

Plötzliches, häufiges Auftreten von *Colletes hederae* / Efeu-Seidenbiene (Hymenoptera-Apoidea-Colletidae) im Stadtgebiet von Graz (Österreich)

(Mit Notizen zur Anthese von *Hedera helix*)

Von Herwig TEPPNER¹, Ulrike HAUSL-HOFSTÄTTER²,
Ursula BROSCHE¹ & Walter OBERMAYER¹
Mit 22 Abbildungen und einer Tabelle

Angenommen am 23. November 2009

Summary: Suddenly frequent occurrence of *Colletes hederae* / Ivy Cellophane Bee (Hymenoptera-Apoidea-Colletidae) in the urban area of Graz (Austria). (With notes on the anthesis of *Hedera helix*). – The Ivy Cellophane Bee *Colletes hederae* SCHMIDT & WESTRICH 1993 (Colletidae) was recorded in Styria (Austria, Europe) for the first time in 2008 and was found abundantly in Graz in the year 2009. In the period around 2000 the species was not observed in Austria; it is speculated that the species invaded in 2006 or 2007. The female bees collect nectar and pollen from flowers of Ivy (*Hedera helix* L.). The pollen is gleaned from the anthers mainly by the legs and also by the whole body; pollen from the body is used by grooming of antennae, head and the lower side of the gaster, only rarely from the upper side of the body. Vibration is never employed for pollen collection.

Hedera helix is andromonoecious and has hermaphrodite flowers in the terminal umbel and/or in one to more upper lateral umbel(s), and functionally male flowers in the remaining lateral umbels. The anthesis of single flowers lasts for 4–5 days. If the assumption that the stigma is receptive with the opening of a flower is true (VEZZA & al. 2006), then in September there is on the first day of anthesis a very short female phase between opening of the corolla and opening of the anthers. In October the anthers open within the buds already. Published observations are incomplete and contradictory, thus, in spite of our spot checks, a reinvestigation of the whole anthesis of *H. helix* would be needed urgently.

Zusammenfassung: Die Efeu-Seidenbiene *Colletes hederae* SCHMIDT & WESTRICH 1993 (Colletidae) wurde in der Steiermark erstmals 2008 nachgewiesen und war im Jahre 2009 in Graz häufig. In den Jahren um 2000 war diese Art aus Österreich noch nicht bekannt; es wird vermutet, dass *C. hederae* 2006 oder 2007 eingewandert sein könnte. Die Weibchen sammeln Pollen und Nektar von Efeu- (*Hedera helix*-)Blüten. Der Pollen wird hauptsächlich mit den Beinen von den Antheren abgestreift, aber passiv auch mit dem übrigen Körper. Am Körper haftender Pollen wird durch Säubern von Fühlern, Kopf und Körperunterseite gewonnen, selten von der Oberseite des Körpers. Vibration wird niemals für das Pollensammeln eingesetzt.

Hedera helix ist andromonoözisch mit Zwitterblüten in der terminalen Dolde und/oder in ein bis mehreren der oberen seitlichen Dolden und männlichen Blüten in den übrigen seitenständigen Dolden. Die Anthese der einzelnen Blüten dauert 4–5 Tage. Wenn die Angabe stimmt, dass die Narben mit dem Öffnen der Blüten rezeptiv sind (VEZZA & al. 2006), dann ergibt sich im September am ersten Anthesetag eine sehr kurze weibliche Phase zwischen dem Öffnen der Krone und dem Öffnen der Antheren. Im Oktober öffneten sich die Antheren schon in den Knospen. Die bisher publizierten Beobachtungen sind unvollständig und widersprüchlich, sodass trotz unserer Stichproben eine Nachuntersuchung der gesamten Anthese von *H. helix* dringend notwendig wäre.

¹ Institut für Pflanzenwissenschaften, Bereich Systematische Botanik und Geobotanik, Universität Graz, Holteigasse 6, 8010 Graz, Österreich. Korrespondent: E-Mail: herwig.teppner@uni-graz.at

² Abteilung Zoologie, Landesmuseum Joanneum, Weinzörtlstraße 16, 8045 Graz, Österreich; E-Mail: ulrike.hausl-hofstaetter@museum-joanneum.at

1. Einleitung

Für den Text zeichnet der Erstautor verantwortlich, der auch den Großteil der Beobachtungen gemacht hat. U. HAUSL-HOFSTÄTTER hat ihre Erstfunde für die Steiermark und die Beobachtungen über Nistplätze beigetragen. H. T. und U. H.-H. haben ihre Untersuchungen unabhängig voneinander durchgeführt und erst Anfang November 2009 von den jeweils anderen Ergebnissen erfahren. Beobachtungen von U. BROSCHE lieferten den Auslöser für die Studien von H. T., sie verfügt über die Daten aus der Pollenfalle im Botanischen Garten und half beim Besorgen am Institut nicht vorhandener Literatur, während W. OBERMAYER einige Beobachtungen und wesentliche Bilder beigesteuert sowie die Abbildungen editiert hat.

Eine solitäre Biene, die an *Hedera helix* L. Pollen sammelt, war schon lange bekannt. Überraschenderweise wurde sie erst 1993 als neue, eigene Art erkannt und beschrieben (SCHMIDT & WESTRICH 1993). Der Erstautor lernte sie Mitte September 2000 in Opatija (Istrien, Kroatien) kennen, wo sie entlang der Strandpromenade an Efeublüten häufig anzutreffen war und wo es an einer steilen Böschung in einem *Quercus ilex* etc.-Park einen Nistplatz mit zahlreichen Nestern gab. In den Folgejahren wurde in Graz immer wieder nach *Colletes hederæ* SCHMIDT & WESTRICH 1993 (Efeu-Seidenbiene) gesucht; wegen des negativen Erfolges wurde die Suche mit der Zeit leider nachlässiger. So lässt sich im Nachhinein nicht genau sagen, wann die Art erstmals auftrat. Jedenfalls wurde sie 2008 erstmals beobachtet und war 2009 fast im ganzen Stadtgebiet von Graz (Steiermark, Österreich) häufig.

2. Material und Methoden

Die Determination erfolgte nach SCHMIDT & WESTRICH 1993 und AMIET & al. 1999. Das Belegmaterial liegt zurzeit in der Sammlung des Erstautors (später im Biologiezentrum der Oberösterreichischen Landesmuseen in Linz), dasjenige von HAUSL-HOFSTÄTTER im Landesmuseum Joanneum in Graz.

Efeu-Hecken, Basen von Efeu-bewachsenen Bäumen und Mauern wurden vom Boden oder von der Leiter aus untersucht. Die blütenökologischen Beobachtungen erfolgten an sechs über das Stadtgebiet von Graz verstreuten Stellen vom 19. September bis 8. Oktober 2009 (*Hedera* bis 20. 11.). Um Details des Sammelverhaltens besser zu sehen, wurde eine Kopflupe benutzt. Auf eventuelles Vibrationssammeln wurde akustisch (Ohr auf 10 bis 15 cm genähert) getestet.

Zum Ermitteln der Anthesephasen wurden 23 Blüten mit bisher bewährten, selbstklebenden Papierstreifen (Herma Haftetiketten) markiert; im vorliegenden Falle ergab sich erstmals der Nachteil, dass sie während der Nacht häufig von kleinen Gehäuseschnecken an- oder weggefressen wurden. Weitere Blütenstände wurden ohne Markierung der Einzelblüten beobachtet.

Die Pollenkitt-Menge wurde nach der Methode von TEPNER 2009 abgeschätzt.

Zur Zählung von Insekten siehe unter 3.5.1.

Die Photos wurden teils mit einer Exakta VX 1000 mit Steinheil Macro-Quinon (H. T.), teils mit einer Canon Eos 10D mit Macro Ultrasonic 100 mm (W. O.) gemacht. Die REM-Photos entstanden an Hand luftgetrockneter, mit Gold beschichteter Proben [Tier vom Fuß des Schloßberges] am Rasterelektronenmikroskop XL 30 (E. STABENTHEINER). Die Proben werden im Institut für Pflanzenwissenschaften aufbewahrt.

3. Ergebnisse

3.1 Fundpunkte

Mit einer Ausnahme liegen alle Fundpunkte innerhalb des Stadtgebietes von Graz, in ca. 340 bis 470 m Seehöhe. Die Beobachtungen beziehen sich auf Weibchen, wenn nicht anders angegeben. Die Fundpunkte sind von W nach O und N nach S geordnet. Die Erstfunde stammen aus dem Jahre 2008 vom Schloßberg in Graz und von Kapfenstein in der südöstlichen Steiermark (HAUSL-HOFSTÄTTER).

3.1.1 In Graz

Gösting, Schloßplatz, an der Schlossmauer, kleiner, weniger stark von *Apis* beflogener Bestand, 24. 9. 2009, leg. H. TEPPNER [Eine sehr lange Efeuhecke neben der Bushaltestelle war unglaublich stark von *Apis* befliegen, hier kein *Colletes* gesehen, ebensowenig um Ruinenweg 26, wo die großen Mengen von blühendem Efeu, größtenteils auf Bäumen, schwer zu beobachten waren].

Geidorf, Botanischer Garten, alter Efeu an *Quercus rubra*, Heilpflanzenabteilung, 21. 9. 2009, leg. H. TEPPNER.

–, –, Efeu-verwachsene Mauer des Kleingewächshauses („Kiste“) an der Grundstücksgrenze, 22. 9. 2009, leg. H. TEPPNER, 23. 9. 2009 ein Männchen [Großteil der Beobachtungen hier, in der Zeit vom 21. 9.–8. 10. 2009].

Geidorf, Lenaugasse 3, 19. 9. 2009, leg. H. TEPPNER [in größerer Zahl].

Innere Stadt, Schloßberg-Plateau, ca. 470 m, 27. 8. 2008, leg. U. HAUSL-HOFSTÄTTER, Männchen an *Hedera helix* patrouillierend. – 29. 8. 2008, leg. U. HAUSL-HOFSTÄTTER, Weibchen und Männchen an Nestaggregation [rev. K. MAZZUCCO].

–, Schloßberg, am Fuß des Schloßberges ober dem Karmeliterplatz, 20. 9. 2009, leg. H. TEPPNER
H. TEPPNER [weitere Beobachtungen auf der Stallbastei und am 28. 9. 2009 im Herbersteingarten (auch Männchen) und entlang des Jubiläumssteiges, hier große Zahl von Individuen an nur einem Baum, öfters zwei *Colletes* gleichzeitig an einer Dolde. Kleine Nestaggregationen].

–, W-Fuß des Schloßberges, Murpromenade bei der Murinsel, 370 m, 4. 9. 2008, leg. U. HAUSL-HOFSTÄTTER, ein Weibchen an Stiegenabgang auf Stufe sitzend [rev. K. MAZZUCCO].

St. Peter, St. Peter-[Stadt-]Friedhof, 21. 9. 2009, leg. H. TEPPNER [nach stundenlanger vergeblicher Suche an einem ca. 3 m hohen Efeu gegenüber des Grabes von Hofrat Prof. Karl FRITSCH mehrere Individuen, auch Männchen. Am 26. 9. 2009 auch im Evangelischen Friedhof gesehen].

Gries, Zentral-Friedhof, 20. 9. 2009, leg. H. TEPPNER.

3.1.2 Übrige Steiermark

SE-Steiermark, Schloss Kapfenstein, 420 m, 11. 9. 2008, leg. U. HAUSL-HOFSTÄTTER, an *Hedera-helix*-Blüten [rev. K. MAZZUCCO].

