», das heisst horizontale Stellen oftmals unter Gesteinsvorsprüngen am Fuss von Felsen und grösseren Steinen befinden und dort das Angebot an leeren Schneckengehäusen vielfach hoch ist, könnte sich bei den Weibchen von *O. andrenoides* die Strategie herausgebildet haben, gezielt Nischen unter Gesteinsvorsprüngen oder Hohlräume unter Steinplatten nach geeigneten Nistplätzen abzusuchen.

Die mit Pflanzenmörtel verschlossene Mündung der fertigen Nester von *O. andrenoides* war jeweils entweder direkt nach oben oder seitwärts ausgerichtet. Die Weibchen drehen die Nestgehäuse am Ende der Nestbauarbeiten somit nicht in eine geschützte Endlage, wie dies beispielsweise für *O. spinulosa* typisch ist (Müller 1994). Ob ein Drehen der Nester jedoch zu einem früheren Zeitpunkt stattfindet, zum Beispiel um die Gehäuse in eine für die Verproviantierung der Brutzellen oder für den Bau der Barrikade günstige Lage zu bringen, kann nicht ausgeschlossen werden.

Alle im Untersuchungsgebiet entdeckten Nester befanden sich in Gehäusen von *Zebrina detrita*. Dies widerspiegelt allerdings lediglich das weitgehende Fehlen von Gehäusen anderer Schneckenarten in den untersuchten Gesteinsnischen. Wie in der Einleitung ausgeführt, nistet *O. andrenoides* durchaus auch in den Gehäusen anderer Schneckenarten.

Nestarchitektur

Die Nestarchitektur der untersuchten Nester von *O. andrenoides* aus dem Domleschg und des 1989 im Wallis entdeckten Nestes (s. Einleitung) ist identisch, obwohl sich erstere in turmförmigen Gehäusen von *Zebrina detrita* befanden und letzteres in einem tellerförmigen Gehäuse von *Xerolenta obvia* angelegt war. Die Barriere aus dicht gepackten Steinchen, Erdbröckchen u. ä. im Anschluss an die äusserste Brutzelle sowie der Nestverschluss aus zwei dicht hintereinanderliegenden Abschlusswänden, die einen meist mit nur wenigen Partikeln gefüllten schmalen Zwischenraum einschliessen, dürften somit arttypische Merkmale der Nester von *O. andrenoides* sein. Eine Barriere aus Fremdpartikeln kurz hinter der Gehäusemündung kommt bei zahlreichen in Schneckengehäusen nistenden Mauerbienenarten vor, unter anderen auch bei den einheimischen *O. bicolor*, *O. rufohirta* und *O. viridana* (Bellmann 1981, Müller et al. 2018, Westrich 2018). Solche Barrieren dienen zweifellos dem Schutz der Nachkommen. Inwieweit sich dieser Schutz aber gegen Prädatoren, Parasitoide oder Futterräuber richtet, ist unklar und müsste experimentell untersucht werden. Interessanterweise nimmt die Stärke der Pflanzenmörtelwände in den Nestern von *O. andrenoides* gegen das Gehäuseinnere zu

stetig ab. Dies dürfte ebenfalls mit dem Schutz der Nachkommen in Zusammenhang stehen, sind es doch die äussere und die innere Nestabschlusswand – die dickste bzw. zweitdickste Wand im Nest –, welche allfällige Gegenspieler als erstes überwinden müssten.

Überwinterungsstadium

O. andrenoides überwintert wie *O. aurulenta*, *O. bicolor*, *O. rufohirta* und wahrscheinlich auch *O. viridana* als Imago in einem selbst gesponnenen Kokon im Innern der Schneckengehäuse (Maréchal 1926, Bellmann 1981, Westrich 2018). All diesen Arten ist gemeinsam, dass ihre Hauptflugzeit in den Frühling fällt (SwissBeeTeam 2019), sodass zu wenig Zeit für die Metamorphose nach der Winterruhe bleibt. Dagegen überdauert die erst im Sommer fliegende *O. spinulosa* die Wintermonate als Ruhelarve in den Schneckengehäusen und durchläuft die Metamorphose erst nach der Winterruhe (Müller 1994).

