

Wildbienen in der Schweiz: Lebensweise, Bedeutung, Gefährdung und Schutz

Abstract

Wildbienen bilden eine Gruppe von außerordentlicher Vielfalt: In der Schweiz wurden 632 Arten inventarisiert, von denen 575 als aktuell präsent gelten (Praz et al., 2023). Im Gegensatz zur Honigbiene (*Apis mellifera*) sind die große Mehrheit dieser Arten solitär, mit einem einjährigen Zyklus, und für ihre Fortpflanzung auf eine präzise Kombination aus Blütenressourcen und spezifischen Nistmikrohabitaten angewiesen – Bodensubstrate, Hohlräume, Stängel oder Holzstrukturen – die oft räumlich voneinander getrennt sind. Etwa 37 % der in Mitteleuropa nistenden Arten sind oligolektisch, auf ein enges Pollenspektrum spezialisiert, eine Einschränkung, die auf verhaltensbezogenen, morphologischen und physiologischen Mechanismen beruht. Diese Spezialisierung ist direkt mit dem Gefährdungsrisiko verbunden: Oligolektische Arten stehen signifikant häufiger auf der Roten Liste als Generalisten. Funktional tragen Wildbienen zur Bestäubung von Wild- und Kulturpflanzen bei, ergänzend zur Honigbiene, die sie nicht ersetzen können; ihre Diversität erhöht die interannuelle Stabilität des Bestäubungsdienstes. Die Schweizer Rote Liste (Müller & Praz, 2024) zeigt, dass 45,4 % der bewerteten Arten gefährdet sind und 59 als national ausgestorben gelten. Die Hauptursachen des Rückgangs sind der Verlust und die Fragmentierung halbnatürlicher Lebensräume, die Verknappung relevanter Blütenressourcen, das Verschwinden von Nistsubstraten und, in bestimmten Kontexten mit hoher Bienenstockdichte, exploitative Konkurrenz mit der Honigbiene. Der Schutz von Wildbienen erfordert einen landschaftlichen Ansatz, der botanische Vielfalt, strukturelle Heterogenität der Lebensräume und räumliche Nähe zwischen Ressourcen integriert, und kann weder auf die Förderung der Imkerei noch auf die Aufstellung künstlicher Nisthilfen reduziert werden.

Inhalt

Abstract	1
Inhalt.....	1
1. Einleitung: Warum Wildbienen wichtig sind.....	2
2. Was sind Wildbienen?	3
3. Diversität der Wildbienen.....	4
4. Lebensweise und Lebenszyklus	7
5. Nistweisen und Nistökologie	10
6. Bienen-Blüten-Beziehungen und trophische Spezialisierung	14
7. Bedeutung der Wildbienen als Bestäuber	17
8. Bedrohungen für Wildbienen	18
9. Habitatansprüche: Was Wildbienen brauchen.....	19
10. Die Honigbiene als besonderes Thema: Nutzen, Grenzen, Konkurrenz	21
11. Was kann man tun? Handlungsprinzipien zur Förderung von Wildbienen	23
Bibliographie.....	25

1. Einleitung: Warum Wildbienen wichtig sind

In der öffentlichen Debatte verweist das Wort „Biene“ noch sehr häufig auf die Honigbiene. Diese Fokussierung ist verständlich, da *Apis mellifera* sichtbar, mit Imkerei, Honig und der Bestäubung von Kulturpflanzen verbunden ist. Sie verdeckt jedoch eine viel umfassendere biologische Realität. Weltweit bilden Bienen eine sehr diverse Gruppe mit rund 20'000 beschriebenen Arten, und neuere Schätzungen legen eine noch höhere tatsächliche Artenvielfalt nahe. In diesem Kontext beherbergt die Schweiz für ein Land dieser Größe eine bemerkenswerte Vielfalt mit 632 erfassten Arten, von denen 575 als aktuell präsent gelten (Rasmussen et al., 2020; Dorey et al., 2026; Praz et al., 2023).

Diese Vielfalt wird häufig unterschätzt, vor allem weil viele Wildbienen unauffällig, solitär, saisonal und manchmal sehr lokalisiert sind. Sie leben nicht in dauerhaften, leicht sichtbaren Kolonien und produzieren keinen Honig für den menschlichen Gebrauch. Ihre Unauffälligkeit lässt jedoch keineswegs auf ihre ökologische Bedeutung schließen. Internationale Synthesen zeigen, dass tierische Bestäuber an der Fortpflanzung eines sehr großen Anteils blühender Pflanzen beteiligt sind und dass Bienen eine der wichtigsten Gruppen innerhalb dieser Gesamtheit bilden (Klein et al., 2007; Ollerton et al., 2011; Potts et al., 2010).

Einer der Hauptgründe, sich für Wildbienen zu interessieren, liegt in ihrer Rolle bei der Bestäubung. Sie tragen sowohl zur Erhaltung der Spontanflora als auch zur Bestäubung bestimmter Kulturen bei. Diese Doppelfunktion muss jedoch mit Vorsicht formuliert werden. Die Arbeiten von Garibaldi et al. (2013) haben gezeigt, dass wilde Bestäuber den Fruchtansatz unabhängig von der Häufigkeit der Honigbiene erhöhen, was zeigt, dass ihr Beitrag nicht einfach redundant ist. Andererseits variiert ihre relative Bedeutung je nach Kulturen, Landschaften, landwirtschaftlichen Praktiken und lokalen Bedingungen. Es wäre daher übertrieben, Wildbienen und Honigbiene generell gegeneinander auszuspielen.

Die Bedeutung der Wildbienen liegt auch in ihrer funktionalen Diversität. Die Arten unterscheiden sich in ihrer Größe, Flugzeit, ihrem Sammelverhalten, ihrer Toleranz gegenüber Wetterbedingungen und ihrem Grad der Blütenspezialisierung. Einige sind früh im Frühling aktiv, andere später in der Saison; einige nutzen effizient komplexe Blüten oder sammeln unter Bedingungen, bei denen die Honigbiene weniger aktiv ist. Diese Vielfalt stärkt die Komplementarität der bestäubenden Gemeinschaften und trägt zur Stabilität des Bestäubungsdienstes im Laufe der Zeit bei (Garibaldi et al., 2013; Rogers et al., 2014; Senapathi et al., 2021).

Im Schweizer Kontext ist diese Frage von besonderer Bedeutung. Neuere Arbeiten zeigen, dass die Schweiz eine außergewöhnlich reiche Bienenfauna beherbergt, mit besonders ausgeprägten Diversitätszentren in den inneralpinen Trockentälern, insbesondere im Wallis und in Graubünden (Praz et al., 2023). Dieser Reichtum verleiht dem Land eine besondere Verantwortung in Bezug auf Wissen, Erhaltung und Bewirtschaftung. Diese Verantwortung ist umso bedeutsamer, als der Erhaltungszustand der Gruppe besorgniserregend ist. Die neue Schweizer Rote Liste zeigt, dass 279 der 615 bewerteten Arten, also 45,4 %, auf der Roten Liste stehen und 59 Arten in der Schweiz als ausgestorben gelten (Müller & Praz, 2024). Auch wenn historische Vergleiche wegen Änderungen in Wissen und Taxonomie vorsichtig zu interpretieren sind, signalisiert dieses Ergebnis deutlich eine hohe Vulnerabilität der Gruppe.

Es ist schließlich wichtig, Wildbienen und Honigbiene klar zu unterscheiden. Die Dynamiken beider Gruppen sind weder identisch noch notwendigerweise korreliert. Eine Zunahme der Bienenstöcke impliziert nicht automatisch eine Verbesserung der Situation der Wildbienen, ebenso wenig wie die Präsenz von Honigbienen das Fortbestehen der anspruchsvollsten Arten garantiert. Diese Unterscheidung

ist wesentlich, um Verwirrungen in der öffentlichen Debatte wie auch in den Managementmaßnahmen zu vermeiden.

Zusammenfassend sind Wildbienen bedeutsam, weil sie am Funktionieren der Ökosysteme teilhaben, zur Bestäubung vieler Wild- und Kulturpflanzen beitragen, die funktionale Diversität der bestäubenden Gemeinschaften bereichern und einen sensiblen Indikator für die ökologische Qualität von Landschaften darstellen. In der Schweiz zeichnet sich diese Gruppe sowohl durch einen hohen Reichtum als auch durch eine ausgeprägte Vulnerabilität aus. Diese doppelte Realität rechtfertigt es, sie als vorrangiges wissenschaftliches, ökologisches und Managementthema zu betrachten.

2. Was sind Wildbienen?

Im Rahmen dieses Artikels wird der Begriff „Wildbienen“ in seinem gebräuchlichen praktischen Sinn in der Schweiz und allgemeiner in Mitteleuropa verwendet: Er bezeichnet alle Bienen außer der von der Imkerei betreuten Honigbiene und schließt daher auch Hummeln ein. Diese Benennung der Gruppe ist für Biologie, Ökologie und Naturschutz nützlich, entspricht aber keinem formalen taxonomischen Rang. Es handelt sich um eine funktionale und beschreibende Kategorie, nicht um eine natürliche Grenze innerhalb der Bienensystematik. Dies ist ein wichtiger Punkt, da ein Teil der Verwirrungen gerade daher rührt, dass der Gegensatz zwischen „Wildbienen“ und „Honigbiene“ häufig irrtümlich so verstanden wird, als hätte er strenge systematische Gültigkeit. In Wirklichkeit ist *Apis mellifera* eine Biene wie alle anderen, nimmt aber im menschlichen und imkerlichen Kontext einen besonderen Status ein, der eine gesonderte Behandlung in einem Artikel über Wildbienen rechtfertigt.

Aus biologischer Sicht gehören Bienen zur Gruppe der Anthophila innerhalb der Apoidea. Neuere phylogenetische und evolutive Arbeiten unterstützen stark die Idee, dass Bienen von Vorfahren abstammen, die räuberischen apoideen Wespen nahestehen, und dass eine der wichtigsten Innovationen in ihrer Evolutionsgeschichte der Übergang zu einer Larvenernährung auf Basis von Pollen statt tierischer Beute war. Die Pollinivorie, im Sinne der Verwendung von Pollen zur Ernährung der Nachkommen, bildet damit ein zentrales und definierendes Merkmal der Bienen. Es ist dieser Punkt, mehr als irgendein einzigartiges äußerliches Erscheinungsbild, der verstehen lässt, was die Gruppe insgesamt verbindet.

Die pädagogische Formel, Bienen seien „vegetarische Wespen“, kann helfen, diesen evolutiven Übergang zu verorten, bleibt aber vereinfachend. Sie ist nützlich, um zu verdeutlichen, dass eine alte Verwandtschaft zwischen Bienen und bestimmten Wespen besteht sowie ein wesentlicher Wandel im Regime der Larvenaufzucht. Sie darf jedoch nicht vergessen lassen, dass Bienen heute eine sehr alte, sehr diverse und tief auf die Nutzung von Blütenressourcen spezialisierte Gruppe bilden. Der Unterschied zu vielen Stechimmen liegt daher nicht nur in einem Menüwechsel, sondern in einer ganzen ökologischen, verhaltensbezogenen und morphologischen Neuorganisation, die mit dem Sammeln, Transportieren und Verwenden von Pollen verbunden ist.