3.2 Merkmale von *Colletes hederæ*

3.2.1 Morphologische Merkmale

Aus der *Colletes succinctus*-Gruppe kommt *C. halophilus* VERHOEFF 1944 nur im Bereich Nordsee/Ärmelkanal vor (Karte in KUHLMANN & al. 2007: 161). Der in S-Europa und Vorderasien weit verbreitete *C. brevigena* NOSKIEWICZ 1936 findet sich in Österreich nur im Osten (Marchfeld – Neusiedlersee – Wien) (ZETTEL & al. 2006: 50–52, 54). Ebenso auf den pannonischen Raum beschränkt ist in Österreich der eurasische *C. collaris* DOURS 1872 (ZETTEL & al. 2006: 50). Es verbleiben für unseren Raum (Steiermark) also nur *C. hederæ* und *C. succinctus* (LINNAEUS 1758) nach den bei SCHMIDT & WESTRICH 1993, AMIET & al. 1999 und KUHLMANN & al. 2007 angegebenen Merkmalen zu vergleichen. Danach haben Weibchen von *C. hederæ* u. a. am Clypeus vom Rand schräg gegen die Mitte und nach vorne ziehende Runzeln (Abb. 9, 10) (nicht Längsrünzeln), einen matten, chagrinierten, vorderen Teil der Galea (Abb. 11, 12) (nicht glänzend und glatt) und gelbbraune bis hellbraune (nicht weiße) Querbinden am Endrand der abdominalen Tergite (Abb. 1–8). Vergl. auch die Bestimmungstabelle von ORTIZ-SANCHEZ & al. 2004. Die morphologischen Merkmale sind zwar minutiös, das Grazer Material deckt sich jedoch gut mit den in der Literatur angegebenen Charakteristika. *C. brevigena* ähnelt in der Clypeus-Skulptur *C. succinctus* und *C. collaris* ist durch Propodeumstruktur und die großen Punkt-Zwischenräume auf den Mesopleuren von *C. hederæ* verschieden (vgl. ZETTEL & al. 2006: 51 bzw. AMIET & al. 1999: 16).

Im Zweifelsfalle wird in der Literatur offenbar das größte Gewicht auf die Pollenquelle als Merkmal gelegt (SCHMIDT & WESTRICH 1993: 92), während andererseits *C. succinctus* nach neueren Angaben doch auch an *Hedera helix* Pollen sammeln soll (KUHLMANN & al. 2007: 157). Es bleibt also offenbar doch nichts anderes übrig, als sich auf die morphologischen Merkmale zu verlassen.



Abb. 1: *Colletes hederae*, Weibchen beim Nektarsaugen und Pollensammeln an *Hedera helix*, die Speicher auf Trochanter, Femur und Tibia des Hinterbeines mit Pollen. Ein Mittelbein streift Pollen aus einer Anthere ab. Alle Antheren gegen Ende des ersten Anthesetages, ca. 16.40 Uhr, leer oder fast leer. Nektar am Nektarpolster z. T. als Einzeltröpfchen oder links zusammengeflossen oder von den Blütenbesuchern verschmiert. – Foto: W. OBERMAYER.

Colletes hederae, a female sucking nectar and collecting pollen on *Hedera helix*, the transport structures on trochanter, femur and tibia of the hind leg with pollen. A mid leg gleans pollen from an anther. All anthers at the end of the first day of anthesis, c. 4:40 p. m., empty or nearly so. Nectar on the nectary in part as single droplets, on the left side fused or smeared over by flower visitors. – Photo: W. OBERMAYER.

Da die *Colletes*-Weibchen ungefähr Honigbiengröße haben, mag die Unterscheidung für Laien schwierig sein. Da andere Wildbienen zur *Colletes*-Flugzeit auf Efeu selten sind, wird man aber in den allermeisten Fällen, wenn es nur um Bienen auf Efeu geht, mit der Unterscheidung von Honigbiene und Efeu-Seidenbiene das Auslangen finden.

Die Honigbienenarbeiterin hat an jeder Hinterschiene ein Körbchen (Corbicula), in das der Pollen angefeuchtet gepresst wird, sodass ein klar umgrenztes, kompaktes, ovales Pollenpaket („Höschen“, Pellet) entsteht (Abb. 20). *Colletes* sammelt den Pollen „trocken“, d. h. ohne Befeuchten, daher wirkt die Masse lockerer und erscheint dreigeteilt, weil entlang fast des ganzen Hinterbeines, unterbrochen an den Gelenken, der Pollen gepackt wird (Abb. 1, 4–6, 8).

Der auffälligste Transportspeicher ist die femorale Corbicula (Abb. 13, 15) [Definition von Corbicula s. l. (Körbchen) als von spezialisierten Borsten umstandene, glatte Fläche vgl. MICHENER 1999]. Die äußere (vordere) Umrandung der Corbicula wird von zwei Typen relativ kürzerer Haare gebildet: Steifen, einfachen Haaren innen und zarten, verzweigten außen. Auf der Innenseite (Hinterseite) und gegen den Trochanter stehen lange, gebogene, verzweigte Haare, die eine Art Gewölbe bilden, das die Pollenmasse hält (Abb. 14). Der Trochanter hat auf der Unterseite gegen das Femur eine kleine kahle Fläche (Abb. 13) und ist im Übrigen dicht behaart, sodass hier streng genommen Scopa



Abb. 2: *Colletes hederae*, Weibchen beim Nektarsaugen an *Hedera helix*. Alle Antheren gegen Ende des ersten Anthesetages, ca. 16 Uhr 40, leer oder fast leer. – Foto: W. OBERMAYER.
Colletes hederae, a female sucking nectar on *Hedera helix*. All anthers at the end of the first day of anthesis, c. 4:40 p. m., empty or nearly so. – Photo: W. OBERMAYER.

(behaarte Fläche, in die Pollen gepackt ist) und Corbicula nebeneinander vorkommen. Die Tibia trägt eine Scopa aus einfachen Haaren, die v. a. an der Unterseite lang und nach außen (vorne) gebogen sind (Abb. 17). Schließlich trägt auch der Metatarsus eine Scopa aus einfachen Haaren (Abb. 16, 17 und 13), in der vergleichsweise geringere Mengen an Pollen gepackt sein können.

Colletes hederae hat durch helle, kurze, anliegende Haare auffallende, hellbraune, scharf begrenzte Querbinden an den Endrändern der Abdominalsegmente (Abb. 1–8, 18). Bei der Honigbiene sind dagegen am Abdomen die Querbinden am Vorderrand des sichtbaren Teiles der Tergite meist nur schwach und vergleichsweise unscharf begrenzt (Abb. 19, 20).

Wenn eine Lupe zur Verfügung steht, lässt sich leicht die lange, spitze Zunge der Honigbiene (Abb. 20) von der für *Colletes* charakteristischen, aus zwei ovalen Lappen bestehenden, kurzen Zunge unterscheiden (Abb. 6, 9 und 11); durch die an der Spitze ausgerandeten bis zweilappigen Zungen sind die Colletidae einzigartig unter den Bienen (MICHENER 2000: 126). Für weitere Merkmale der Honigbiene vgl. z. B. AMIET 1996.

3.2.2 Verhalten auf den Blüten

Während des Sammelns auf den Blüten hält die Honigbiene die Vorderflügel meist etwas gespreizt, sodass zwischen diesen ein verkehrt V-förmiger Zwischenraum bleibt (Abb. 19, 20); nur sehr selten legen einzelne Individuen die Flügel parallel. *Colletes* dagegen legt meist gleich nach der Landung auf einer Blüte die Flügel so über dem Körper zusammen, dass sie parallel liegen und sich etwas bis fast völlig überdecken (Abb. 1–7, 18); etwas spreizende Flügel sieht man selten (Abb. 8).

Schließlich gibt es auch in der Art der Bewegung beim Sammeln Unterschiede. Im Gegensatz zur meist unruhig wirkenden Honigbiene, die beim Pollensammeln zum Höseln immer wieder auffliegen muss, umrunden *Colletes*-Weibchen, sofern sie nicht gestört werden, meist lange und oft mehrfach die Efeudolden, bevor sie zum nächsten Teilblütenstand krabbeln oder fliegen.

3.3 Anthese von *Hedera helix*

Da die Angaben zur Anthese in der Literatur spärlich sind, wurde durch eine größere Zahl von Stichproben versucht, mehr Klarheit zu gewinnen.

Die Infloreszenz-Induktion und -Anlage inkl. der Bedeutung des endständigen Teilblütenstandes (Dolde) für die Anlage der darunter liegenden, seitlichen Dolden wurde von WALLERSTEIN & HACKETT 1989 untersucht. Die endständige Dolde entwickelt sich zuerst (JUHÁSZ & BART 1972), blüht zuerst auf und ihre Blüten entwickeln Früchte (z. B. DIERSCHKE 2005: 192, METCALFE 2005: 637), während die Fruchtknoten der seitlichen Blütenstände in diesem Falle nach der Anthese langsam absterben, dem Prinzip nach also funktionell männliche Blüten tragen, die das Ovar nur wegen der Nektarproduktion „brauchen“. *Hedera helix* ist also andromonözisch. Meist nur im Falle von Störungen der Entwicklung an der Sprossspitze bilden die Blüten von ein bis mehreren, basipetal anschließenden Dolden die Früchte. Gelegentlich sind erst die Dolden dritter Ordnung männlich.

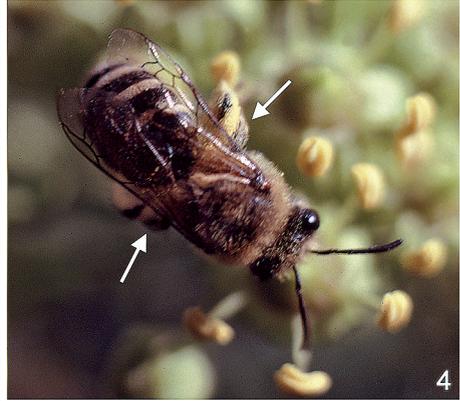
Die Entwicklungsgeschichte der Blüten wurde von ERBAR & LEINS 1988 bearbeitet. Danach bildet der obere Abschnitt der Gynöceum-Anlage das Ovardach, das sich zum Nektarpolster entwickelt, während dessen zentraler Bereich den Griffel bildet. Da Diskus üblicherweise als Bildung der Achse definiert wird, kann dieser Terminus hier nicht angewendet werden.

Die Blüten einer Dolde (nach WEISSE 1925: 3–67 Blüten) blühen mehr oder weniger exakt von unten nach oben auf und öffnen sich asynchron, sukzessive über den Tag (SIGMOND 1929: 69 kennt nur das Öffnen „in den ersten Stunden nach Tagesanbruch“). Bis alle Blüten einer Dolde offen sind, kann es 4–5 Tage dauern. Während des größten Teiles der Anthese einer Dolde finden sich daher verschieden alte Blüten (folglich Pollen- und Nektarangebot) nebeneinander. Meist klappen die Kronblätter schlagartig auf und geraten rasch in „horizontale“ Position, d. h. stehen senkrecht auf die Blütenachse (so auch

Abb. 3–8: *Colletes hederæ*, Weibchen beim Pollen- und Nektarsammeln an *Hedera helix*-Blüten. – Abb. 3. Ein Vorderbein streift den Pollen von einem Fühler ab. – Abb. 4. Beide Mittelbeine (Pfeile) geben Pollen an die Hinterbeine weiter. – Abb. 5. Der Tarsus eines Vorderbeines streift den Pollen einer offenen Anthere ab. Beide Mittelbeine geben gerade Pollen an die Hinterbeine weiter. – Abb. 6. Auftupfen eines Nektartropfens und Weitergabe des Pollens von einem Mittelbein an ein Hinterbein. Antheren am ersten Anthesetag am Beginn des Öffnens. – Abb. 7. Beim Aneinanderreiben der Hinterbeine gehen Pollenpakete im Bereich der überkreuzten Tarsen verloren. Gelbe Antheren am ersten Anthesetag am Beginn des Öffnens; braune, leere Antheren von den Vortagen. – Abb. 8. Ein Weibchen während des Sammelns ausnahmsweise mit gespreizter Flügelhaltung. Antheren mit braunen Stomiumrändern waren schon am Vortag offen und sind nun leer. – Fotos: H. TEPPNER.