Schlussfolgerungen

Das obligatorische Nisten in leeren Schneckengehäusen ist in der Verwandtschaft der Mauerbienen (Osmini) weit verbreitet, dürfte sich in dieser Gruppe mindestens zwölfmal entwickelt haben und konnte bisher bei 56 Arten nachgewiesen werden (Müller et al. 2018). Während der Bau von Wänden aus Pflanzenmörtel und die Verbarrikadierung des Eingangsbereiches mit Fremdpartikeln für zahlreiche dieser schneckenhausnistenden Arten bekannt sind, ist die Eigenschaft von *O. andrenoides*, die Brutzellen nur in solchen Schneckengehäusen anzulegen, welche unter Gestein versteckt liegen, nach heutigem Wissen einzigartig. Diese spezialisierte Nistplatzwahl von *O. andrenoides* stellt damit eine neue Facette in der so vielfältigen und faszinierenden Nistbiologie der Osmini dar.

Dank

Wir danken Mike Herrmann (Konstanz) für den Hinweis auf das Untersuchungsgebiet, Therese Hotz (Neuhausen) für die Mithilfe bei der Feldarbeit und die kritische Durchsicht des Manuskriptes, Gérard Le Goff (Barentin) für Informationen zu einem Nestfund von *O. andrenoides* in Frankreich, Thomas Steffen und Claudia di Giovanna (beide Universität Zürich) für die Hilfe bei den Röntgenaufnahmen und der Computertomografie, Peter Müller (Zürich) für Auskünfte zur Biologie von *Zebrina detrita*, Albert Krebs (Winterthur) für ein Foto eines blütenbesuchenden Weibchens von *O. andrenoides*, dem Amt für Natur und Umwelt des Kantons Graubünden für die Erteilung einer Betretbewilligung bzw. Fangerlaubnis, Rainer Neumeyer für wertvolle Anmerkungen zum Manuskript und Anne Freitag (Musée de Zoologie Lausanne) für die Übersetzung der Zusammenfassung ins Französische.

Literatur

- Bellmann H. 1981. Zur Ethologie mitteleuropäischer Bauchsammlerbienen (Hymenoptera, Megachilidae): *Osmia bicolor*, *O. aurulenta*, *O. rufohirta*, *Anthidium punctatum*, *Anthidiellum strigatum*, *Trachusa byssina*. Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg 53/54: 477–540.
- Ducke A. 1900. Die Bienengattung *Osmia* Panz. als Ergänzung zu Schmiedeknecht's «Apidae europaeae» Vol. II in ihren palaearctischen Arten monographisch bearbeitet. Bericht des Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins in Innsbruck 25: 1–323.
- Ferton C. 1894. Seconde note sur les moeurs de quelques Hyménoptères du genre *Osmia* Panzer principalement de la Provence. Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux 47: 203–214.
- Ferton C. 1908. Notes détachées sur l'instinct des hyménoptères mellifères et ravisseurs (4ème série) avec la description de quelques espèces. Annales de la Société Entomologique de France 77: 535–586.

- Maréchal P. 1926. Étude biologique de l'*Osmia aurulenta*. Bulletin Biologique de la France et de la Belgique 60: 561–592.
- Müller A. 1994. Die Bionomie der in leeren Schneckengehäusen nistenden Biene *Osmia spinulosa* (Kirby, 1802) (Hymenoptera, Megachilidae). Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg 68/69: 291–334.
- Müller A. 1996. Convergent evolution of morphological specializations in Central European bee and honey wasp species as an adaptation to the uptake of pollen from nototribic flowers (Hymenoptera, Apoidea and Masaridae). Biological Journal of the Linnean Society 57: 235–252.
- Müller A. 2019. Palaearctic Osmiine Bees, ETH Zürich, <http://blogs.ethz.ch/osmiini> (accessed 6.12.2018).
- Müller A., Mauss V. & Prosi R. 2017. Unique nest architecture in the North African osmiine bee *Hoplitis (Hoplitis) mucida* (Hymenoptera, Megachilidae). Journal of Hymenoptera Research 60: 99–109.
- Müller A., Praz C. & Dorchin A. 2018. Biology of Palaearctic *Wainia* bees of the subgenus *Caposmia* including a short review on snail shell nesting in osmiine bees (Hymenoptera, Megachilidae). Journal of Hymenoptera Research 65: 61–89.
- Stöckhert F.K. 1933. Die Bienen Frankens (Hym. Apid.). Eine ökologisch-tiergeographische Untersuchung. Beiheft Deutsche Entomologische Zeitschrift 1932: 1–294.
- SwissBeeTeam 2019. Online Atlas of the Swiss Wild Bees. InfoFauna, Neuchâtel, www.swisswildbees.ch (accessed 6.12.2018).
- Westrich P. 2018. Die Wildbienen Deutschlands. Ulmer, Stuttgart, 821pp.