Diese Blütenorientierung drückt sich in mehreren gemeinsamen Merkmalen aus. Bei vielen Arten wird der Pollen mit Hilfe spezialisierter Strukturen an den Hinterbeinen oder auf der Bauchseite des Abdomens transportiert. Diese Transportvorrichtungen sind nicht alle identisch, sie veranschaulichen aber dieselbe biologische Logik: Bienen begnügen sich nicht damit, Blüten zur Nahrungsaufnahme zu besuchen, sondern entnehmen den Pollen aktiv und transportieren ihn für die Fortpflanzung. Daher ist das wirklich definierende Kriterium nicht der gelegentliche Pollenkonsum durch den Erwachsenen, sondern seine gezielte Verbringung zum Nest für die Larvenernährung. Dieser Punkt ermöglicht es auch, Bienen besser von anderen blütenbesuchenden Insekten zu unterscheiden, die Blüten besuchen, ohne vergleichbare Larvenvorräte anzulegen.

Man sollte sich jedoch nicht vorstellen, dass es eine einzige „Typbiene“ gibt, von der alle anderen nur sekundäre Varianten wären. Bienen bilden eine in Bezug auf Größe, Morphologie, Behaarung, Verhalten, Blütenregime und soziale Organisation sehr heterogene Gruppe. Einige Arten sind winzig und fallen kaum auf, andere sind viel größer und sofort sichtbar. Einige leben allein, andere zeigen mehr oder weniger ausgeprägte Formen der Zusammenarbeit, und einige Linien, wie Hummeln oder Bienen der Gattung *Apis*, erreichen hohe Sozialitätsniveaus. Die Diversität der Bienen betrifft daher nicht nur die Artenzahl, sondern auch die Vielfalt der ökologischen und evolutiven Lösungen, die sie repräsentieren.

Im spezifischen Rahmen der Wildbienen im hier verwendeten Sinne sind die meisten Arten solitär. Das bedeutet, dass ein befruchtetes Weibchen selbst sein Nest baut, selbst die Vorräte sammelt, selbst seine Eier legt und nicht auf die Hilfe von Arbeiterinnen bei der Brutpflege zählen kann. Hummeln bilden einen wichtigen Zwischenfall für das Verständnis der Gruppe: Sie sind eusozial, ihre Kolonien sind jedoch einjährig, was sie deutlich von der Honigbiene unterscheidet, deren Kolonien dauerhaft sind und mehrere Jahre überdauern können. Diese Unterscheidung ist wesentlich, da sie bereits zeigt, dass die Honigbiene nicht als allgemeines Modell zur Beschreibung von „Bienen“ insgesamt dienen kann. Selbst innerhalb einer Gruppe, die man gemeinhin „Wildbienen“ nennt, sind die Lebensweisen sehr vielfältig.

Die Honigbiene, *Apis mellifera*, erscheint daher in mehrfacher Hinsicht als Sonderfall. Sie ist stark eusozial, bildet dauerhafte Kolonien, speichert bedeutende Nahrungsreserven und wird kontinuierlich vom Menschen bewirtschaftet. Im Gegensatz dazu haben die meisten Wildbienen weder vergleichbare permanente Kolonien, noch Honigreserven im imkerlichen Sinne, noch durch menschliche Betreuung bestimmte Dichten. Genau deshalb sind Verwechslungen zwischen Honigbiene und Wildbienen so problematisch: Sie führen leicht dazu, der gesamten Gruppe eine Lebensweise zu unterstellen, die in Wirklichkeit nur einen kleinen Teil der Bienen betrifft. Das Verständnis dieser Diskrepanz ist eine Voraussetzung für die korrekte Interpretation der Biologie, Diversität und des Schutzes von Wildbienen.

Es ist schließlich zu betonen, dass der Begriff „Wildbienen“ auch für den Naturschutz einen praktischen Nutzen hat. Er ermöglicht es, im selben Blickwinkel sehr verschiedene Taxa zusammenzufassen, die aus Managementsicht mehrere wichtige Gemeinsamkeiten aufweisen: keine imkerliche Betreuung, starke Abhängigkeit von spezifischen Lebensräumen und Mikrohabitaten, oft einjährige Zyklen und ausgeprägte Empfindlichkeit gegenüber der feinen ökologischen Qualität von Landschaften. Dieser Nutzen hebt den konventionellen Charakter der Kategorie nicht auf, erklärt aber, warum sie in der mitteleuropäischen Literatur und in Schweizer Synthesearbeiten weiterhin weit verbreitet ist. Die korrekte Formulierung lautet daher, dass Wildbienen eine biologisch kohärente Kategorie für Ökologie und Naturschutz bilden, ohne daraus eine eigenständige taxonomische Einheit zu machen, die von der Honigbiene durch eine absolute natürliche Grenze getrennt wäre.

3. Diversität der Wildbienen

Die Diversität der Wildbienen bildet einen der unverzichtbaren Ausgangspunkte für jede ernsthafte Auseinandersetzung mit ihrer Ökologie und ihrem Schutz. Sie lässt sich nicht auf die allgemeine Vorstellung reduzieren, es gäbe „viele Arten“. Sie verweist auf eine taxonomische, morphologische, verhaltensbezogene, phänologische und biogeografische Vielfalt von solchem Ausmaß, dass keine einfache Verallgemeinerung ausreicht, um der Gruppe gerecht zu werden. Diese Vielfalt ist aus mindestens zwei Gründen wissenschaftlich wichtig. Einerseits erklärt sie, warum Wildbienen verschiedene und oft komplementäre ökologische Funktionen erfüllen. Andererseits zeigt sie, warum die Reaktionen auf Landschaftsveränderungen, landwirtschaftliche Praktiken, Urbanisierung oder Schutzmaßnahmen von Art zu Art stark variieren (Michener, 2007; Westrich, 2019).

Weltweit bilden Bienen eine Gruppe von rund 20'000 beschriebenen Arten, und einige Schätzungen legen nahe, dass die tatsächliche Zahl höher sein könnte, wenn man Taxa berücksichtigt, die in bestimmten Weltregionen noch wenig bekannt sind (Michener, 2007). Auf europäischer Ebene wird in neueren Synthesearbeiten die Zahl von rund 2'000 Arten angegeben (Nieto et al., 2014). In diesem Kontext zeichnet sich die Schweiz durch einen bemerkenswerten Reichtum aus. Die neueste kommentierte Checkliste verzeichnet 632 Bienenarten im Land, einschließlich der Honigbiene *Apis mellifera* und der exotischen Art *Megachile sculpturalis*, und betrachtet 575 Arten als aktuell in der Schweiz präsent (Praz et al., 2023). Dieser Reichtum ist besonders hoch, wenn man ihn in Relation zur Fläche des Landes setzt. Er rechtfertigt, dass die Schweiz als wichtige Zone für das Studium und den Schutz von Bienen auf der Ebene Mitteleuropas betrachtet wird.

Diese Zahlen sind jedoch mit Präzision zu handhaben. Einerseits variieren die Zahlen je nachdem, ob man von der Gesamtheit der historisch erfassten Bienen, den aktuell präsenten Arten, den allein praktisch als Wildbienen bezeichneten Arten unter Ausschluss der Honigbiene oder den nach bestimmten taxonomischen Revisionen berücksichtigten Taxa spricht. Andererseits ist die nationale Checkliste kein ein für alle Mal festgelegtes Objekt. Sie hängt vom Wissensstand, der Untersuchung alter Sammlungen, Neuentdeckungen im Feld, taxonomischen Fortschritten und dem Nachweis neu etablierter Arten ab. Die beste Art, dieses Kapitel zu schreiben, besteht daher darin, die Zahlen nicht als absolute und zeitlose Wahrheiten darzustellen, sondern als dokumentierten Wissensstand auf Basis der verfügbaren Referenzarbeiten, insbesondere der von Praz et al. (2023) und der nationalen Roten Liste (Müller & Praz, 2024). Diese Vorsicht schwächt die Aussage nicht; sie macht sie wissenschaftlich robuster.

Die Schweizer Diversität betrifft nicht nur die Gesamtzahl der Arten. Sie zeigt sich auch in der taxonomischen Zusammensetzung der Gruppe. Die in der Schweiz erfassten Bienen verteilen sich auf sechs Familien: Melittidae, Andrenidae, Halictidae, Colletidae, Megachilidae und Apidae (Amiet et al., 1996–2010; Praz et al., 2023). Diese Verteilung ist nicht anekdotisch. Sie spiegelt unterschiedliche Evolutionsgeschichten, Morphologien, Niststrategien und Blütenbeziehungen wider. Andrenidae und Halictidae umfassen viele terrikole Arten, oft unauffällig und schwer zu bestimmen. Megachilidae vereinen mehrere bekannte Gattungen wie *Osmia*, *Megachile* oder *Chelostoma*, von denen viele Hohlräume oder besondere Baumaterialien nutzen. Die Apidae schließlich umfassen nicht nur Hummeln, sondern auch verschiedene Gattungen, die sich ökologisch stark unterscheiden. Mit anderen Worten: Von Wildbienen im Singular zu sprechen, bedeutet oft, eine tiefe Vielfalt biologischer Linien zu verbergen.

Zu dieser taxonomischen Vielfalt kommt eine spektakuläre morphologische Vielfalt hinzu. In der Schweiz wie anderswo in Mitteleuropa reichen Wildbienen von sehr kleinen Arten von wenigen Millimetern bis zu großen Hummeln oder viel auffälligeren Holzbienen. Die Farben variieren von mattschwarz bis zu bläulich oder grünlich metallischen Tönen; die Behaarung kann dicht oder fast fehlend sein; die Pollensammelstrukturen unterscheiden sich stark zwischen den Gruppen; Körperformen, Antennenproportionen und Tegumenteigenschaften variieren auf oft subtile, aber taxonomisch wichtige Weise (Michener, 2007; Westrich, 2019). Diese Vielfalt ist nicht nur ästhetisch oder beschreibend. Sie entspricht sehr unterschiedlichen ökologischen Anpassungen: genutzte Blütengröße, Flugdistanz, Nisttyp, Aktivitätsperiode, Thermoregulationsfähigkeit oder trophische Spezialisierung.

Die Diversität der Wildbienen zeigt sich auch in ihren Lebensweisen. Obwohl das folgende Kapitel sich spezifisch mit dem Lebenszyklus und den Lebensformen befasst, muss hier bereits betont werden, dass ein großer Teil der Heterogenität der Gruppe in der Vielfalt der ökologischen Strategien liegt. Einige Arten sind bei der Blütennutzung sehr generalistisch, andere eng spezialisiert. Einige nisten im Boden, andere in Hohlräumen, Stängeln, Totholz oder sehr spezifischen Strukturen. Einige haben sehr frühe Flugzeiten, andere sind typisch sommerlich. Einige vertragen relativ gut anthropogen überformte Lebensräume,

während andere von sehr feinen lokalen Bedingungen abhängen, die ohne spezialisierte Fachkenntnisse schwer zu erkennen sind. Diese Vielfalt der Merkmale erklärt weitgehend, warum Landschaftsveränderungen je nach Art differenzierte Auswirkungen haben (Müller & Praz, 2024; Westrich, 2019).