Colletes hederæ, females collecting pollen and nectar on *Hedera helix* flowers. – Fig. 3. A fore leg grooming pollen from an antenna. – Fig. 4. Both mid legs (arrows) loading pollen to the hind legs. – Fig. 5. The tarsus of a foreleg gleaming pollen from an open anther. Both mid legs loading pollen to the hind legs. – Fig. 6. Dab of a nectar droplet and loading pollen to the hind leg. Anthers at the first day of anthesis at the start of opening. – Fig. 7. Rubbing of the hind legs together leads to loss of pollen packages in the region of the crosswise tarsi. – Fig. 8. A female during collecting, holding the wings V-like, exceptionally. The anthers with brown margins at the stomium were open at the previous day and are empty now. – Photos: H. TEPPNER.

in SIGMOND 1929: 69 dargestellt); die Filamente strecken sich rasch schräg aufrecht nach außen, die ganz leicht gebogenen, in ihrer Mitte angehefteten Antheren stehen mit ihrer Längsachse senkrecht zum Filament und sind zunächst geschlossen. Manchmal beginnt das Blütenöffnen mit nur einem Kronblatt und die anderen hinken nach. Mit dem Öffnen der Blüten sind am Nektarpolster schon Tröpfchen vorhanden, oder sie erscheinen wenig später, am selben Tag (oder – wahrscheinlicher – waren anfangs noch zu klein, um sie mit der Kopflupe sofort zu erkennen).



Bei den September-Stichproben begannen sich die Antheren bald nach dem Öffnen der Blüten entlang des Stomiums zu öffnen (Abb. 6, 7): Zunächst entsteht ein Längsspalt, der sich schrittweise erweitert, die Thekenwände weichen auseinander bis der ganze Pollen exponiert ist; die Antheren verkürzen sich dabei und nehmen Nierenform an (Abb. 1, 2). Der Vorgang läuft zumindest bei vormittags geöffneten Blüten und trockenem Wetter noch am ersten Tag ab. Die gesamte Pollenmenge einer Blüte wird gleichzeitig präsentiert (höchstens geringfügige zeitliche Abweichungen zwischen den Antheren einer Blüte). Innerhalb einer Blüte gibt es demnach keine Pollen-Portionierung, wohl aber innerhalb einer Dolde durch die unterschiedlich alten Blüten. Parallel zum Öffnen der Antheren schlagen sich die Kronblätter aus der horizontalen Position durch starkes Krümmen an ihrer Basis völlig zurück. Bis zum Nachmittag oder Abend sind die Antheren durch die Tätigkeit der Blütenbesucher praktisch leer! Eine Ausnahme mit längerem Verbleib von Pollen bedingt nur Schlechtwetter ohne Bienenflug. Höchstens bei am Abend geöffneten Blüten mag vielleicht ein Öffnen der Antheren am zweiten Tag vorkommen (diese Möglichkeit wäre noch zu untersuchen). Mitte Oktober wurde festgestellt, dass die Stomia sich generell schon in den noch geschlossenen Knospen öffnen und dort zum Teil auch schon etwas Pollen austritt; auch die Nektarsekretion setzt schon innerhalb der geschlossenen Knospen ein. Bei den

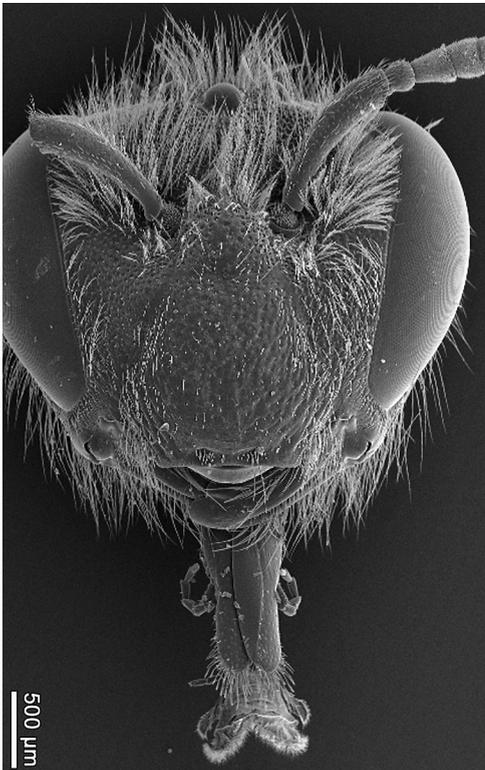


Abb. 9

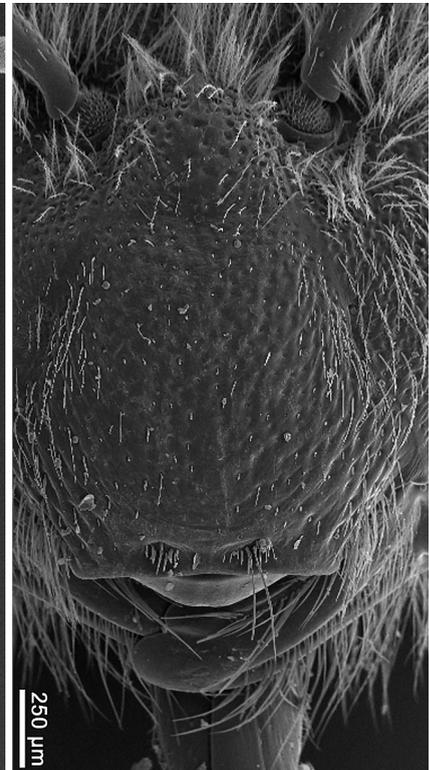


Abb. 10

Abb. 9: *Colletes hederae*, Weibchen, Kopf von vorne. – FOTO: E. STABENTHEINER.
Colletes hederae, female, head in front view. – PHOTO: E. STABENTHEINER.

Abb. 10: *Colletes hederae*, Weibchen, Detail aus Abb. 9, Clypeus. – FOTO: E. STABENTHEINER.
Colletes hederae, female, detail from Fig. 9, clypeus. – PHOTO: E. STABENTHEINER.

Stichproben im September waren in Knospen mit verzögertem Öffnen der Krone (z. B. nur ein Kronblatt aufgeklappt) die Antheren schon offen.

Wichtig ist festzuhalten, dass sich die leeren oder fast leeren Antheren durch die Feuchtigkeit der Nacht und/oder den Tau (selbstverständlich auch bei Regen) wieder schließen und die ursprüngliche Form annehmen! Die leeren Antheren sind daher bei Feuchtigkeit an den Folgetagen bis zu ihrem Abfallen äußerlich oft nur geringfügig, durch etwas weniger brillantes Gelb und durch die feine braune Linie der Stomiumränder (Abb. 8), von ungeöffneten Antheren verschieden. Dadurch sind Fehlinterpretationen der Anthesephasen leicht möglich.

Die Belegungsfähigkeit der Narbe ist nach VEZZA & al. 2006: 520 bereits mit dem Öffnen der Blüten gegeben [die Griffel sind zu diesem Zeitpunkt um 0,5 mm lang] und soll vier Tage andauern.

Die Blüten mit fertilem Ovar (Zwitterblüten; endständige Dolde und/oder eventuell obere seitliche Dolden; Durchmesser des Nektarpolsters ca. 4,0–4,5 mm) weisen eine starke postflorale Nektarsekretion auf, die von den Insekten auch viel genutzt wird. In den übrigen seitenständigen Dolden (männliche Blüten, mit fehlschlagendem Ovar; Durchmesser des Nektarpolsters ca. 2,5–3,7 mm) erlischt die Nektarsekretion (zumin-

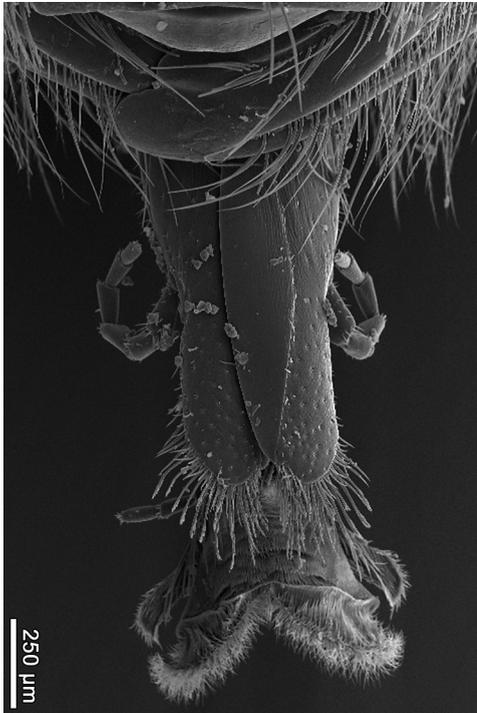


Abb. 11

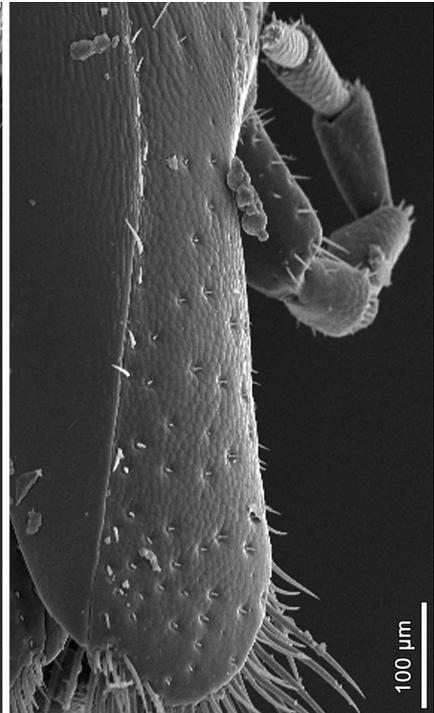


Abb. 12

Abb. 11: *Colletes hederae*, Weibchen, Detail aus Abb. 9, Mundwerkzeuge, insbesondere Galeae und Zunge, von oben. – Foto: E. STABENTHEINER.

Colletes hederae, female, detail from Fig. 9, mouth parts, especially galeae and glossa, from above. – Photo: E. STABENTHEINER.

Abb. 12: *Colletes hederae*, Weibchen, Detail aus Abb. 11, vorderer Teil der Galea mit chagriniertem Oberfläche. – Foto: E. STABENTHEINER.

Colletes hederae, female, detail from Fig. 11, anterior part of the galea with shagreenated surface. – Photo: E. STABENTHEINER.

dest größtenteils?) mit dem Anthese-Ende (noch vor Abfall der Krone und der Stamina). Manchmal wurden zwar am frühen Vormittag *Colletes*-Männchen und Wespen beim Trinken an postfloralen Nektarpolstern beobachtet. Die Kontrolle unter der Stereolupe zeigte jedoch, dass sich Flüssigkeitstropfen nicht an allen Blüten einer Dolde, sondern an den exponierten fanden; es ist daher viel wahrscheinlicher, dass es sich um Tau handelt, in dem eingetrockneter Zucker aus der floralen Phase gelöst sein kann.

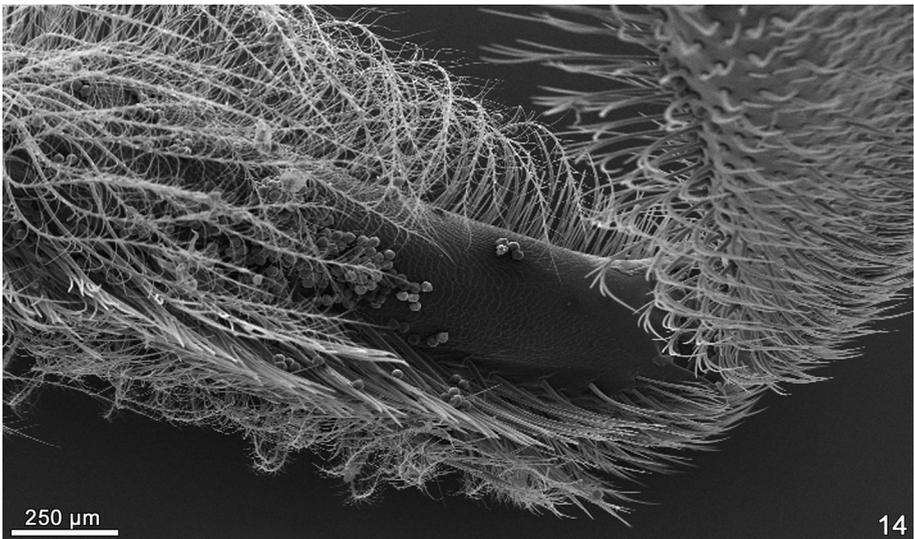
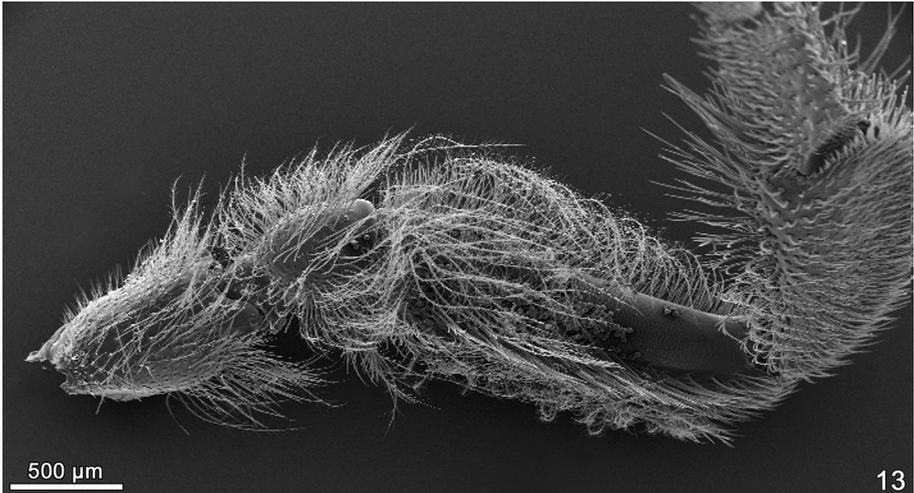


Abb. 13–14: *Colletes hederae*, Weibchen, rechtes Hinterbein ungefähr von unten mit Blick in die Corbicula. – Abb. 13. Von links nach rechts: Coxa, Trochanter und Femur; rechts außen Tibia und Metatarsus, die schräg stehen und daher optisch verkürzt erscheinen. – Abb. 14. Detail aus Abb. 13, femorale Corbicula und basaler Teil der Tibia mit Scopa. – Fotos: E. STABENTHEINER.

Colletes hederae, female, right hind leg, seen approximately from below with view into the corbicula. – Fig. 13. From left to right: coxa, trochanter and femur. Far right tibia and metatarsus oblique upright, thus appearing optically reduced in length. – Fig. 14. Detail from Fig. 13, femoral corbicula and basal part of the tibia with scopa. Photos: E. STABENTHEINER.

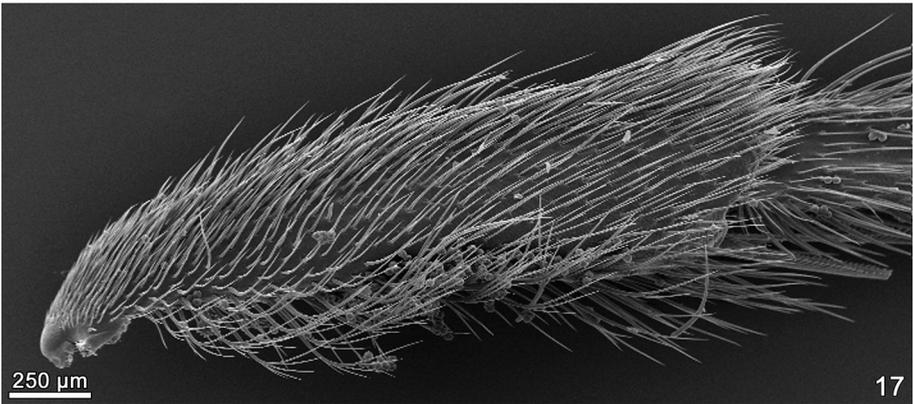
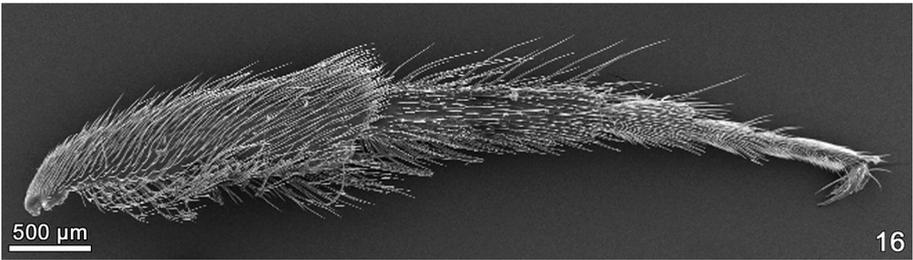
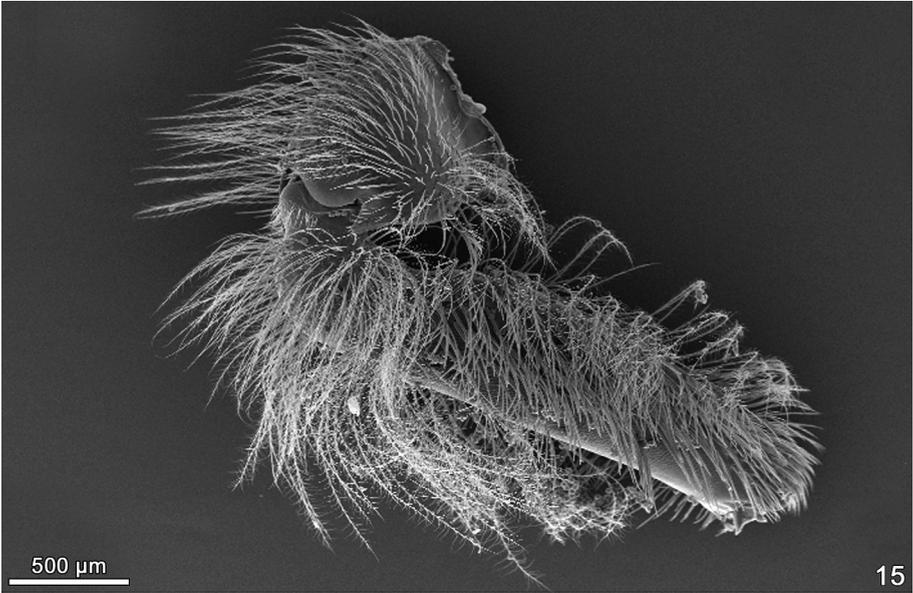


Abb. 15–17: *Colletes hederæ*, Weibchen, linkes Hinterbein. – Abb. 15. Blick auf die Außenseite (Vorderseite) schräg von unten mit Coxa, Trochanter und Femur, entlang der sichtbaren Kante des Femur liegt die kahle Fläche der Corbicula. – Abb. 16. Vorderseite von Tibia und Tarsus. – Abb. 17. Detail aus Abb. 16, Scopa auf Tibia und Metatarsus (nur Basis sichtbar). – Fotos: E. STABENTHEINER.

Colletes hederæ, female, left hind leg. – Fig. 15. View of the outer (anterior) side, from oblique below with coxa, trochanter and femur. Along the visible edge of femur lies the glabrous area of the corbicula. – Fig. 16. Outer side of tibia and tarsus. – Fig. 17. Detail from Fig. 16, scopa of tibia and metatarsus (from the latter only base visible). – Photos: E. STABENTHEINER.



Abb. 18



Abb. 19

Abb. 18–19: Haltung der Flügel während des Sammelns auf Blüten und Flügelgeäder. – Abb. 18. *Colletes hederae*, Weibchen. – Abb. 19. *Apis mellifera*, Arbeiterin. – Auffällige Unterschiede im Geäder liegen z. B. im Vorderflügel in der Radialzelle am Vorderrand und den drei dahinterliegenden Cubitalzellen. Der Pfeil weist auf den hinteren Teil der Discoidalader 2, der bei *Colletes* nach außen gebogen ist [ein unter allen Bienen einzigartiges Merkmal dieser Gattung (MICHENER 2000: 135)]. – Fotos: W. OBERMAYER.

Position of wings during collection on flowers and wing venation. – Fig. 18. *Colletes hederae*, female. – Fig. 19. *Apis mellifera*, worker bee. – Apparent differences in the venation lie, for e. g., in the forewing in the radial cell at the anterior margin and in the three cubital cells behind it. The arrow points to the posterior part of the second recurrent vein which is outwardly arcuate [a unique feature of *Colletes*, not found in any other bee (MICHENER 2000: 135)]. – Photos: W. OBERMAYER.

Die Stamina mit den leeren Antheren bleiben unverändert in der Blüte stehen (Abb. 7) und fallen ungefähr gleichzeitig mit den Kronblättern ab dem 5.–6. Tag nach Öffnen der Blüten ab (vgl. SIGMOND 1931). Das geschieht bei den nicht fruchtbringenden Blüten bald nach dem Ende der Nektarsekretion und kann nur das Anthese-Ende bedeuten.

Mit der Lupe wurden manchmal im Zuge der Manipulation durch die Blütenbesucher kleine Pollenwölkchen gesehen; man könnte denken, dass hier Luftströmungen angreifen und Pollen reichlich vom Wind erfasst und getragen wird. Die geringe oberflächlich verfügbare Pollenkitt-Menge bedingt das leichte Stäuben; auf der Unterseite eines Deckglases hängende Pollenkörner zeigen nur kleine Kontakthöfe von Pollenkitt, die z. T. überhaupt nur auf die Maschen (Mauern) des Reticulums beschränkt sind (Abb. 21). JACOBS & al. 2009: 1402 rechnen aufgrund ihrer Experimente immerhin mit einem kleinen Anteil an Windbestäubung. In Gegensatz dazu findet sich *Hedera*-Pollen nach BOTTEMA 2001 im Pollenniederschlag auf der Bodenoberfläche nur in der unmittelbaren Umgebung der blühenden Pflanzen. Das bestätigt auch die Pollenfalle im Botanischen Garten in Graz, in der Efeupollen in neun Beobachtungsjahren nur ganz sporadisch auftrat, obwohl ab einem Radius von ca. 50–70 m nach allen Richtungen blühender Efeu vorkommt.



Abb. 20: *Apis mellifera*, Arbeiterin beim Nektarsaugen und Pollensammeln an *Hedera helix*. – Foto: H. TEPPNER.
Apis mellifera, worker bee sucking nectar and collecting pollen on *Hedera helix* flowers. – Photo: H. TEPPNER.

Die in der Exine vorhandene Pollenkittmenge ist wesentlich größer, als die bei der Bestäubung verfügbare. Das zeigt sich, wie schon in TEPPNER 2009: 173 angedeutet, im Größerwerden der Kontakthöfe nach längerer Lagerung der Präparate (Abb. 22).