Aus biogeografischer Sicht bietet die Schweiz eine besonders interessante Situation. Ihr Bienenreichtum erklärt sich nicht nur durch eine intensive Inventarisierungsanstrengung, obwohl diese eine wichtige Rolle spielt. Er liegt auch an der Überlagerung, auf einem relativ begrenzten Territorium, von starken Höhengradienten, kontrastierenden klimatischen Situationen und mehreren biogeografischen Einflüssen. Regionen mit stärker mediterranem Einfluss, innere Trockentäler, alpine Zonen, Auenlebensräume, intensiv genutzte Tieflagen und kühlere Waldmassive bieten nicht dieselben Möglichkeiten für alle Arten. Diese territoriale Heterogenität begünstigt das Nebeneinander sehr unterschiedlicher Artensamensetzungen und trägt zum globalen nationalen Reichtum bei (Praz et al., 2023).

Die inneralpinen Trockentäler spielen hier eine besondere Rolle. Neuere Arbeiten zeigen, dass sie wichtige Diversitätszentren für Bienen in der Schweiz darstellen, insbesondere im Wallis und in Teilen Graubündens (Praz et al., 2023). Diese Feststellung ist aus mehreren Gründen bedeutsam. Zunächst unterstreicht sie das außergewöhnliche Interesse xerischer inneralpiner Lebensräume für den Naturschutz. Dann zeigt sie, dass der Artenreichtum nicht gleichmäßig über das Territorium verteilt ist. Schließlich lädt sie dazu ein, eine zu homogene Darstellung des Landes zu vermeiden. Die Schweiz ist kein einheitlicher ökologischer Block; bestimmte Regionen konzentrieren eine besonders hohe Diversität und faunistische Eigenheit, mit seltenen, thermophilen oder steppenaffinen Arten, die nicht überall günstige Bedingungen finden.

Lokale Beispiele aus dem Wallis veranschaulichen diese Situation gut. Studien in Erschmatt haben außergewöhnlich hohe spezifische Reichtumsniveaus auf kleinen Flächen gezeigt, die zu den höchsten in Mitteleuropa dokumentierten Werten gehören (Oertli et al., 2005). Diese Ergebnisse dürfen nicht mechanisch auf den gesamten Kanton oder die gesamte Schweiz übertragen werden, zeigen aber konkret, wie sehr bestimmte strukturierte, trockene, warme und heterogene Landschaften eine bemerkenswerte Diversität konzentrieren können. Sie zeigen auch, dass der Artenreichtum stark von der feinen Landschaftsstruktur, der Blütendiversität, der Verfügbarkeit von Nistplätzen und der Geschichte der Bodennutzung abhängt.

Umgekehrt erscheinen andere Regionen artenärmer oder zumindest in ihrer aktuellen Zusammensetzung verärmerter, insbesondere dort, wo intensive Landwirtschaft, strukturelle Vereinfachung der Landschaften oder Versiegelung die Habitatvielfalt und Ressourcen verringert haben. Das bedeutet nicht, dass diese Regionen biologisch ohne Interesse sind, aber die dort beobachtete Diversität ist oft geringer, banaler oder stärker von toleranten Arten dominiert. Diese räumliche Heterogenität der Diversität ist für den Naturschutz wichtig: Wildbienen zu schützen bedeutet nicht nur, die Gesamtzahl der Arten zu zählen, sondern auch zu verstehen, wo sich die Diversitätszentren befinden, welche Arten dort leben und welche Landschaftsprozesse diesen Reichtum unterstützen.

Es muss auch auf einen oft unterschätzten methodischen Punkt hingewiesen werden: Die tatsächliche Diversität von Wildbienen ist schwieriger zu beobachten und zu dokumentieren als die anderer sichtbarer Gruppen. Viele Arten können nur unter dem Mikroskop identifiziert werden, manchmal anhand sehr feiner Merkmale, und einige Reihen nahestehender Arten bleiben selbst für erfahrene Spezialisten heikel (Amiet et al., 1996–2010; Westrich, 2019). Dies hat mehrere Konsequenzen. Erstens hängen Inventardaten stark von der verfügbaren taxonomischen Expertise ab. Zweitens können Citizen-Science-Programme nur einen begrenzten Teil der Gesamtdiversität abdecken, vor allem für leicht erkennbare Arten. Drittens sind die Kenntnisse für einige Gruppen oder Regionen vollständiger als für

andere. Man muss daher vermeiden, tatsächlich fehlende Diversität mit unzureichend erfasster Diversität zu verwechseln.

Diese Identifikationsschwierigkeit erklärt teilweise, warum die Schweiz dank der langfristigen Arbeiten von Spezialisten, koordiniert von den zuständigen nationalen Institutionen, über eine besonders wertvolle Dokumentation verfügt. Die der Fauna Helvetica gewidmeten Bände zu Bienen sowie die mit dem Schweizerischen Zentrum für die Kartographie der Fauna und info fauna verbundenen Datenbanken stellen in dieser Hinsicht eine außergewöhnliche Wissensinfrastruktur für ein Land dieser Größe dar (Amiet et al., 1996–2010; Praz et al., 2023). Diese Investition in taxonomisches Wissen ist kein akademischer Luxus. Sie bestimmt direkt die Möglichkeit, Verbreitungsveränderungen zu erkennen, seltene Arten zu verfolgen, den Erhaltungszustand zu bewerten und Schutzzschwerpunkte zu definieren.

Es sei abschließend daran erinnert, dass sich die Diversität der Bienen nicht auf den Artenreichtum reduziert. Zwei Standorte können eine vergleichbare Artenzahl beherbergen und sich in Zusammensetzung und Naturschutzwert stark unterscheiden. Ein von häufigen, generalistischen und weit verbreiteten Arten dominierter Standort hat nicht dieselbe ökologische Bedeutung wie ein Standort mit mehreren seltenen, spezialisierten oder eng verbreiteten Arten. Diese Unterscheidung ist zentral, um eine rein quantitative Lesart der Diversität zu vermeiden. Im Naturschutz hängt die Qualität einer Gemeinschaft auch von ihrer Originalität, ihrer funktionalen Zusammensetzung und dem Vorhandensein von Arten mit hohem Erbschaftswert oder hoher ökologischer Empfindlichkeit ab (Müller & Praz, 2024).

4. Lebensweise und Lebenszyklus

Wildbienen folgen nicht alle derselben Lebensweise, und das ist genau einer der Gründe, warum das bekannte Modell der Honigbiene nicht auf die gesamte Gruppe projiziert werden sollte. In der Öffentlichkeit ruft das Wort „Biene“ spontan eine große, dauerhafte Kolonie, eine ausgeprägte Arbeitsteilung, eine langlebige Königin, viele Arbeiterinnen und Honigreserven hervor. Dieses Schema beschreibt jedoch nur einen Sonderfall: den von *Apis mellifera*. Bei den Wildbienen Mitteleuropas und damit auch der Schweiz sind die allermeisten Arten solitär. Das bedeutet, dass ein befruchtetes Weibchen selbst sein Nest baut, selbst die Vorräte sammelt, selbst seine Eier legt und nicht auf Arbeiterinnen für die Brutaufzucht zählen kann. Diese biologische Realität ist grundlegend, da sie sowohl den Rhythmus des Jahreszyklus, die Vulnerabilität der Arten als auch ihr Verhältnis zur Landschaft bestimmt (Michener, 2007; Westrich, 2019).

Bei solitären Arten ist die allgemeine biologische Abfolge in ihrem Prinzip relativ einfach, auch wenn sie sich im Detail je nach Taxa unterscheidet. Nach dem Schlüpfen paaren sich die Adulten. Die Männchen sterben oft nach einer relativ kurzen Flugperiode, während die Weibchen in eine aktive Fortpflanzungsphase eintreten, während der sie einen Nistplatz suchen, eine erste Zelle anlegen, diese mit Pollen und Nektar befüllen, ein Ei hineinlegen, die Zelle schließen und dann eine weitere bauen. Die Larvenentwicklung verläuft dann im Innern des Nestes, außerhalb des Blickfelds des Beobachters, bis zur Verpuppung und dann zur Überwinterung in einer Form, die von der Art abhängt. Der zentrale Punkt ist daher: Bei den meisten Wildbienen ist die sichtbare Erwachsenenphase an Blüten kurz, während der Großteil des Lebenszyklus im Nest stattfindet, oft über viele Monate (Michener, 2007; Westrich, 2019).

Unter den gemäßigten Bedingungen der Schweiz ist der Jahreszyklus die allgemeine Regel. Viele Arten sind univoltin, das heißt, sie produzieren nur eine Generation pro Jahr. Die Adulten schlüpfen im Frühling oder Sommer, je nach Art, paaren sich, die Weibchen gründen ihr Nest, versorgen die Zellen, legen dann vor dem Schlüpfen ihrer Nachkommen. Diese verbringt den Großteil des Jahres im Nest als Larve, Präpuppe, Puppe oder manchmal als schlupfbereite Adulte bis zur folgenden Saison. Die Synthese der Studie betont zu Recht diesen Punkt: Der typische Zyklus der Schweizer Wildbienen ist ein einfacher Jahreszyklus, stark

synchronisiert mit der Blühsaison und mit der Verfügbarkeit der für die Fortpflanzung notwendigen Ressourcen. Arbeiten zur Phänologie von Wildbienen außerhalb der Tropen gehen in dieselbe Richtung und erinnern daran, dass ein Jahreszyklus mit obligater Diapause der häufigste biologische Rahmen in gemäßigten Zonen ist (Bartomeus et al., 2011).

Es gilt jedoch, diesen Typzyklus nicht zur universellen Regel zu erheben. Es gibt mehrere Ausnahmen. Einige Arten können eine verlängerte Diapause aufweisen, so dass nicht alle Individuen derselben Kohorte im selben Jahr schlüpfen. Andere können unter günstigen klimatischen Bedingungen, insbesondere in wärmeren Regionen oder bei außergewöhnlich milden Herbstern, teilweisen oder gelegentlichen Bivoltinismus zeigen. Dies ist ein noch aktives Forschungsgebiet, bei dem Vorsicht in der Formulierung geboten ist: Man kann die Existenz von Fällen teilweisen Bivoltinismus erwähnen, ohne sie auf die gesamte Schweizer Fauna zu verallgemeinern oder zu behaupten, sie seien eine dauerhaft vorteilhafte Strategie für die Populationen. Dieselbe Vorsicht gilt für die Auswirkungen des Klimawandels auf die phänologische Plastizität: Sie sind plausibel und in einigen Datensätzen bereits beobachtbar, aber ihre demographische Tragweite bleibt arten- und kontextabhängig (Bartomeus et al., 2011).