3.4 Sammelverhalten

Colletes hederarum sammelt Pollen und Nektar von *Hedera helix*. Die tägliche Aktivitätsperiode dauert in der zweiten Septemberhälfte bei schönem Wetter mit Tagestemperaturen von ca. 20–26 °C und Morgentemperaturen um (10–)12–13(–15) °C von kurz vor 9 Uhr bis kurz nach 16 Uhr MEZ (mitteleuropäische Normalzeit). Die Individuendichte muss nicht gleichmäßig sein, manchmal häufen sich die Bienen an einzelnen Pflanzen. Die Weibchen krabbeln über die und zwischen den Stamina einer Dolde von Blüte zu Blüte und tupfen dabei mit der Zunge (Abb. 6) unentwegt „sorgfältig und geduldig“ den Nektar auf, stets begleitet von „pumpenden“ Bewegungen des Abdomens; dieser wird zwar in Form zahlreicher kleiner Tröpfchen vom Nektarpolster ausgeschieden (Abb. 1), ist aber wegen der zahlreichen Besucher oft nur in geringer Menge vorhanden. Bei diesem Krabbeln auf den Blüten wird gleichzeitig durch Anstreifen an den Staubbeuteln Pollen passiv an alle Körperteile inkl. Stirn, Fühler, Oberseite von Thorax und Abdomen sowie Flügel abgegeben. Nicht selten führt die Aktivität der *Colletes*-Weibchen zu einer mit der Lupe sichtbaren kleinen Pollenwolke (siehe letzter Absatz des Abschnittes 3.3.). Außerdem gibt es offensichtlich gezieltes Pollensammeln. Mit einfachen Bewegungen oder einer raschen Abfolge mehrerer Bewegungen wird Pollen mittels der Vorder- und Mittelbeine aus den offenen Antheren abgestreift (Abb. 5 bzw. 1), dabei sind Tarsen und Schienen involviert und z. T. erscheinen dabei auch Antheren zwischen Schiene und Schenkel wie eingeklemmt. Es gibt keinerlei Anzeichen für Pollensammeln aus den Antheren mittels der Mandibel. Weiters wird niemals

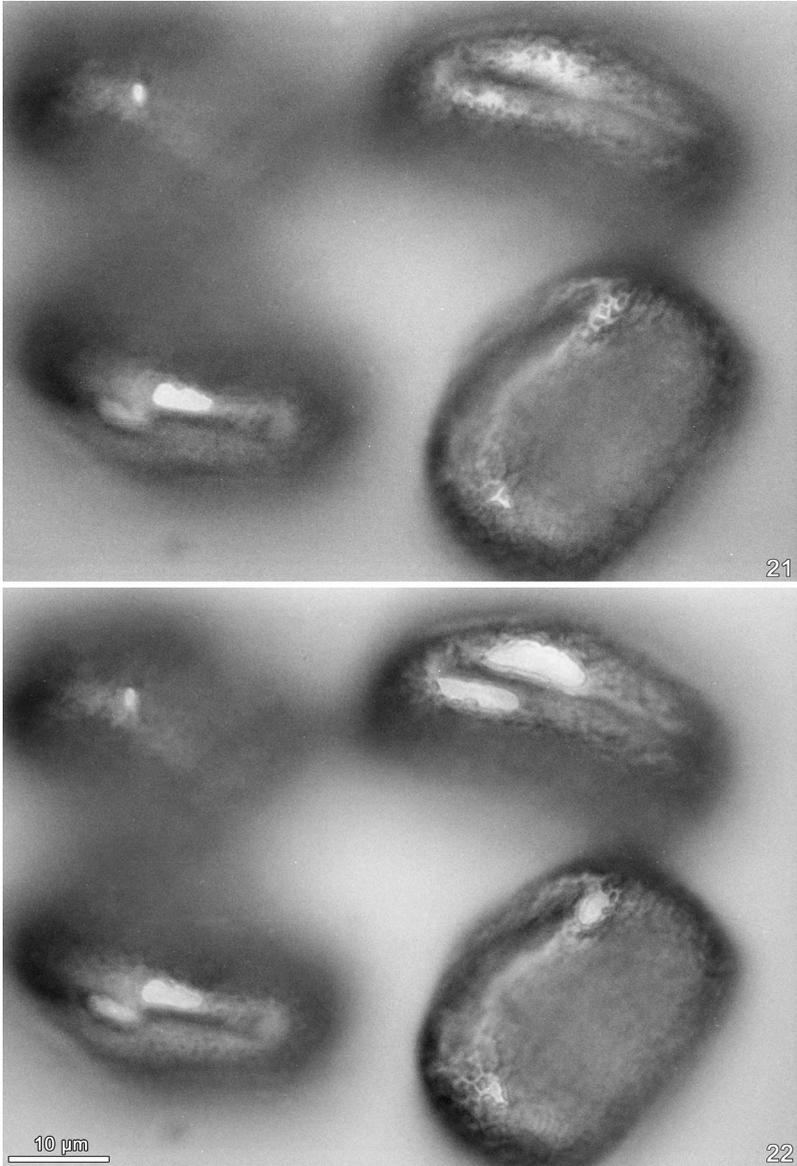


Abb. 21–22: Frischer Pollen von *Hedera helix*. Vier Pollenkörner in Luft an der Unterseite eines Deckglases hängend. – Abb. 21. Mit kleinen, von Pollenkitt gebildeten Kontakthöfen am Deckglas. Unmittelbar nach der Herstellung des Präparates fotografiert. Die geringe Pollenkittmenge ist diejenige, die im Moment des Bestäubungsvorganges zur Verfügung steht. – Abb. 22. Dieselben vier Pollenkörner wie in Abb. 19, ca. einen Monat später fotografiert. Bei den beiden rechten Pollenkörnern ist in der Zwischenzeit zusätzlicher Pollenkitt aus der Exine ausgetreten, sodass die Kontakthöfe deutlich größer geworden sind. – Fotos: H. TEPPNER.
 Fresh pollen of *Hedera helix*. Four pollen grains in air, hanging on the lower side of a cover slip. – Fig. 21. The pollenkitt forms small contact plaques on the cover slip. Photographed immediately after the preparation. The small amount of pollenkitt is the only one available in the moment of pollination. – Fig. 22. The same four pollen grains as in Fig. 19, c. one month later. In the two right grains additional pollenkitt extruded from the exine, so, in the meantime, the contact plaques distinctly increased. – Photos: H. TEPPNER.

Vibration eingesetzt, auch nicht an Antheren, die erst am Beginn des Öffnens stehen (aus denen durch Abstreifen kein Pollen zu gewinnen ist). Während des Blütenbesuches wird von Zeit zu Zeit der Pollen – asynchron oder synchron auf beiden Körperseiten – durch ein- bis mehrfaches „schleifen“ der Vorderbeine an den Mittelbeinen und der Mittelbeine an den Vorderseiten der Hinterbeine an diese weitergegeben (Abb. 4–6) (alles bei zueinander gewinkelten Schienen und Schenkeln). Was das „Putzen“ des Körpers betrifft, werden relativ am häufigsten die Fühler mittels der Vorderbeine abgestreift (Abb. 3), dann folgen die Seiten, die Vorderseite und die Unterseite des Kopfes (vgl. JANDER 1976: 183 li.). Viel seltener sieht man, wie von den etwas seitlich am Körper gehaltenen Flügeln Pollen mittels des gestreckten Hinterbeines abgestreift wird (Typ 1 der Reinigungsbewegungen bei JANDER & JANDER 1978: 654–655). Während stundenlanger Beobachtungen war nur einmal zu sehen, wie mit dem gestreckten Hinterbein die zugehörige Hälfte der Abdomen-Oberseite abgestreift wurde. Das bei vielen anderen Bienen (inkl. aller Colletidae) vielfach übliche Putzen der Thorax-Oberseite durch die Mittelbeine (JANDER 1976: 183 re.) wurde während des Blütenbesuches überhaupt nicht beobachtet, auch wenn sie voll Pollen war. Setzen sich Männchen zum Putzen nieder, ist das volle Spektrum der Bewegungen, inkl. des Streifens der Mittelbeine über die Thorax-Oberseite, zu sehen.

Schwieriger interpretierbar sind die übrigen Aktivitäten der Hinterbeine. Wetzen ein ± gestrecktes Hinterbein oder beide gleichzeitig an der Unterseite des Abdomens, so wird dies wohl der Übernahme des Pollens durch das/die Bein(e) dienen, denn die zunächst geschlossen gelbe Unterseite erscheint nach dieser Aktion sauber. Reiben, bei gewinkelttem Bein, Schiene oder Schiene plus Schenkel an der Unterseite, könnte dies vielleicht demselben Zweck dienen. Beim Aneinanderreiben der gestreckten Beine bei überkreuzten Tarsen und meist leicht angehobenem Abdomen könnte man an das Festigen der Pollenladung denken; Reinigung spielt dabei aber auch eine Rolle, weil es von Pollenverlust über die Tarsen begleitet ist (Abb. 7). Gelegentlich wurden Weibchen beobachtet, die, auf einem Blatt sitzend, sich der gesamten Pollenmenge auf den Hinterbeinen entledigten. Sollte zu diesem Zeitpunkt nur Bedarf nach Nektar bestanden haben? (Vgl. THORP 2000: 14–15 und NEFF & SIMPSON 1997: 106). Bei dem hohen Flüssigkeitsanteil an der Larvennahrung bei *Colletes* (z. B. WESTRICH 1989: 131–134; *Crawfordapis*: WUELLNER & JANG 1996) wäre das durchaus plausibel; nicht die Pollenmenge sondern der Nektar scheint hier der limitierende Faktor zu sein. Die zweite Möglichkeit, nämlich das Verwerfen nicht passenden Pollens (wie z. B. Malvenpollen durch *Apis mellifera*) scheidet hier aus.

Am Besten ist das Pollensammeln gegen die bzw. ab der Tagesmitte zu beobachten, wenn die meisten der an diesem Tage geöffneten Blüten den Pollen präsentieren. Die Hauptmenge des Pollens findet sich in der femoralen Corbicula, weiters in der Scopa auf den Schenkeln, kleiner ist naturgemäß die Menge in der Scopa des Trochanter; etwas Pollen hängt auch im Haarkleid am basalen Tarsenglied, von wo er vermutlich meist erst im Nest entfernt wird (vergl. Abschnitt 3.2).

Die Nektarsekretion hält in den fruchtbringenden Blüten lange an, sie findet auch postfloral, wenn Kronblätter und Stamina abgefallen und die Narben gebräunt sind, statt. Rein visuell hat man den Eindruck, dass um diese Zeit z. T. größere Nektarmengen vorhanden sind, als floral. Auch in dieser Phase werden die Blüten von *Colletes* viel besucht, wobei natürlich nur Nektar gesammelt werden kann.

Die Männchen halten sich zunächst wohl mehr an den Nistplätzen auf (eigene Beobachtungen und SCHMIDT-EGGER 1997, RATHJEN 1998, BISCHOFF & al. 2005: 30, Anonym 2009) als am Efeu; es patrouillieren aber doch immer wieder Männchen am blühenden Efeu, sitzen kurz auf Blättern und trinken gelegentlich auch, an einigen Blüten hintereinander, Nektar – vor allem am Morgen, am Beginn der Aktivitäten. Mit dem Fortschreiten der Jahreszeit, etwa ab dem 5. 10. 2009, nahmen die Zahl der Männchen und die Verweildauer auf den Blüten zum Nektartrinken deutlich zu.

Am Nistplatz am Rande des Schloßberg-Plateaus umfasste die Aggregation an einem kleinen, ca. 50 cm hohen Erdabbruch ca. 250 Nester. Weibchen und Männchen balgten sich bei den Kopulationsversuchen – wie in der Literatur beschrieben – am Boden an und zwischen den Nestingängen und flogen reichlich um den Nistplatz. Entlang des an der SW-Seite des Schloßberges liegenden Kriegssteiges und in geringerem Maße entlang des Jubiläumssteiges waren mehrfach kleine Nestaggregationen vorhanden.

3.5 Die Gilde der Efeublütennutzer

Die Diversität in der Blütennutzung ist groß, selbst die Spanische Wegschnecke wurde ca. 3 m über dem Boden beim Fressen von Efeublüten beobachtet. All das war nicht Gegenstand dieser Studie. Es ging nur darum, den Teil der Gilde, der Nektar und Pollen nutzt, also die Begleiter bzw. Konkurrenten von *C. hederæ* auf den Blüten wenigstens teilweise zu erfassen. Leider sind dem Botaniker von der Zeit, dem Sammelgerät und der taxonomischen Kenntnis her, Grenzen gesetzt. Was die Anzahl der Arten betrifft, ging die Vielfalt etwa ab Ende September, ganz besonders im Oktober, schrittweise zurück. Nach einer Kältewelle Mitte Oktober gab es nur mehr Schwebfliegen (fast ausschließlich *Eristalis*-Arten) und wenige *Vespula*-Arbeiterinnen. Mit einer Erwärmung um den 26. Oktober nahm zwar die Artenzahl der Schwebfliegen wieder etwas zu, aber *Apis* und *Colletes* erschienen nicht wieder. Warme Tagen Mitte November 2009 (Morgentemperaturen nahe 0 °C, mittags bis 14–16 °C) brachten neuerlich einen Anstieg der Schwebfliegen und sogar einige *Vespula*-Arbeiterinnen als Blütenbesucher, aber weder *Apis* noch *Colletes*.

Nachstehende Taxa-Namen ohne Angabe eines Determinators wurden vom Erstauteur ermittelt.

3.5.1 Die häufigsten Begleiter von *Colletes hederæ*

Um die Anzahl der häufigsten Blütenbesucher im Vergleich zu *Colletes* annähernd abschätzen zu können, wurden am ca. 17 m langen Efeubestand an der Mauer im Botanischen Garten auf gedachten Flächen von ca. 50×50 cm Seitenlänge, die dicht mit Blütenständen besetzt waren, die Blütenbesucher gezählt, oder besser gesagt geschätzt, denn genaue Zählungen sind bei der hohen Vagilität nicht möglich. Zwischen 25. 9. und 5. 10. 2009 wurden an fünf Tagen, insgesamt 11 Mal, zu Zeitpunkten, zu denen *Colletes*-Weibchen sammelten, die gleichzeitig vorhandenen Besucher gezählt. Es wurde versucht, die Zählungen möglichst rasch durchzuführen, sodass sie einer Momentaufnahme, ähnlich einem Foto, gleichkommen. Dadurch sollte das Mehrfachzählen von Individuen möglichst vermieden werden. Es ergaben sich folgende Stückzahlen und Mittelwerte (gerundet) (Tab. 1).

Tab. 1: Relative Häufigkeit von *Colletes*, *Apis*, Syrphidae und *Vespula*: Stückzahlen (Spalte 2) und Mittelwert (Spalte 3) (Näheres im Text).

Relative frequency of *Colletes*, *Apis*, Syrphidae and *Vespula*: numbers (column 2) and mean value (column 3) (see text).

<i>Apis mellifera</i> (Arbeiterinnen)	2–17	9
Schwebfliegen insgesamt	2–10	5
<i>Vespula</i> sp. (Arbeiterinnen)	1–5	3
<i>Colletes hederæ</i>	1–4	2

Apis mellifera, Arbeiterinnen, sammeln Pollen und Nektar.

Syrphidae (Schwebfliegen) fressen Pollen und Nektar. Mit Abstand am häufigsten waren *Eristalis*-Arten. Eine weitere Differenzierung hinsichtlich Häufigkeit war nicht mög-

lich. Die kleinen Arten sind in der Aufsammlung (siehe folgende Liste) sicher unterrepräsentiert. Die Determinationen der Belege verdanken wir P. VOGTENHUBER:

<i>Episyrphus balteatus</i>	<i>Melanostoma scalare</i>
<i>Eristalis arbustorum</i>	<i>Myathropa florea</i>
<i>Eristalis nemorum</i>	<i>Neoascia podagrica</i>
<i>Eristalis pertinax</i>	<i>Scaeva pyrastris</i> [ohne Beleg]
<i>Eristalis tenax</i>	<i>Sericomyia silentis</i>
<i>Helophilus trivittatus</i>	<i>Syritta pipiens</i>
<i>Melanostoma mellinum</i>	<i>Syrphus ribesii</i>

Andere Fliegen sind ebenfalls sehr häufig, auch wenn sie in der Individuenzahl hinter den Schwebfliegen zurückstehen. Die Dokumentation durch Belege erfolgte weniger konsequent als bei den Schwebfliegen. Die Determinationen der Belege hat ebenfalls P. VOGTENHUBER beigetragen.

<i>Brachyglossum calceatum</i> (Conopidae)	Calliphoridae gen. spec. [ohne Beleg]
<i>Drosophila</i> spec. (Drosophilidae) [ohne Beleg]	Ephydridae gen. spec.
<i>Mesembrina mystacea</i> (Muscidae)	Lauxaniidae gen. spec.
<i>Scatophaga stercoraria</i> (Scatophagidae)	Sarcophagidae gen. spec.
Anthomyiidae gen. spec.	Tachinidae gen. spec.
Bibionidae gen. spec.	

Vespula vulgaris (Hymenoptera-Vespidae), Arbeiterinnen, die einerseits Honigbienen und Schwebfliegen jagen, vor allem aber Nektar trinken. Am Ende des Beobachtungszeitraumes auch Männchen. Keine Königin gesehen. Det. J. GUSENLEITNER.

Vespula germanica (Hymenoptera-Vespidae), Arbeiterinnen, det. J. GUSENLEITNER. Ameisen in wechselnder Häufigkeit an floralem und noch mehr an postfloralem Nektar.

3.5.2 Mehrfach beobachtet

Hylaeus communis (Colletidae) Weibchen, det. M. SCHWARZ. Nach *Colletes hederæ* wohl die häufigste Bienenart, allerdings wegen der Unscheinbarkeit, des unstillen Fluges und nur kurzer Aufenthalte auf den Blüten, schwer zu sehen.

Vespa crabro (Hymenoptera-Vespidae) (Hornisse). Zunächst Arbeiterinnen, die Honigbienen jagen und nur sporadisch kurz Nektar trinken, später Männchen, die ganztägig Nektar saugen.

Cetonia aurata (Coleoptera-Scarabaeidae) (Rosenkäfer) tagelang Pollen fressend.

Vanessa atalanta (Lepidoptera-Nymphalidae) (Admiral) tagelang an derselben Pflanze Nektar trinkend.

3.5.3 Einzelbeobachtungen

Halictus simplex (Halictidae), Weibchen, det. M. SCHWARZ.

Andrena subopaca (Andrenidae), Weibchen, det. F. GUSENLEITNER. Trinkt postfloralen Nektar.

Andrena haemorrhoa (Andrenidae), Weibchen, rev. F. GUSENLEITNER. Trinkt postfloralen Nektar.

Bombus pascuorum (Apidae) (Ackerhummel).

Ancistrocerus trifasciatus subsp. *trifasciatus* (Hymenoptera-Vespidae), Weibchen, det. J. GUSENLEITNER.

Eumenes coronatus subsp. *coronatus* (Hymenoptera-Vespidae), Weibchen, det. J. GUSENLEITNER.

Ectemnius ruficornis (Hymenoptera-Sphecidae), Weibchen, det. J. GUSENLEITNER.

Isodontia mexicana (Hymenoptera-Sphécididae) (Mexikanische Graswespe), Weibchen, rev. J. GUSENLEITNER.
Psenulus fuscipennis (Hymenoptera-Sphécididae), Weibchen, det. J. GUSENLEITNER.
Ichneumonidae gen. spec. (Hymenoptera).
Trichodes apiarius (Coleoptera-Cleridae) (Bienenwolf).
Harmonia axyridis (Coleoptera-Coccinellidae) (Asiatischer Marienkäfer).
Inachis io (Lepidoptera-Nymphalidae) (Tagpfauenauge).

3.5.4 Anmerkung

Trotz des Stichproben-Charakters der eigenen Beobachtungen enthält obige Liste der Efeublütenbesucher inkl. der Indeterminata insgesamt immerhin 47 Arten, darunter 25 Fliegen einschließlich 14 Schwebfliegen. Die umfangreiche Liste in METCALFE 2005: 641–642, nach Literatur (u. a. KNUTH 1898, in dem irrtümlich 14 der von MÜLLER 1879 erwähnten Arten fehlen) und unveröffentlichten Beobachtungen in England zusammengestellt, enthält 67 Arten, darunter 54 Fliegen, davon wieder 23 Schwebfliegen; Käfer sind keine enthalten. MÜLLER 1879: 31–32 listet 17 Arten, KNUTH 1892: 263 nur drei Arten. VEZZA & al. 2006: 524 nennen nur pauschal Honigbiene und Dipteren als häufige Besucher. Den meisten Angaben sind die Häufigkeit von *Apis*, das Vorherrschen von Syrphiden und anderen Fliegen hinsichtlich Artenzahl, die Häufigkeit von *Vespula*-Arbeiterinnen, sowie das Nektartrinken von als Imago überwinternden Tagfaltern gemeinsam. Käfer werden hier erstmals genannt.

4. Diskussion

4.1 Taxonomie, Merkmale, Faunistik

Innerhalb *Colletes* gehört *C. hederæ* in die ca. neun Arten umfassende *C. succinctus*-Gruppe (KUHLMANN 2000: 183–184), ebenso wie *C. halophilus* VERHOFF 1944 und *C. succinctus* (LINNAEUS 1758), mit denen die Art bis 1993 verengt worden ist. KUHLMANN & al. 2007 weisen mit Hilfe molekularer Methoden die Artberechtigung der drei genannten nach und gehen von sehr junger Artbildung aus. Die bisher gefundenen, geringfügigen Unterschiede gewinnen durch die molekularen Befunde an Gewicht.

Aufgrund der seinerzeitigen Recherchen des Erstautors kann es als sicher gelten, dass es *C. hederæ* in der zweiten Hälfte der 90er-Jahre und in den ersten Jahren ab 2000 in Graz nicht gegeben hat. Auch in SCHWARZ & al. 1996: 289 und BISCHOFF & al. 2005 sind noch keine Angaben aus Österreich verzeichnet. Die Erstfunde in Österreich (Wien, 2006) und Funde in Niederösterreich 2008 werden von MAZZUCCO & HÖLZLER 2010 mitgeteilt. Im Jahr des Erstfundes im Bereich des Schloßberges in Graz (2008) war die Nachsuche an mehreren anderen Stellen in Graz, im Bezirk Graz-Umgebung und im Südosten der Steiermark (Klöch, Radkersburg, Spielfeld) vergeblich. Die oben mitgeteilten Funde aus 2009 lassen den Schluss zu, dass *C. hederæ* nun in ganz Graz häufig ist. Da bereits im Jahr des Erstfundes 2008 neben den Weibchen auch Männchen angetroffen wurden, können die 2008 fliegenden Weibchen keinesfalls die primär eingewanderten, die die neuen Populationen begründet haben, sein. Es müssen zumindest 2007 schon Nester vorhanden gewesen sein, aus denen im Folgejahr auch Männchen schlüpfen konnten. Wollte man spekulieren, dass bis zu einer Besiedlungsdichte wie 2009, die fast überall das Finden auf Anhieb erlaubt – Graz hat immerhin 127 km² – zumindest ein weiteres Jahr Vorlauf nötig gewesen sein könnte, käme man auf 2006 oder 2007 als spätest mögliche Zeitpunkte für die Erstansiedlung. (Unsere Annahme dieser relativ kurzen Vorlaufzeit ergibt sich aus der raschen Etablierung von individuenreichen Populationen, wie sie in den letzten Jahren im Westen Deutschlands beschrieben worden ist. MAZZUCCO & HÖLZLER 2010 rechnen mit einer Ansiedlung 2–3

Jahre vor der Entdeckung). Das wäre ungefähr der Zeitrahmen, in dem die Erstfunde in Österreich liegen und in dem in Deutschland Ausbreitung und gebietsweise Massenansiedlungen beobachtet worden sind (SCHMIDT-EGGER 1997, HERRMANN 2007, FROMMER 2008, WESTRICH 2009; in WESTRICH 1996 und BISCHOFF & al. 2005 ist noch nicht von Massenausbreitung die Rede). Bemerkenswerterweise wurden dort in den allerletzten Jahren vielfach Sandkästen auf Kinderspielflächen von *C. hederæ* für das Anlegen von Nestaggregationen auserkoren (z. B. HERRMANN 2007, WESTRICH 2009).