Die Saisonalität der Wildbienen ist tatsächlich sehr ausgeprägt. Jede Art hat eine ihr eigene Flugperiode, die oft relativ kurz ist, manchmal nur wenige Wochen. Dieses Aktivitätsfenster entspricht in der Regel der Verfügbarkeit der von der Art genutzten Blütenressourcen, insbesondere wenn diese auf eine begrenzte Pflanzengruppe spezialisiert ist. Phänologie ist daher ein integraler Bestandteil der ökologischen Identität von Wildbienen. Sie beschreibt nicht nur, „wann man die Art sieht“, sondern auch, wann sie sich fortpflanzt, sammelt, paart und in ihre Nachkommen investiert. Die neuere Literatur zeigt, dass diese Phänologie je nach lokalem Klima, Höhenlage, Exposition und Landschaftseigenschaften variiert, was erklärt, warum dieselbe Art je nach Schweizer Region oder betrachteten Jahr zu recht unterschiedlichen Zeiten auftreten kann. Vorsicht ist daher geboten, wenn man versucht, einen allgemeinen Kalender „der Wildbienen“ zu erstellen: Man muss nach Arten oder zumindest nach ökologisch vergleichbaren Gruppen differenzieren.

Die Fortpflanzung selbst weist mehrere bemerkenswerte Merkmale auf. Wie bei Hymenopteren im Allgemeinen folgt die Geschlechtsbestimmung einem haplodiploiden System: Weibchen entstehen aus befruchteten Eiern, Männchen aus unbefruchteten. Das Weibchen hat daher in gewissem Maß Kontrolle über das Geschlecht seiner Nachkommen zum Zeitpunkt der Eiablage. Diese Besonderheit erhellt mehrere Aspekte des Fortpflanzungszyklus, insbesondere die Organisation der Zellen im Nest und die Tatsache, dass Männchen häufig vor den Weibchen schlüpfen. Protandrie, also das frühere Schlüpfen der Männchen, ist bei vielen solitären Bienen gut dokumentiert und wird als Strategie interpretiert, die die Paarungschancen zum Zeitpunkt des Erscheinens der Weibchen erhöht (Heimpel & de Boer, 2008; Westrich, 2019). Die Literatur belegt diesen Punkt solide. Sie zeigt auch, dass Männchen oft eine kürzere Flugdauer als Weibchen haben.

Dieser Unterschied zwischen Männchen und Weibchen betrifft nicht nur das Schlüpfen, sondern auch die ökologische Funktion der Adulten. Männchen bauen kein Nest und sammeln keinen Pollen für die Brut. Ihre Aktivität ist hauptsächlich auf die Partnersuche und die eigene Ernährung ausgerichtet. Die Weibchen hingegen tragen die gesamte Investition in die Fortpflanzung. Diese Asymmetrie hat mehrere Implikationen. Zunächst haben Weibchen oft eine längere aktive Lebenszeit, da sie mehrere Zellen bauen und versorgen müssen. Dann sind sie viel direkter von der gleichzeitigen Verfügbarkeit von Blüten und Nistplätzen abhängig. Schließlich beruht der Fortpflanzungserfolg der Population weitgehend auf ihrer Fähigkeit, eine relativ kurze Erwachsenenlebensphase in lebensfähige Nachkommen umzuwandeln. Dieser Punkt ist wesentlich, um zu verstehen, warum lokalisierte Störungen – Blütenmangel, Zerstörung eines

Nistplatzes, Zunahme der Sammelentfernungen – unverhältnismäßig große Auswirkungen auf die Fortpflanzung solitärer Arten haben können.

Die Larvenernährung bildet ein weiteres grundlegendes Merkmal des Lebenszyklus. Bei Wildbienen werden Larven durch eine vor der Eiablage in jede Zelle gelegte Vorratsmenge ernährt. Diese Vorratsmenge besteht hauptsächlich aus Pollen und Nektar, bei einigen besonderen Gruppen manchmal auch aus Blütenölen, wird aber nicht sukzessiv verteilt wie bei der Honigbiene in der Kolonie. Das dominante Modell bei solitären Arten ist daher das einer umfassenden Vorabversorgung: Das Weibchen bereitet alle für die Larvenentwicklung notwendigen Ressourcen vor, legt ein Ei hinein und schließt dann die Zelle. Das bedeutet, dass jede Zelle eine geschlossene Fortpflanzungseinheit darstellt, deren Erfolg von der Qualität und Menge der gesammelten Vorräte sowie von den mikroklimatischen und sanitären Bedingungen des Nestes abhängt. Das Prinzip „eine Zelle – ein Ei – eine Vorratsmenge“ bildet eines der grundlegenden Merkmale des Lebenszyklus von Wildbienen.

Die Überwinterung ist ebenfalls sehr variabel je nach Art. Im häufigsten Typzyklus gemäßigter Zonen verbringen die Individuen den Winter im Nest als unreife Form oder als neu gebildete, aber noch inaktive Adulte, in ihrer Zelle geschützt bis zum Schlüpfen in der folgenden Saison. Nicht alle Arten überwintern im selben Stadium: Einige überwintern als Larve oder Präpuppe, andere als Adulte, und die Modalitäten der Diapause variieren je nach Gruppe. Diese Vielfalt hat wichtige Konsequenzen für die klimatische Vulnerabilität. Je nach Stadium der Überwinterung reagieren die Arten unterschiedlich auf milde Winter, Spätfröste oder Verschiebungen der Frühlingsblüte.

Sogar unter Arten mit einem Jahreszyklus bleiben die Erwachsenenleben begrenzt. Bei vielen solitären Bienen leben Männchen einige Tage bis wenige Wochen und Weibchen nur wenige Wochen oder etwas länger, je nach Art und Bedingungen. Diese scheinbare Kürze des Erwachsenenlebens sollte nicht als inhärente Schwäche interpretiert werden; sie ist Teil einer auf ein kurzes Saisonfenster sehr konzentrierten biologischen Strategie. Andererseits macht sie die Arten empfindlich gegenüber jeder Störung, die den nützlichen Fortpflanzungszeitraum weiter verkürzt. Eine ungünstige Klimaepisode oder eine Unterbrechung des Blütenangebots während dieses Fensters kann ausreichen, um die Anzahl der von einem Weibchen produzierten Zellen stark zu reduzieren.

Hummeln bilden einen wichtigen Fall, da sie zeigen, dass es innerhalb der Wildbienen soziale Formen gibt, ohne das Modell der Honigbiene zu reproduzieren. Bei Hummeln überwintert nur eine junge befruchtete Königin. Im Frühling gründet sie allein eine Kolonie, zieht die ersten Arbeiterinnen auf, und diese übernehmen dann einen Teil der Sammelarbeit und der Brutpflege. Die Kolonie verschwindet dann am Ende der Saison, und nur die neuen befruchteten Königinnen überleben bis zum nächsten Zyklus. Dieses soziale Modell ist also einjährig und nicht dauerhaft wie bei *Apis mellifera*. Daraus ergibt sich ein wichtiger Vergleichspunkt mit der Honigbiene: Auch wenn eine Wildbienenart eusozial ist, kann ihr Zyklus sich stark vom klassischen imkerlichen Modell unterscheiden (Plowright & Lavery, 1984; Westrich, 2019).

Einige Halictidae, insbesondere der Gattungen *Lasioglossum* und *Halictus*, zeigen ihrerseits einfachere Sozialitätsformen, die manchmal als primitiv oder fakultativ bezeichnet werden. Diese Fälle sind biologisch interessant, da sie zeigen, dass die Grenze zwischen Solitär- und Sozialleben nicht immer absolut klar ist. Es gibt ein Sozialitätsgradient bei Bienen, und die Evolution dieser Lebensweisen war Gegenstand vieler Arbeiten. Für die Abfassung des vorliegenden Artikels ist der wesentliche Punkt jedoch nicht, auf die phylogenetischen Details dieser Frage einzugehen, sondern dem Leser zu verdeutlichen, dass „Wildbienen“ aus sozialer Sicht keinen einheitlichen Block bilden. Die meisten sind solitär, einige sind sozial, manche können je nach Kontext sogar variieren, und daher können sie nicht alle anhand eines einzigen Organisationsschemas beschrieben werden. Zu diesem Punkt empfiehlt die beigefügte Synthese,

eine vorsichtige Formulierung beizubehalten und Hummeln sowie einige Halictidae als wichtige Ausnahmen innerhalb einer überwiegend solitären Gruppe darzustellen.

Ein besonders aufschlussreiches Beispiel ist *Osmia spinulosa*, die die Struktur zu Recht als illustrierenden Leitfaden anführt. Diese mitteleuropäische Art hat einen gut dokumentierten Jahreszyklus. Die Weibchen nisten in leeren Schneckenhäusern, bauen und versorgen ihre Zellen während einer relativ kurzen Flugperiode im Jahresmaßstab, und die Nachkommen verbringen den Großteil des restlichen Zyklus im Nest. Die verfügbaren Daten zeigen eine Flugperiode von maximal etwa zehn bis elf Wochen, mit Männchen, deren Aktivitätsdauer kürzer ist als die der Weibchen. Besonders interessant ist, dass Weibchen ihre Nester noch Wochen nach deren Schließung regelmäßig kontrollieren können. Dieses Beispiel veranschaulicht sehr gut die allgemeine Logik solitärer Bienen: Eine sichtbare, konzentrierte und aktive Erwachsenenphase, gefolgt von einer langen, im Nest verborgenen Entwicklung (Müller, 1994, 2018).

Dieses Beispiel hilft auch zu verstehen, warum es methodologisch wichtig ist, in vollständigen Zyklen und nicht nur in „Flugperioden“ zu denken. Wenn man nur die an Blüten präsenten Adulten beobachtet, nimmt man nur einen kleinen Teil der Biologie der Art wahr. Der Fortpflanzungserfolg hängt jedoch auch von der Lage der Nester, der Qualität der Vorräte, der Winterüberlebensrate, dem Diapausestadium und dem Schutz der Zellen vor Pathogenen, Parasitoiden und klimatischen Unwägbarkeiten ab. Deshalb sollten die folgenden Kapitel über Nistung, Blütenbeziehungen und Habitatansprüche nicht als vom Lebenszyklus getrennte Themen verstanden werden, sondern als ökologische Dimensionen, die dessen Verlauf bedingen.

Die Klimafrage verdient abschließend Erwähnung, aber ohne Überinterpretation. Arbeiten über phänologische Verschiebungen zeigen, dass Bienen und Pflanzen bereits auf die Erwärmung reagieren, mit in mehreren Datensätzen beobachtbaren Datumsverlagerungen (Bartomeus et al., 2011). Für die meisten Schweizer Arten sind jedoch lange Zeitreihen begrenzt; die Auswirkungen des Klimawandels auf Zyklen und Verbreitung von Wildbienen müssen daher noch vorsichtig formuliert werden, insbesondere im alpinen Kontext. Die rigoroseste Formulierung besteht daher darin zu sagen, dass die Phänologie von Wildbienen potenziell empfindlich auf den Klimawandel reagiert, dass Ausmaß, Richtung und Konsequenzen dieser Veränderungen jedoch sehr stark von den Arten und ökologischen Kontexten abhängen.