Eine rasche, flächendeckende Erhebung der Verbreitung wäre dringend nötig, um den Status quo festzuhalten und eine Basis für das Verfolgen der weiteren Ausbreitung zu haben. Vielleicht ließen sich dann auch Gründe für die gegenwärtig geradezu explosionsartige Ausbreitung von *C. hederæ* finden. Auf Steiermark bezogen ist es wohl am sinnvollsten, allfällige Funde an die Abteilung Zoologie des Joanneums zu melden.

Die inzwischen bekannt gewordene Gesamtverbreitung umfasst große Teil West- und Südeuropas (vgl. die Karten in BISCHOFF & al. 2005, HERRMANN 2007, KUHLMANN & al. 2007, VERECKEN & al. 2009), wobei das Areal von *Hedera helix* bei weitem nicht abgedeckt ist.

4.2 Biologie von *Colletes hederæ*

Wenn Efeu zur Verfügung steht, sammeln die Weibchen Pollen nur davon. Sie sind aber insofern flexibel, als sie, wenn sie vor der Efeublüte erscheinen, auch andere Pollenquellen wie z. B. *Solidago canadensis* und *S. gigantea*, *Melilotus albus* und *Colchicum autumnale* nutzen können (z. B. WESTRICH 2008, MÜLLER & KUHLMANN 2008: 726, FROMMER 2008: 60, GOGALA ca. 2008). Vor der Efeublüte müssen sich die Männchen zur Eigenversorgung auch an andere Blüten halten. Beim Pollensammeln auf Efeu fallen die geringe Rolle, die das Putzen der Körperoberseite dabei spielt (von Fühlern und Kopf allenfalls abgesehen) und das völlige Fehlen von Vibration, auch bei geschlossenen Antheren, auf. An sich sind Colletidae ja zum Vibrationssammeln (Zusammenfassung von Terminologie und Mechanik: TEPPNER 2005: 219, 228–229) befähigt (SMITH & KNAPP 2002: *Colletes* spec. an *Solanum*-Arten, LINSLEY 1962: *Priloglossa arizonensis* an *Solanum elaeagnifolium*, RICK 1950: 118: *Lonchopria* spec. an *Solanum lycopersicum*, TEPPNER 1993, 2005: *Hylaeus gibbus* an *Solanum lycopersicum*, JACOBI 2009: *Anthoglossa nigrocincta* an *Eremaea* cf. *beaufortoides*, Myrtaceae). Möglicherweise gelangt im Zuge des schier endlosen Nektartupfens mehr als genug Pollen an die Beine und die Bauchseite, sodass zusätzliche Aktivitäten nicht nötig sind. Auf der anderen Seite ist es auch überraschend, dass die für die Pollenernte auf *Solanum* und *Saracha* spezialisierte *Chilicola ashmeadi* selbst an diesen, von vielen anderen Bienen durch Vibrationssammeln ausgebeuteten Blüten nicht vibriert: die Antheren werden mittels der Beine und Mandibeln gehalten und die Vordertarsen holen den Pollen durch Pore oder Längsspalt aus den Antheren (EICKWORT 1967: 45–47).

Die tägliche Aktivitätszeit wird von WESTRICH 2008 mit 5–7 Stunden, von BISCHOFF & al. 2005 mit 8 Stunden angegeben. Bei uns waren es an schönen Tagen im September an den Blüten etwas über 7 Stunden.

Über die übrigen Belange der Biologie von *Colletes hederæ* vgl. z. B. BISCHOFF & al. 2005 und WESTRICH 2008, 2009.

4.3 Anthese von *Hedera helix*

Sehr knappe Angaben zur Anthese von *Hedera helix* finden sich in der Literatur an vielen Stellen, für blütenökologische Belange ausreichende Beschreibungen fehlen jedoch. MARTEL 1908 berichtet in erster Linie über Leitbündelverlauf und Harzgänge, nicht über blütenbiologisch relevante Merkmale. In der älteren Literatur berichten v. a. MÜLLER

1879: 31–32, KNUTH 1892: 267 und HEINECK 1908 über eigene Beobachtungen, in der neueren gehen VEZZA & al. 2006 auf Details ein. Insbesondere über die Frage, ob die Blüten proterandrisch (DELPINO 1874: 161, KNUTH 1892: 267, 1898: 516, TOBLER 1912:29), homogam (MÜLLER 1879: 31, KIRCHNER 1888: 398) oder protogyn (HEINECK 1908, VEZZA & al. 2006) seien, gingen die Meinungen sehr auseinander. TOBLER 1912: 29 nennt „etwa 1 Woche“, VEZZA & al. 2006: 520 geben eine Lebensdauer der Blüten von 10(!) Tagen an. VEZZA & al. 2006: 520, 521 rechnen mit der Belegungsfähigkeit der Narben ab dem Öffnen der Blüten und einer Andauer von vier Tagen; mit dem Antherenöffnen am 2. und 3. Tag ergäbe sich deutliche Protogynie; weiters sollen die Pollenpräsentation inkl. Tag 8 andauern und die Antheren [gemeint Stamina] ab dem 9. Tag abfallen. Leider steht dies in starkem Widerspruch zu den eigenen Beobachtungen.

An der Tatsache, dass das männliche Stadium im Normalfall – zumindest bei trockenem Wetter – am ersten Anthesetag beginnt, führt kein Weg vorbei. Meist wird der Pollen so schnell entleert, dass es auch am ersten Tag schon wieder zu Ende ist. Wenn die Narben tatsächlich mit dem Blütenöffnen rezeptiv sein sollten, ergibt sich in den Zwitterblüten bis zum Öffnen der Antheren ein weibliches Stadium von maximal wenigen Stunden und damit, streng genommen, tatsächlich Protogynie; darauf folgt eine homogame Phase, bis am Nachmittag oder Abend die Antheren meist entleert sind und die Zwitterblüten damit in eine meist dreitägige, weitere weibliche Phase eintreten. Öffnen sich die Antheren schon in der Knospe, entfällt Protogynie natürlich ganz. Ab dem 2. Tag stehen Stamina mit leeren (oder allenfalls weitgehend leeren) Antheren in der Blüte, bis sie in unserem Material ab dem 5. bis 6. Tag abfallen, das wäre also bald nach dem von VEZZA & al. 2006 angegebenen Ende der Rezeptivität der Narben. Im Verhalten der Antheren gibt es zwischen männlichen Blüten und Zwitterblüten keinen Unterschied.

An die Nektarpolsterfarben lassen sich im Gegensatz zu VEZZA & al. 2006 bei uns keine Blühphasen knüpfen, da Blütenstände mit am Anthesebeginn grünen oder braunen Nektarpolstern schon im September nebeneinander vorkommen, ebenso wie anfangs grüne Nektarpolster, die sich postanthetisch braun umfärben und braun marmorierte Nektarpolster, die so bleiben; auch im Oktober kommen noch grüne Nektarpolster vor.

Details der Nektarpolster mit aus Spaltöffnungen ausgeschiedenen Nektartropfen, darunter liegenden Kammern und dem Nektar sezernierenden subepidermalen Parenchym sind in VEZZA & al. 2006: Fig. 2 D–F gut dargestellt; postfloraler Nektar kommt in der zitierten Arbeit allerdings nicht vor. Blüten mit unterschiedlicher Ovaentwicklung sind nicht erwähnt, es bleibt also unklar, welcher der beiden Blütentypen untersucht worden ist. Die Phase der postfloralen Nektarsekretion ist in der Literatur offenbar öfters als weibliche Phase gedeutet worden.

Bei den vielen Unsicherheiten, Kenntnislücken und Widersprüchen wäre es dringend nötig, die gesamte Anthese von *Hedera helix*, unter Berücksichtigung beider Blütentypen, sorgfältig und komplett nachzuuntersuchen.

Dank

Den Autorinnen bzw. Autoren Jennifer H. JACOBS, Michael KUHLMANN, Ettore PACINI und Paul WESTRICH gilt herzlicher Dank für das Übersenden von Files ihrer Publikationen. Karl MAZZUCCO danken wir für Vorabinformationen aus MAZZUCCO & HÖLZLER 2010, U. HAUSL-HOFSTÄTTER dankt ihm auch für die Revision ihrer Exemplare von *Colletes hederæ*. Frau Susanne RENNER übermittelte eine Seite aus KIRCHNER 1888. Ganz besonderer Dank von H. TEPPNER gilt den Determinatoren Peter VOGTENHUBER (Syrphidae und andere Fliegen), Josef GUSENLEITNER (Vespidae und Sphecidae), Fritz GUSENLEITNER (*Andrena*; Organisation der Determinationen) und Maximilian SCHWARZ (übrige Bienen). Großen Dank schulden wir auch Frau Edith STABENTHEINER für das

Herstellen der REM-Photos. Wolfgang SCHUEHLY überprüfte die englischen Textstellen. Weiters dankt H. T. den Laboranten Herbert KOLLER und Peter KOSNIK für verschiedene technische Hilfe. Schließlich gilt, nicht zuletzt, unser Dank auch Frau Erika TEPPNER für die unermüdlichen Schreiarbeiten am PC.