Zusammenfassend zeichnen sich Wildbienen durch eine große Vielfalt an Lebensweisen aus, aber ein allgemeiner biologischer Rahmen ergibt sich klar für die Arten der gemäßigten Schweiz: Mehrheitlich solitäre Arten, Jahreszyklus als allgemeine Regel, kurze Erwachsenenphase, auf die Weibchen konzentrierte Fortpflanzungsinvestition, vorherige Zellversorgung, Überwinterung im Nest und eng an Blütenressourcen gebundene Phänologie. Die Ausnahmen – jährlich soziale Hummeln, einige Halictidae mit flexiblerer Sozialität, Fälle verlängerter Diapause oder komplexerem Voltinismus – widersprechen diesem Rahmen nicht; sie zeigen vielmehr seine Grenzen und seinen Reichtum. Diese Lesart ist für den gesamten Artikel wichtig, da sie daran erinnert, dass Wildbienen nur verstanden werden können, wenn Biologiezyklus, Blütenressourcen, Nistplatz und Landschaftstemporalität miteinander verknüpft werden.

5. Nistweisen und Nistökologie

Bei Wildbienen ist die Nistung kein sekundärer Aspekt der Biologie, sondern einer der Kerne ihrer reproduktiven Ökologie. Der Erfolg einer lokalen Population hängt zwar von der Präsenz von Blütenressourcen ab, aber ebenso sehr von der Möglichkeit der Weibchen, ein geeignetes Nistsubstrat zu finden, einzurichten, zu schützen und die für den Zellbau notwendigen Materialien dort zu versammeln. In dieser Hinsicht darf das Nest nicht als bloße Unterkunft verstanden werden. Es stellt die vollständige

Infrastruktur der Fortpflanzung dar: Ablageort, Entwicklungsort der Larven, oft Überwinterungsort, und der Raum, in dem ein großer Teil des Überlebens der Nachkommen auf dem Spiel steht. Diese Zentralität des Nestes erklärt, warum Wildbienen so stark auf die Feinstruktur von Lebensräumen reagieren, weit über die bloße Blütenverfügbarkeit hinaus (Müller & Praz, 2024; Westrich, 2019; Zurbuchen & Müller, 2012).

Die konvergente Literatur über Mitteleuropa zeigt, dass eine große Mehrheit der Wildbienen im Boden nistet. Je nach betrachteten Korpora und geografischem Perimeter repräsentieren terrikole Arten in der Regel etwa zwei Drittel bis drei Viertel der Fauna, während der Rest sich auf Arten aufteilt, die in vorhandenen Hohlräumen, in Stängeln, in Totholz, in besonderen Substraten oder aufgrund anderer spezialisierter Strategien nisten (Antoine & Forrest, 2021; Westrich, 2019). Es muss jedoch bei genauen Prozentzahlen für die Schweiz vorsichtig geblieben werden, da feine nationale Quantifizierungen weniger reichlich vorhanden sind als die für Mitteleuropa verfügbaren Synthesen. Die robuste Schlussfolgerung ist daher nicht, dass es einen einzigen unveränderlichen Anteil gäbe, sondern dass Bodennistung bei Wildbienen sehr stark dominiert, was wichtige Konsequenzen für ihre Vulnerabilität gegenüber Versiegelung, Bodenbearbeitung, systematischer Begrünung oder dem Verschwinden von Pionierflächen hat.

Terrikole Arten graben ihr Nest selbst in den Boden, oft in Form eines Hauptgangs, von dem seitliche oder terminale Zellen abzweigen. Dieses allgemeine Schema umfasst jedoch eine starke Vielfalt von Lösungen. Einige Arten errichten isolierte Nester, während andere dichte, manchmal spektakuläre Aggregationen bilden, wenn die lokalen Bedingungen günstig sind. Diese Aggregationen bedeuten im Allgemeinen keine Sozialität vergleichbar mit der der Hummeln oder der Honigbiene; sie spiegeln vor allem eine Konzentration unabhängiger Weibchen auf ein besonders gut angepasstes Substrat wider. Diese Unterscheidung ist wichtig, da die an einem Hang oder einer lichten Wiese beobachteten „Kolonien“ von Terrikolen in Wirklichkeit oft räumliche Ansammlungen solitärer Individuen sind, die durch dieselben physikalischen Bodeneigenschaften angezogen werden (Westrich, 2019; Antoine & Forrest, 2021).

Die Nistpräferenzen terrikol nistender Arten sind viel feiner als oft angenommen. Überblicksarbeiten zeigen, dass Textur, Körnung, Verdichtung, Feuchtigkeit, Bodentemperatur, Neigung, Exposition und Grad der Vegetationsbedeckung die Wahl des Nistplatzes stark beeinflussen (Antoine & Forrest, 2021). Einige Arten bevorzugen sandige oder lehmige, leicht zu grabende Böden; andere nutzen gerne festere Böden, Lehmhänge, wenig begrünte Wege oder kiesige Zonen. Diese Heterogenität verbietet es, von „dem idealen Boden“ im Singular zu sprechen. Was wichtig ist, ist vielmehr das Nebeneinander, auf Landschaftsebene, einer Vielfalt von Mikrobedingungen, die verschiedenen Gilden gerecht werden können. Die Anforderungen an Textur, Feuchtigkeit und Bodentemperatur variieren stark zwischen den Arten; jede übermäßige Verallgemeinerung der Substratpräferenzen muss daher vermieden werden.

Unter den robustesten Ergebnissen der neueren Literatur steht die Bedeutung von nacktem oder wenig begrüntem Boden für viele terrikole Bienen. Gardein et al. (2022) zeigten in deutschen Kalkmagerrasen, dass im Boden nistende Bienen deutlich kahle Bodenbereiche bevorzugten und die Nestdichte dort im Vergleich zu begrünten Kontrollflächen stark zunahm. Dieses Ergebnistyp ist besonders nützlich, da es ein experimentelles Argument liefert, wo viele Arbeiten korrelationell bleiben. Es wäre jedoch übertrieben, daraus abzuleiten, dass jeder nackte Boden für alle Arten günstig ist. Das Vorhandensein von offenem Boden ist ein wichtiger Faktor, sein Wert hängt aber vom Kontext, dem Substrattyp, der Flächenstabilität, der thermischen Exposition und der Nähe zu den von den reproduktiven Weibchen genutzten Ressourcen ab (Antoine & Forrest, 2021; Gardein et al., 2022).

Es ist auch zu betonen, dass Bodennistung nicht notwendigerweise spektakuläre oder im landschaftlichen Sinne seltene Lebensräume erfordert. Viele Arten nutzen sehr gewöhnliche, aber in intensiv bewirtschafteten Landschaften selten gewordene Strukturen: exponierte Hänge, wenig begrünte Wegränder, Bereiche verdichtetem aber nicht versiegeltem Bodens, Pionierbrachen, Kiesgrubenränder, kleine erodierte Flächen, gut drainierte Böden oder Bereiche mit offenem Boden in Trockenrasen. Dieser Punkt ist zentral für das Verständnis der Nistökologie: Die Qualität einer Landschaft für Bienen hängt oft von kaum sichtbaren Mikrostrukturen ab, die leicht durch eine auf Uniformität oder „Sauberkeit“ der Flächen abzielende Bewirtschaftung beseitigt werden.

Neben den terrikolen Arten bildet eine zweite große Gruppe die Arten, die vorhandene Hohlräume nutzen. Diese Hohlräume können Gänge xylophager Insekten in Totholz, hohle Stängel, markhaltige Stängel, Felsspalten, Löcher in alten Mauern oder andere bereits im Lebensraum vorhandene Zwischenräume sein. Auch hier muss man Vereinfachungen vermeiden. Die Literatur zeigt, dass die sogenannten cavicolen Arten sich nicht mit „irgendwelchem Loch“ begnügen; sie wählen Durchmesser, Tiefen, Orientierungen und Mikroklimata aus, die mit ihrer Größe, ihrem Nistverhalten und ihren Baumaterialien kompatibel sind (Beyer et al., 2023; Westrich, 2019). Der Hohlraum ist daher nicht nur ein Behälter, sondern ein vollständiges Mikrohabitat, dessen Qualität die Larvenentwicklung direkt beeinflusst.

Höhlen nistende Arten zeigen die ökologische Bedeutung von Totholz, auf Stümpfen oder Stielen erhaltenen Stängeln und bestimmten alten Landschaftsstrukturen. In stark vereinfachten Landschaften reduziert das Verschwinden alter Hecken, strukturreicher Säume, Brombeergestrüpps, trockener Stängel und toter Holzelemente mechanisch die Nistmöglichkeiten für diese Gruppe. Es ist jedoch im Hinterkopf zu behalten, dass Höhlenbewohner im Verhältnis zu den Terrikolen insgesamt eine Minderheit unter den Wildbienen bleiben. Diese Präzision ist wichtig, um einen häufigen Fehler in der Populärliteratur zu vermeiden: Die öffentliche Aufmerksamkeit konzentriert sich leicht auf Bienen, die in Hohlräumen nisten, weil sie direkt von Insektenhotels betroffen sind, während die Mehrheit der Arten in erster Linie auf geeignete Bodensubstrate angewiesen ist (Antoine & Forrest, 2021; Westrich, 2019).

Unter den Hohlraum nutzenden Arten nutzen einige vor allem hohle oder markhaltige Stängel. Sie können sich in Zweigen von Brombeere, Holunder, Schilf oder anderen Pflanzen mit günstiger Struktur ansiedeln. Andere nutzen bereits im Totholz vorhandene Gänge oder Zwischenräume in Mauern und mineralischen Strukturen. Auch hier kann die Grenze zwischen Kategorien fließender sein als es scheint. Was ökologisch zählt, ist nicht nur das Hauptmaterial des Trägers, sondern die Verfügbarkeit eines ausreichend geschützten Hohlraums, der trocken ist, ohne übermäßig exponiert zu sein, und in einem günstigen Mikroklima liegt. Diese Vielfalt der Lösungen unterstreicht einmal mehr, dass es kein einziges Nistmodell „über dem Boden“ gibt, sondern eine Reihe konvergenter Strategien, die auf der Nutzung verfügbarer Hohlräume basieren.

Einige Arten zeigen noch auffälligere Spezialisierungen. *Osmia*-Arten der Gruppe, die in Schneckenhäusern nistet, bilden eines der bekanntesten Beispiele in Mitteleuropa. In diesen Fällen wird das Schneckenhaus nicht nur passiv besetzt; es wird in eine echte Fortpflanzungsarchitektur integriert, mit Abdichtung, Zellteilung und manchmal Tarnung des Nestes (Müller, 2018). Diese Fälle sind ökologisch wichtig, da sie zeigen, wie weit die Spezialisierung der Nistplätze gehen kann. Sie erinnern auch daran, dass eine auf Landschaftsebene sehr gewöhnliche Mikrostruktur für bestimmte Arten von großer Bedeutung sein kann. Das Verschwinden verfügbarer Schneckenhäuser, die Verknappung offener Lebensräume, in denen sie erhalten bleiben, oder die Veränderung der Bodenstruktur können dann limitierend werden, auch wenn man dies in einer groben Habitatlektüre nicht unmittelbar erkennt.

Über die Standortwahl hinaus stellt der interne Nestbau eine wesentliche Dimension der Nistökologie dar. Die Zellen werden nicht einfach in einem nackten Gang oder Hohlraum angeordnet. Sie werden mit Materialien getrennt, ausgekleidet und verschlossen, deren Wahl stark nach Arten variiert. Einige verwenden Erde oder Schlamm; andere schneiden Blätter- oder Blütenblattstücke aus, sammeln Harz, Pflanzenhaare, Sand, mineralische Reste oder zusammengesetzte Materialien. Bei Megachilidae beispielsweise ist die Verwendung von Blättern, Blütenblättern, Pflanzenhaaren oder Harz für die Zellauskleidung besonders bekannt und ein klassisches Merkmal ihrer Biologie (Michener, 2007; Westrich, 2019). Diese architektonische Dimension hat eine direkte ökologische Tragweite: Damit ein Standort für die Fortpflanzung wirklich günstig ist, muss er nicht nur einen Nistplatz bieten, sondern auch den Zugang zu geeigneten Baumaterialien in der Nestumgebung ermöglichen.

Die Wahl der Materialien ist nicht anekdotisch. Sie beeinflusst die Feuchtigkeit der Zelle, ihre mechanische Widerstandsfähigkeit, ihren Schutz gegen Pathogene, Parasitoide und mikroklimatische Variationen. Einige blattschneidende Bienen verwenden Pflanzenfragmente, die vermutlich zur Regulierung der Larvenmikroumgebung beitragen; andere verwenden Harze mit wahrscheinlich zusätzlichen Schutzeigenschaften. In dieser Perspektive darf Nistung nicht auf die Frage „Wo wird das Nest platziert?“ reduziert werden, sondern muss als Gesamtheit der von der Mutter um die Nachkommen errichteten Vorrichtung verstanden werden. Niststrategien umfassen sowohl das Substrat, die Zellstruktur als auch die Materialwahl; diese verschiedenen Elemente müssen in diesem Kapitel gemeinsam behandelt werden.

Die räumliche Nähe zwischen Nest und Blütenressourcen spielt ebenfalls in der Nistökologie eine Rolle. Es geht dabei nicht darum, dieses Kapitel in ein Blütenkapitel zu verwandeln, sondern anzugeben, dass der Nistplatz nie unabhängig von den Kosten der Sammelflüge gewählt wird. Bei solitären Bienen erhöht die Verlängerung der Entfernungen zwischen Nest und Blütenressourcen die Energiekosten stark und reduziert die produzierte Nachkommenschaft, wie Zurbuchen et al. (2010) experimentell gezeigt haben. Es ist daher plausibel, und durch mehrere Studien gestützt, dass die Qualität eines Nistplatzes auch von seiner relativen Position in der Landschaft abhängt. Ein physikalisch geeignetes Substrat, das aber zu weit von den notwendigen Ressourcen entfernt ist, kann weniger interessant sein als ein leicht suboptimales Substrat, das aber besser vernetzt ist. Diese Wechselwirkung zwischen Nistung und Ressourcennähe bildet einen robusten Punkt der Literatur, auch wenn feine Daten für viele Schweizer Arten noch begrenzt sind.

Die Mikroklimabedingungen des Nestes sind eine weitere wichtige Dimension. Temperatur, Feuchtigkeit, Sonnenexposition, Schutz vor Abfluss und mechanische Substratsstabilität beeinflussen das Überleben von Eiern, Larven und Puppen. Für terrikole Arten kann ein gut exponierter Hang ein wärmeres und trockeneres Mikroklima bieten, das für die Entwicklung günstig ist. Für Höhlenbewohner modifizieren die Orientierung des Eingangs, die Gangtiefe und die Trägernatur die inneren Bedingungen. Diese Parameter sind nicht immer gleich detailliert dokumentiert, je nach Gruppe, aber die Literatur konvergiert auf die Idee, dass das Nest eine sehr empfindliche Mikroumgebung darstellt und keine neutrale Kavität (Antoine & Forrest, 2021; Westrich, 2019). Dies ist einer der Gründe, warum visuell vergleichbare Strukturen sich in ihrer tatsächlichen ökologischen Qualität stark unterscheiden können.

Es gilt auch, in dieser Nistökologie den Druck der natürlichen Feinde einzubeziehen. Wildbienennester können von Milben, Pilzen, Fliegen, Käfern, parasitoiden Hymenopteren und vor allem von kleptoparasitischen Bienen parasitiert werden. Letztere bauen kein Nest und versorgen keine Zellen; sie nutzen die Nester von Wirtsarten aus, in die sie ihre eigene Nachkommenschaft legen oder einbringen. Ihre Präsenz ist daher eng mit der ihrer Wirte und der Beständigkeit der Nistplätze verbunden. Sheffield et al. (2013) haben vorgeschlagen, kleptoparasitische Bienen als interessante Indikator-Taxa für die Bewertung der Qualität und Vollständigkeit von Bienengemeinschaften zu betrachten. Im Kontext dieses Kapitels ist ihr Interesse ein doppeltes: Sie zeigen einerseits, dass die Nistökologie auch komplexe

biotische Interaktionen einschließt, und erinnern andererseits daran, dass eine Landschaft, die für eine bestimmte Biene günstig ist, auch für ein ganzes Gefolge ökologisch assoziierter Arten günstig sein kann.

Neben dem Kleptoparasitismus gibt es bei einigen Bienen auch echten Sozialparasitismus. Dies ist insbesondere bei bestimmten sogenannten „Kuckucks-Hummeln“ der Fall, deren Weibchen in das Nest einer anderen Art eindringen, die Kontrolle übernehmen und ihre Nachkommen von den Arbeiterinnen des Wirtes aufziehen lassen. Diese Lebensweise unterscheidet sich vom Kleptoparasitismus im engeren Sinne, zeigt aber auch, dass die Nistökologie von Wildbienen mehrere Formen parasitärer Abhängigkeit von Fremdnestern einschließt (Plowright & Laverty, 1984; Westrich, 2019).

Ein wichtiger methodischer Punkt verdient Hervorhebung. Die Literatur zur Nistung von Wildbienen ist je nach Gruppe und Region noch ungleichmäßig entwickelt. Antoine und Forrest (2021) betonen, dass trotz der Fülle naturkundlicher Beschreibungen nur wenige experimentelle Studien die genauen Faktoren, die die Wahl oder den Erfolg eines Nistplatzes bestimmen, rigoros isolieren. In der Schweiz bleiben die Daten noch fragmentarisch und vergleichende Quantifizierungen der Verfügbarkeit von Nistplätzen nach Landschaftstypen noch wenig zahlreich. Es muss daher eine gewisse Zurückhaltung in zu scharfen kausalen Formulierungen bewahrt werden. Man kann behaupten, dass der Mangel an Nistsubstraten ein plausibler und oft wichtiger Faktor des Rückgangs ist, aber es ist schwieriger, seinen genauen Anteil im Vergleich zum Blütenmangel zu quantifizieren, vor allem nach Gilden und Landschaftskontexten.

Diese Vorsicht ist umso notwendiger, als die Nistungsfrage in der Naturschutzpraxis manchmal vereinfacht wird. Die mediale Fokussierung auf Insektenhotels beispielsweise erweckt den Eindruck, die Knappheit künstlicher Hohlräume sei das zentrale Problem der Wildbienen. Eine solche Lesart verschleiert jedoch die numerische Dominanz der terrikolen Arten und die große Vielfalt der Bedürfnisse an natürliche Substrate. Künstliche Nisthilfen können für einige cavicolne Arten, zur Beobachtung oder zur Bewusstseinsbildung nützlich sein, antworten aber nur auf einen Bruchteil der realen Bedürfnisse der Gruppe. Außerdem können sie, wenn schlecht konzipiert oder gepflegt, Pathogene konzentrieren, einige häufige Arten auf Kosten anderer begünstigen oder ein reduktives Bild der Nistung vermitteln. Ohne hier in ein Managementkapitel einzutreten, ist es wichtig daran zu erinnern, dass die Nistökologie von Wildbienen weit über die Frage der künstlichen Vorrichtungen hinausgeht.

Die Schweiz bietet dank ihrer Geologie, Topographie und Landschaftsdiversität eine große potenzielle Vielfalt von Nistsubstraten: Trockenhänge, Kalkrasen, Kiesböden, alte Mauern, Holzstrukturen, Auengebiete, Pionierbrachen, Terrassen und extensive Agrarlandschaften. Diese potenzielle Vielfalt garantiert jedoch nicht ihre tatsächliche Verfügbarkeit. Landwirtschaftliche Intensivierung, allgemeine Begrünung, Versiegelung, das Verschwinden von Randstrukturen und die Vereinfachung von Landschaftsmosaiken reduzieren oft die Anzahl tatsächlich nutzbarer Mikrohabitate. Deshalb muss Nistökologie nicht nur als Beschreibung natürlicher Verhaltensweisen verstanden werden, sondern als besonders sensible Analyseebene zeitgenössischer Landschaftstransformationen.

Letztlich enthüllen die Nistweisen von Wildbienen eine zentrale Tatsache: Die Fortpflanzung hängt von einer sehr feinen Kombination aus Substrattyp, Mikroklima, Verfügbarkeit von Baumaterialien, Druck der natürlichen Feinde und Zugänglichkeit der Blütenressourcen ab. Diese Kombination variiert nach Arten, manchmal sehr stark. Genau diese strukturelle Spezialisierung macht die Gruppe sowohl biologisch faszinierend als auch ökologisch vulnerabel.

6. Bienen-Blüten-Beziehungen und trophische Spezialisierung

Die Beziehungen zwischen Wildbienen und Blüten lassen sich nicht auf einen allgemeinen Besuch der blühenden Vegetation reduzieren. Sie bilden einen der Kerne der Bienenbiologie, weil Blüten sowohl die

für Adulte notwendige Energie als auch die für die Entwicklung der Nachkommen unerlässlichen Ressourcen liefern. Diese Doppelfunktion erfordert von Anfang an eine zentrale Unterscheidung. Nektar dient hauptsächlich als Energienahrung für Adulte, während Pollen eine entscheidende Rolle bei der Larvenernährung spielt. Bei Bienen ist die wichtigste ökologische Frage daher nicht nur, welche Blüten besucht werden, sondern vor allem, welche Blüten den Pollen liefern, der tatsächlich für die Brut gesammelt wird. Auf dieser Basis definiert die Literatur die trophische Spezialisierung von Bienen, viel mehr als auf der bloßen Beobachtung nektarsuchender Besuche der Adulten (Rasmussen et al., 2020; Müller & Praz, 2024).