Literatur

- Anonym ca. 2008. Seidenbienen: *Colletes hederæ*. – In: Wildbienen <<http://www.wildbienen.de/ebchede.htm>> [September 2009].
- Anonym 2009: *Colletes hederæ* SCHMIDT and WESTRICH, 1993. – In: Discover life <<http://www.discoverlife.org/mp/20q?search=Colletes+hederæ>> [September 2009].
- AMIET F. 1996: Hymenoptera. Apidae, 1. Teil. Allgemeiner Teil, Gattungsschlüssel, Die Gattungen *Apis*, *Bombus* und *Psithyrus*. – In: Insecta helvetica. Fauna 12. – Schweizer Entomol. Gesellschaft.
- AMIET F., MÜLLER A. & NEUMEYER R. 1999: Apidae 2. – In: Fauna helvetica 4. – SZKF, SEG, Neuchâtel.
- BISCHOFF I., ECKELT E. & KUHLMANN M. 2005: On the biology of the Ivy-bee *Colletes hederæ* SCHMIDT & WESTRICH, 1993 (Hymenoptera, Apidae). – Bonner zoologische Beiträge 53(1–2): 27–36.
- BOTTEMA S. 2001: A note on the pollen representation of ivy (*Hedera helix* L.). – Review of Palaeobotany and Palynology 117: 159–166.
- DELPINO F. 1874/75: Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. Articolo IV. – Delle piante zoidiofile. – Atti della Società italiana di Scienze naturali 16: 151–349, 17: 266–407. [Separat paginierter Sonderdruck, 351 Seiten].
- DIERSCHKE H. 2005: Zur Lebensweise, Ausbreitung und aktuellen Verbreitung von *Hedera helix*, einer ungewöhnlichen Pflanze unserer Flora und Vegetation. – Hoppea (Regensburg) 66: 187–206.
- EICKWORT G. C. 1967: Aspects of the biology of *Chilicola ashmeadi* in Costa Rica (Hymenoptera: Colletidae). – Journal of the Kansas entomological Society 40(1): 42–73.
- ERBAR C. & LEINS P. 1988: Blütenentwicklungsgeschichtliche Studien an *Aralia* und *Hedera* (Araliaceae). – Flora 180(5–6): 391–406.
- FROMMER U. 2008: Grundlagen der Ausbreitung und aktuellen nördlichen Verbreitung der Efeu-Seidenbiene *Colletes hederæ* SCHMIDT & WESTRICH, 1993 in Deutschland (Hymenoptera: Apidae). – Mitteilungen des internationalen entomologischen Vereins (Frankfurt a. M.) 33(1–2): 59–74.
- GOGALA A. ca. 2008: *Colletes hederæ* SCHMIDT & WESTRICH, 1993. – In: Wild bee photo gallery <<http://www2.pms-lj.si/andrej/colhed.htm>> [September 2009].
- HEINECK [Otto] 1908: Verlauf des Blütenlebens bei *Hedera helix*. – Naturwissenschaftliche Wochenschrift 23 (neue Folge 7) (39): 620–622. [Referat in Just's bot. Jahresber. 36(2): 571–572, 1908].
- HERRMANN M. 2007: Ausbreitungswelle der Efeu-Seidenbiene (*Colletes hederæ*) in Baden-Württemberg (Hymenoptera, Apidae) und die Erschließung eines ungewöhnlichen Nisthabitates. – Mitteilungen des entomologischen Vereins Stuttgart 42: 96–98.
- JACOBI B. 2009: *Anthoglossa* cf. *callander* (COCKERELL, 1915) and *A. nigrocincta* (COCKERELL, 1914) in Western Australia (Hymenoptera, Colletidae, Paracolletinae). – Bembix 28: 28–40.
- JACOBS J. H., CLARK S. J., DENHOLM I., GOULSON D., STOATE C. & OSBORNE J. L. 2009: Pollination biology of fruit-bearing hedgerow plants and the role of flower-visiting insects in fruit-set. – Annals of Botany 104(7): 1397–1404.
- JANDER R. 1976: Grooming and pollen manipulation in bees (Apoidea): the nature and evolution of movements involving the foreleg. – Physiological Entomology 1: 179–194.
- JANDER R. & JANDER U. 1978: Wing grooming in bees (Apoidea) and the evolution of wing grooming in insects. – Journal of the Kansas entomological Society 51(4): 653–665.
- JUHÁSZ G. D. & BART E. 1972: Angaben zur Entwicklungsmorphologie des Blütenstandes von *Hedera helix* L. – Annales Universitatis Scientiarum budapestinensis de Rolando Eötvös nominatae, Sect. Biol. 14: 119–126.
- KIRCHNER O. 1888: Flora von Stuttgart und Umgebung (Ludwigsburg, Waiblingen, Esslingen, Nürtingen, Leonberg, ein Teil des Schönbuches etc.) mit besonderer Berücksichtigung der pflanzenbiologischen Verhältnisse. – Ulmer, Stuttgart.
- KNUTH P. 1892: Blütenbiologische Herbstbeobachtungen. – Botanisches Centralblatt 49(8): 232–236, (9): 263–267, (10–11) 299–303, (12): 360–367.
- KNUTH P. 1898: Handbuch der Blütenbiologie unter Zugrundlegung von Hermann MÜLLERS Werk: „Die Befruchtung der Blumen durch Insekten“. II. Band: Die bisher in Europa und im arktischen Gebiet gemachten blütenbiologischen Beobachtungen. 1. Teil: Ranunculaceae bis Compositae. – Engelmann, Leipzig.

- KUHLMANN M. 2000: Katalog der paläarktischen Arten der Bienengattung *Colletes* LATR., mit Lectotypfestlegungen, neuer Synonymie und der Beschreibung von zwei neuen Arten (Hymenoptera: Apidae: Colletinae). – Linzer Biologische Beiträge 32(1): 155–193.
- KUHLMANN M., ELSE G. R., DAWSON A. & QUITCKE D. L. J. 2007: Molecular, biogeographical and phenological evidence for the existence of three western European sibling species in the *Colletes succinctus* group (Hymenoptera: Apidae). – Organisms, Diversity & Evolution 7: 155–165.
- LINSLEY E. G. 1962: The colletid *Priloglossa arizonensis* TIMBERLAKE, a matinal pollinator of *Solanum*. – Pan-Pacific Entomologist 39(1): 1–18.
- MARTEL E. 1908: Contribuzione all'anatomia del flore dell' "*Hedera helix*", dell' "*Aralia sieboldii*" e del "*Cornus sanguinea*". – Memorie della reale Accademia delle Scienze di Torino, ser. 2, 58: 561–579, mit einer Faltafel. <<http://www.biodiversitylibrary.org/item29726>>.
- MAZZUCCO K. & HÖLZLER G. 2010: Drei für Österreich neue Bienenarten. – Linzer biologische Beiträge (im Druck).
- METCALFE D. J. 2005: *Hedera helix* L. – In: Biological flora of the British Isles. – Journal of Ecology 93: 632–648.
- MICHENER C. D. 1999: The corbiculae of bees. – Apidologie 30: 67–74.
- MICHENER C. D. 2000: The bees of the world. – The John Hopkins University Press, Baltimore and London.
- MÜLLER A. & KUHLMANN M. 2008: Pollen hosts of western palaeartic bees of the genus *Colletes* (Hymenoptera: Colletidae): the Asteraceae paradox. – Biological Journal of the Linnean Society 95: 719–733.
- MÜLLER H. 1879: Weitere Beobachtungen über Befruchtung der Blumen durch Insekten. I. – Verhandlungen des naturhistorischen Vereins der preussischen Rheinlande und Westfalens 35, 4. Folge, 5. [Sonderdruck mit separater Paginierung, 1–59, mit Tafel VI].
- NEFF J. L. & SIMPSON B. B. 1997: Nesting and foraging behavior of *Andrena (Callandrena) rudbeckiae* ROBERTSON (Hymenoptera: Apoidea: Andrenidae) in Texas. – Journal of the Kansas entomological Society 7(2): 100–113.
- ORTIZ-SÁNCHEZ F. J., ORNOSA C. & KUHLMANN M. 2004: Claves de identificación para las especies ibéricas del género *Colletes* LATREILLE, 1802 (Hymenoptera, Colletidae). – Zoologica baetica (Granada) 15: 3–38.
- RATHJEN H. 1998: *Colletes hederæ* SCHMIDT & WESTRICH – eine neue Solitärbiene für Spanien. – Bembix 11: 32–33.
- RICK C. M. 1950: Pollination relations of *Lycopersicon esculentum* in native and foreign regions. – Evolution 4: 110–112.
- SCHMID-EGGER C. 1997: Massenaufreten von *Colletes hederæ* SCHMIDT & WESTRICH. – Bembix 9: 16–17.
- SCHMIDT K. & WESTRICH P. 1993: *Colletes hederæ* n. sp., eine bisher unerkannte, auf Efeu (*Hedera*) spezialisierte Biene (Hymenoptera: Apoidea). – Entomologische Zeitschrift (Essen) 103(6): 89–93.
- SCHWARZ M., GUSENLEITNER F., WESTRICH P. & DATHE H. H. 1996: Katalog der Bienen Österreichs, Deutschlands und der Schweiz (Hymenoptera, Apidae). – Entomofauna (Ansfelden), Supplement 8: III+1–398.
- SIGMOND H. 1929: Über das Aufblühen von *Hedera helix* L. und die Beeinflussung dieses Vorganges durch das Licht. – Beihefte zum botanischen Centralblatt, Abt. I, 46(1): 68–92.
- SIGMOND H. 1931: Die Ablösung der Blütenhüllblätter bei *Hedera helix* L. und *Parthenocissus quinquefolia* (L.) PLANCH. Untersuchungen über Trennungsgewebe II. – Beihefte zum botanischen Centralblatt, Abt. I, 48(3): 335–362.
- SMITH S. D. & KNAPP S. 2002: The natural history of reproduction in *Solanum* and *Lycianthes* (Solanaceae) in a subtropical moist forest. – Bulletin of the natural History Museum: Botany Series 32(2): 125–136.
- TEPPNER H. 1993: Die Tomate. Verwandtschaft, Geschichte, Blütenökologie. – Kataloge des oberösterreichischen Landesmuseums, Neue Folge 61: 189–211.
- TEPPNER H. 2005: Pollinators of tomato, *Solanum lycopersicum* (Solanaceae), in Central Europe. – Phytion (Horn, Austria) 45(2): 217–235.
- TEPPNER H. 2009: The easiest proof for the presence of pollenkitt. – Phytion (Horn, Austria) 48(2): 169–198.
- THORP R. W. 2000: The collection of pollen by bees. – Plant Systematics and Evolution 222: 211–223.
- TOBLER F. 1912: Die Gattung *Hedera*. – Gustav Fischer, Jena.
- VEREecken N. J., SCHWENNINGER H., GOGALA A. & ROBERTS S. P. M. 2009: Mise à jour de la distribution de l'abeille du lierre, *Colletes hederæ* SCHMIDT & WESTRICH (Hymenoptera, Colletidae) en Europe. – Osmia 3: 2–3.
- VEZZA M., NEPI M., GUARNIERI M., ARTESE D., RASCIO N. & PACINI E. 2006: Ivy (*Hedera helix* L.) flower nectar and nectary ecophysiology. – International Journal of Plant Sciences 167(3): 519–527.

- WALLERSTEIN I. & HACKETT W. P. 1989: Inflorescence induction and initiation in *Hedera helix*. – Israel Journal of Botany 38(2–3): 71–83.
- WEISSE A. 1925: Blattstellungsstudien an *Hedera helix*. II. Orthotrope Sprosse und Blütenstand. – Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft 43(1): 11–15.
- WESTRICH P. 1989: Die Wildbienen Baden-Württembergs. Allgemeiner Teil: Lebensräume, Verhalten, Ökologie und Schutz. – Ulmer, Stuttgart.
- WESTRICH P. 1996: Habitat requirements of central European bees and the problems of partial habitats. – In: The conservation of bees. – The Linnean Society of London and The International Bee Research Association, p. 11–15.
- WESTRICH P. 2008: Flexibles Pollensammelverhalten der ansonsten streng oligolektischen Seidenbiene *Colletes hederæ* SCHMIDT & WESTRICH (Hymenoptera: Apidae). – Eucera. Beiträge zur Apidologie (Kusterdingen) 1(2): 17–32 und erste Umschlagseite.
- WESTRICH P. 2009: *Colletes hederæ* am Fuß der Schwäbischen Alb. <http://www.paul-westrich.de/forschung/projekte_01.php> [September 2009].
- WUELLNER C. T. & JANG Y. 1996: Natural history of a ground-nestig solitary bee, *Crawfordapis luctuosa* (Hymenoptera: Colletidae). – Journal of the Kansas entomological Society 69(3): 211–221.
- ZETTEL H., EBMER A. W. & WIESBAUER H. 2006: Zur Kenntnis der Wildbienen (Hymenoptera: Apidae) in Wien, Niederösterreich und dem Burgenland (Österreich) – 3. – Beiträge zur Entomofaunistik 7: 49–62.