Diese Unterscheidung ist wesentlich, da eine Biene relativ generalistisch erscheinen kann, wenn man ihre Blütenbesuche im Feld beobachtet, während sie biologisch für den für Larven bestimmten Pollen spezialisiert bleibt. Adulte können Nektar aus einem breiteren Blütenspektrum trinken als dasjenige, das für die Zusammenstellung der pollinischen Nestvorräte genutzt wird. Mit anderen Worten übersetzt die scheinbare Breite des auf der Ebene einzelner Adulte beobachteten Blütenspektrums nicht automatisch die tatsächliche Breite des für die Fortpflanzung relevanten trophischen Regimes. Die Synthese von Rasmussen et al. (2020) betont genau diesen Punkt: Die Spezialisierung von Bienen muss an der Schnittstelle von Verhalten, Morphologie, Pollentransport und tatsächlicher Ressourcennutzung für die Larvenentwicklung gedacht werden, und nicht als oberflächliche Blütenpräferenz (Rasmussen et al., 2020).

Es muss auch zwischen trophischer Spezialisierung und der beim Sammeln beobachteten Blütenkonstanz unterschieden werden. Viele Bienen, auch einige nicht streng spezialisierte Arten, neigen dazu, während desselben Ausflugs Blüten eines relativ homogenen Typs zu besuchen. Dieses Blütenkonstanzverhalten verbessert oft die Sammeleffizienz, reduziert die Lernkosten und begünstigt aus Pflanzensicht einen gezielteren Pollentransfer zwischen kompatiblen Blüten. Grüter und Ratnieks (2011) erinnern jedoch daran, dass diese Konstanz nicht mit strikter langfristiger Spezialisierung verwechselt werden darf: Eine Biene kann während einer bestimmten Reise einem Blütentyp treu sein, ohne deshalb in ihrer gesamten Biologie eng von diesem Pflanzentyp abhängig zu sein (Grüter & Ratnieks, 2011). Für die ökologische Analyse ist es daher unerlässlich, diese zwei Ebenen getrennt zu halten: kurzfristige Verhaltensweise und trophische Spezialisierung im Sinne der regelmäßigen Brutversorgung.

In der Literatur über Wildbienen wird Spezialisierung oft mit Hilfe eines Gradienten von Polylektie zu Oligolektie beschrieben. Polylektische Arten sammeln Pollen von mehreren, manchmal zahlreichen Pflanzenfamilien. Oligolektische Arten hingegen beschränken sich auf eine viel engere Gruppe von Wirtspflanzen, je nach Autoren auf Ebene einer Gattung, einer Tribus oder einer Familie. Es handelt sich nicht um eine perfekt binäre Opposition. Einige Arten nehmen Zwischenpositionen ein, und die genauen Grenzen zwischen Kategorien hängen teilweise von der gewählten taxonomischen Auflösung und der Qualität der verfügbaren Daten ab. Trotz dieser Grauzone bleibt die Unterscheidung nützlich, weil sie sehr unterschiedliche Ökologien und sehr kontrastierende Grade der Abhängigkeit von der floristischen Zusammensetzung der Lebensräume widerspiegelt (Rasmussen et al., 2020).

Im Schweizer Kontext liefert die Rote Liste zu diesem Thema besonders aufschlussreiche Ergebnisse. Sie erinnert zunächst daran, dass Bienen im Gegensatz zu anderen Bestäubergruppen Blüten nicht nur besuchen, um ihren eigenen Energie- und Proteinbedarf zu decken, sondern auch, um ihre Larven zu ernähren. Sie zeigt dann, dass der Grad der Blütenspezialisierung für 449 bewertete nicht parasitische Arten bekannt ist, von denen 149, also 33,2 %, oligolektisch sind. Vor allem ist der Anteil der Arten auf der Roten Liste bei oligolektischen Arten deutlich höher als bei polylektischen Arten: 56,5 % gegenüber 37,5 %. Dieselbe Quelle präzisiert außerdem, dass oligolektische Arten, die an Brassicaceae, Cardioideae und Dipsacoideae gebunden sind, zu den am stärksten bedrohten gehören. Diese Daten sind bedeutsam, da

sie zeigen, dass Blütenspezialisierung kein marginales oder anekdotisches Merkmal ist, sondern ein Faktor, der eng mit dem Gefährdungsrisiko in der aktuellen Schweizer Fauna verbunden ist (Müller & Praz, 2024).

Diese Überrepräsentation der Spezialisten unter den bedrohten Arten erlaubt jedoch keine zu einfache Lesart. Sie bedeutet nicht, dass jede Spezialisierung an sich nachteilig ist, noch dass alle generalistischen Arten geschützt sind. Sie weist vielmehr darauf hin, dass auf der Ebene zeitgenössischer Landschaften Arten, die von einem engen pollinischen Spektrum abhängig sind, im Durchschnitt einen geringeren Substitutionsspielraum haben, wenn die Wirtspflanzen seltener werden, sich fragmentieren oder phänologisch weniger mit der Flugzeit der Bienen synchronisiert sind. Dieselbe Logik gilt, wenn die Wirtspflanzen noch lokal vorhanden sind, aber auf Flächen, die zu klein, zu isoliert oder zu weit von den Nistplätzen entfernt sind. Blütenspezialisierung ist daher nicht nur ein beschreibendes Merkmal; sie wirkt als ökologisch strukturierendes Merkmal, das Bienen direkt mit der feinen botanischen Zusammensetzung der Lebensräume verbindet (Müller & Praz, 2024; Rasmussen et al., 2020).

Die experimentellen Arbeiten von Praz et al. (2008) liefern hier ein wesentliches Ergebnis. Indem die Autoren Larven mehrerer Spezialistenarten auf Fremdpollen aufzogen, zeigten sie, dass diese Bienen sich nicht korrekt auf diesen Alternativressourcen entwickeln konnten. Das stärkste Ergebnis dieser Studie ist, dass einige scheinbar in der Umwelt verfügbare Pollen für Spezialisten biologisch nicht austauschbar sind. Diese Nicht-Austauschbarkeit legt die Existenz wichtiger physiologischer Zwänge nahe, möglicherweise verbunden mit der Pollenchemie, seiner Verdaulichkeit oder der Fähigkeit der Larven, bestimmte Nährstoffe zu assimilieren und bestimmten Sekundärverbindungen gegenüber tolerant zu sein. Mit anderen Worten ist bei einem Teil der Spezialistenbienen die Spezialisierung nicht nur eine Verhaltenswahl; sie ist auch eine funktionale Zwänge der Entwicklung (Praz et al., 2008).

Die Ergebnisse von Sedivy et al. (2011) verstärken diese Lesart noch. Indem die Autoren zwei sehr nahe stehende Arten der Gattung *Osmia* verglichen, die als sehr generalistisch gelten, zeigten sie, dass sie sich in ihrer Fähigkeit, ihre Entwicklung auf denselben Pollenregimen erfolgreich abzuschließen, deutlich unterscheiden. Dieses Ergebnis ist besonders lehrreich, da es zeigt, dass selbst Polylektie keine unbegrenzte Plastizität bedeutet. Nahe stehende Arten, die ein breites Pflanzenspektrum nutzen, können dennoch markante physiologische Unterschiede in ihrer Fähigkeit aufweisen, bestimmte Ressourcen zu nutzen. Die praktische Konsequenz ist ebenso bedeutsam: In bewirtschafteten Landschaften kann man nicht davon ausgehen, dass eine allgemeine Zunahme des Blütenangebots automatisch das Verschwinden der für die Larvenentwicklung wichtigsten Pflanzen kompensiert (Sedivy et al., 2011).

Auf ökologischer Ebene hat diese Spezialisierung mehrere wesentliche Konsequenzen. Erstens hängt die Qualität eines Lebensraums für Wildbienen von seiner feinen botanischen Zusammensetzung ab, nicht nur von der Gesamtzahl sichtbarer Blüten. Zweitens ist die Phänologie entscheidend: Die Wirtspflanzen müssen nicht nur präsent sein, sondern zum richtigen Zeitpunkt mit ausreichend reichlicher Blüte während der Flugperiode der reproduktiven Weibchen. Drittens ist der Aspekt räumlich: Die Blütenressourcen müssen in einer mit der Lage der Nester kompatiblen Entfernung zugänglich sein. Diese drei Dimensionen – Zusammensetzung, Zeitlichkeit, Zugänglichkeit – erklären, warum Spezialistenarten besonders empfindlich auf Landschaftsvereinfachung und Habitatfragmentierung reagieren (Müller & Praz, 2024; Rasmussen et al., 2020).

Im aktuellen Schweizer Kontext ist die robusteste Schlussfolgerung daher folgende: Bienen-Blüten-Beziehungen stehen im Kern der Ökologie von Wildbienen, nicht nur weil Blüten Nahrung und Energie liefern, sondern weil ein bedeutender Teil der Fauna von relativ engen trophischen Beziehungen mit bestimmten Pflanzengruppen abhängt. Diese Abhängigkeit ist stark mit dem Gefährdungsrisiko auf nationaler Ebene verbunden, wie die Rote Liste zeigt. Sie beruht auf einer Reihe kombinierter

Mechanismen – Sammelverhalten, Blütenkonstanz, sensorische Erkennung, physiologische Entwicklungszwänge und phänologische Synchronisation –, die Pflanzen-Bienen-Interaktionen zu einem zentralen Element des Schutzes von Wildbienen machen. Deshalb muss jede Überlegung zu ihrem Schutz über die einfache Idee des „Blüten hinzufügen“ hinausgehen und sich mit der genauen botanischen Struktur der Lebensräume, den tatsächlich genutzten Wirtspflanzen und ihrem Erhalt in Zeit und Raum befassen (Müller & Praz, 2024; Praz et al., 2008; Rasmussen et al., 2020; Sedivy et al., 2011).

7. Bedeutung der Wildbienen als Bestäuber

Die Bedeutung der Wildbienen als Bestäuber kann nur dann korrekt verstanden werden, wenn zwei häufige Vereinfachungen vermieden werden. Die erste würde darin bestehen, die Bestäubung auf die alleinige Honigbiene zu reduzieren, als ob alle für die Pflanzenreproduktion oder die landwirtschaftliche Produktion nützlichen Pollentransfers auf *Apis mellifera* zurückgeführt werden könnten. Die zweite würde im Umkehrschluss darin bestehen, Wildbienen als systematisch bedeutsamer als die Honigbiene in allen Kontexten darzustellen. Der Wissenstand ist nuancierter. Was er mit der größten Solidität zu behaupten erlaubt, ist, dass Wildbienen eine bedeutende funktionale Rolle spielen, sowohl bei der Fortpflanzung vieler Wildpflanzen als auch bei der Bestäubung verschiedener Kulturen, und dass diese Rolle weder einheitlich ersetzbar noch auf die bloße Häufigkeit einer betreuten Art reduzierbar ist (Garibaldi et al., 2013; Drossart & Gérard, 2020; Sutter et al., 2017).

Aus allgemein ökologischer Sicht nehmen Wildbienen an der Aufrechterhaltung von Pflanzen-Bestäuber-Interaktionen in natürlichen, halbnatürlichen und landwirtschaftlichen Lebensräumen teil. Sie sind offensichtlich nicht die einzigen bestäubenden Insekten; Schwebfliegen, Schmetterlinge, Käfer und andere Gruppen tragen ebenfalls bei, manchmal in bedeutendem Maß. Aber Bienen nehmen einen besonderen Platz ein, weil sie selbst auf Blüten angewiesen sind, um ihre Larven zu ernähren, und nicht nur für ihre eigene Erwachsenenernährung. Diese Abhängigkeit macht sie zu oft sehr regelmäßigen, zu bestimmten Zeiten zahlreichen und besonders effektiven Blütenbesucherinnen für den Pollentransport. Bei Wildbienen kommt diese Effizienz nicht nur aus der Individuenzahl, sondern aus der Vielfalt der Formen, Verhaltensweisen und Besuchszeitlichkeiten, die die Gruppe charakterisieren.

Einer der robustesten internationalen Befunde stammt von Garibaldi et al. (2013), die an 41 Kultursystemen weltweit gezeigt haben, dass wilde Bestäuber den Fruchtansatz unabhängig von der Häufigkeit der Honigbiene erhöhen. Dieses Ergebnis ist besonders wichtig, weil es nicht nur zeigt, dass Wildbienen an der Bestäubung teilnehmen; es zeigt auch, dass ihr Beitrag nicht verschwindet, wenn Honigbienen präsent sind. Mit anderen Worten gibt es einen eigenen Effekt wilder Bestäuber. Die solideste Interpretation ist daher nicht, dass Wildbienen die Honigbiene „ersetzen“, sondern dass sie ihr komplementäre Funktionen hinzufügen, die die Gesamtbestäubung erhöhen (Garibaldi et al., 2013).

Diese Komplementarität erklärt sich weitgehend durch die Vielfalt der biologischen Merkmale von Wildbienen. Einige Arten sind früher im Jahr aktiv, andere später. Einige sammeln bei niedrigeren Temperaturen oder ungünstigeren Wetterbedingungen als die Honigbiene. Einige nutzen effektiver komplexe, tiefe oder für *Apis mellifera* weniger zugängliche Blüten. Andere zeigen Sammelverhalten oder Körpergrößen, die die Art verändern, wie Pollen entnommen, transportiert und auf den fertilen Organen der Blüten abgelegt wird. Wildbienen erweisen sich oft als besonders nützlich bei anspruchsvollen Kulturen oder unter marginalen klimatischen Bedingungen, eben weil ihre Morphologie und ihr Verhalten sich von der Honigbiene unterscheiden.

Einer der wichtigsten Befunde der neueren Literatur ist genau, dass die Diversität der Bestäuber an sich zählt. Rogers et al. (2014) zeigten in einer Dauerkultur, dass der Bienenartenreichtum sowohl die Produktivität als auch ihre Stabilität verbesserte. Senapathi et al. (2021) kamen auf globaler Ebene zu dem

Schluss, dass die Diversität wilder Insekten die interannuelle Stabilität der Bestäubergemeinschaften von Kulturen erhöht. Diese Ergebnisse bedeuten nicht, dass jede Art in gleichem Maß beiträgt, noch dass alle seltenen Arten ein gleichwertiges funktionales Gewicht in allen Systemen haben. Sie zeigen jedoch, dass eine diversere Versammlung dazu neigt, den Bestäubungsdienst robuster gegenüber Witterungsschwankungen, Ressourcenvariationen oder interannuellen Abundanzänderungen zu machen.

Im Schweizer Kontext zeigen die solidesten Daten, dass entomophile Bestäubung eine reale wirtschaftliche Bedeutung hat. Sutter et al. (2017) schätzen, dass von Insekten abhängige Kulturen etwa 5 % der landwirtschaftlichen Nutzfläche der Schweiz ausmachen und dass der direkte wirtschaftliche Wert der Insektenbestäubung zwischen 205 und 479 Millionen Franken pro Jahr liegt. Diese Schätzung muss mit Vorsicht interpretiert werden, da sie auf Kategorien der Kulturabhängigkeit und nicht auf einer direkten Messung, Kultur für Kultur, des genauen Anteils der Wildbienen beruht. Dennoch reichen diese Arbeiten aus, um zu zeigen, dass wilde Bestäuber kein rein theoretisches oder Erbschaftsthema darstellen; sie betreffen auch konkrete agronomische Funktionen.

In der Frage der Kompensation durch die Honigbiene konvergieren die Überblicksarbeiten eher zu einer vorsichtigen Antwort: Die Kompensation ist bestenfalls teilweise und stark vom Kulturtyp, der Landschaft und den ökologischen Bedingungen abhängig (Garibaldi et al., 2013; Drossart & Gérard, 2020). Diese Schlussfolgerung ist wichtig nicht nur für die Landwirtschaft, sondern auch für den Naturschutz. Sie bedeutet, dass die Vermehrung von Bienenstöcken an sich keine äquivalente Strategie zur Erhaltung wilder Gemeinschaften darstellt.

Letztlich kann die Bedeutung der Wildbienen als Bestäuber in vier Punkten zusammengefasst werden. Erstens tragen sie substantiell zur Bestäubung vieler Wild- und Kulturpflanzen bei. Zweitens ist ihr Beitrag weitgehend komplementär zu dem der Honigbiene und keine bloße Redundanz. Drittens können bestimmte Arten oder Gilden in bestimmten Kultursystemen oder unter bestimmten klimatischen Bedingungen besonders effektiv sein. Viertens erhöht die Diversität der Wildbienen die Stabilität und Robustheit des Bestäubungsdienstes. Deshalb gehört der Schutz der Wildbienen nicht nur zu einem Ziel der patrimonialem Biodiversität, sondern auch zur Aufrechterhaltung einer wesentlichen ökologischen Funktion der Landschaften.

8. Bedrohungen für Wildbienen

Der Erhaltungszustand der Wildbienen in der Schweiz zwingt dazu, die Frage der Bedrohungen präzise, aber auch methodisch zu behandeln. Es reicht nicht aus, eine Reihe möglicher Drücke aufzulisten; man muss, soweit wie möglich, unterscheiden, was einem dokumentierten Rückgang entspricht, was gut fundierten Faktoren entspricht, und was schwieriger zu hierarchisieren bleibt aufgrund des oft korrelativen Charakters der Daten. Der allgemeine Befund, der sich ergibt, ist auf einem wesentlichen Punkt robust: Wildbienen sind in der Schweiz, wie anderswo in Mitteleuropa, einem Ensemble von Drücken ausgesetzt, die hauptsächlich mit anthropogenen Landschaftstransformationen zusammenhängen. Andererseits bleibt der genaue Anteil jedes Faktors an den beobachteten Rückgängen schwieriger zu isolieren, vor allem wenn mehrere Bedrohungen gleichzeitig wirken.

Der erste, solideste Befund ist das Ausmaß des Problems selbst. Die neueste Schweizer Rote Liste bewertet 615 Arten und schlussfolgert, dass 279 davon, also 45,4 %, auf der Roten Liste stehen; davon gelten 59 Arten als in der Schweiz ausgestorben (Müller & Praz, 2024). Dieses Ergebnis ist auf zwei Ebenen besonders markant. Einerseits bestätigt es, dass Bienen zu den am stärksten von Bedrohungen der Biodiversität betroffenen Insektengruppen gehören. Andererseits zeigt es, dass das Phänomen nicht nur einen diffusen Häufigkeitsrückgang betrifft, sondern auch das bereits effektive nationale Verschwinden einer wichtigen Anzahl von Arten. Es muss jedoch sofort eine wesentliche methodische Präzision

hinzugefügt werden: Die neue Rote Liste erlaubt keinen einfachen und direkten Vergleich mit der von 1994, aufgrund der Unterschiede in der Methode, der taxonomischen Fortschritte, der sehr starken Zunahme verfügbarer Daten und der Entwicklung der Bewertungskriterien. Es wäre daher unklug, allein auf dieser Basis zu behaupten, die Situation habe sich zwischen den beiden Bewertungen linear verschlechtert, verbessert oder stabilisiert. Was man mit Sicherheit sagen kann, ist dagegen, dass die aktuelle Situation besorgniserregend bleibt und ein sehr bedeutender Teil der einheimischen Fauna bedroht ist (Müller & Praz, 2024).

Die Bedrohungen für Wildbienen in der Schweiz sind hauptsächlich mit menschlichen Landschaftstransformationen verbunden: landwirtschaftliche Intensivierung, Verlust und Fragmentierung halbnatürlicher Lebensräume, Vereinfachung des Landschaftsmosaiks, Reduktion der Blütenressourcen und Nistplätze, Urbanisierung, Exposition gegenüber Pestiziden und, in zunehmendem Maß, Klimaauswirkungen. Diese Bedrohungen wirken nicht isoliert und betreffen nicht alle Arten auf dieselbe Weise. Spezialisierte Arten, Sommerarten, Arten, die an präzise Mikrohabitate gebunden sind, und im Boden nistende Arten erscheinen besonders vulnerabel. Wissenschaftlich wäre es übertrieben, einen einzigen Faktor als Hauptverantwortlichen in allen Kontexten zu bezeichnen. Andererseits ist es stark belegt, dass Habitatverlust und strukturelle Verarmung der Landschaften die gemeinsame Basis bilden, auf der sich andere Drücke pflöpfen, deren relative Bedeutung je nach Lebensräumen, Arten und regionalen Kontexten variiert.

9. Habitatsprüche: Was Wildbienen brauchen

Im Studium der Wildbienen kann der Begriff „Habitat“ nicht im vagen Sinne eines mehr oder weniger natürlichen oder mehr oder weniger geblühten Lebensraums verstanden werden. Für Bienen ist ein funktionaler Lebensraum ein System kombinierter Ressourcen. Er muss in einem ökologisch kohärenten Raum Blüten bieten, die den Bedürfnissen von Adulten und Larven entsprechen, Nistplätze, die mit den Fortpflanzungsstrategien der präsenten Arten kompatibel sind, Nestbaumaterialien, wenn diese notwendig sind, sowie eine Landschaftskonfiguration, die diese verschiedenen Ressourcen ohne übermäßige Bewegungskosten miteinander verbindet. Wildbienen sind nicht von einem einzigen günstigen Element abhängig, sondern von einer Reihe von Mindest- und Optimalbedingungen, die Blütenressourcen, Nistmöglichkeiten und Landschaftsstruktur kombinieren.

Diese Präzision ist wichtig, da sie es ermöglicht, ein häufiges Missverständnis zu vermeiden. Ein Lebensraum kann auf den ersten Blick günstig erscheinen, weil er zu einem bestimmten Zeitpunkt eine reiche Blüte aufweist, während er für viele Wildbienen mediokre Qualität hat, wenn die Nistplätze fehlen, wenn die entscheidenden Pflanzen zu anderen Zeiten der Saison fehlen oder wenn die Ressourcen zu weit voneinander entfernt sind. Umgekehrt kann ein blühenderisch wenig spektakulärer Standort für bestimmte Arten von großem Wert sein, wenn er auf kurzen Distanzen ein adäquates Nistsubstrat, einige entscheidende Wirtspflanzen und ein günstiges Mikroklima kombiniert. Deshalb muss die Habitatqualität für Wildbienen immer funktional und nicht nur visuell gedacht werden.

Die räumliche Nähe zwischen den Ressourcen ist kein sekundäres Detail des Habitats, sondern eine zentrale ökologische Bedingung. Bei vielen Wildbienen spielen sich effiziente Sammelflüge eher auf der Ebene einiger hundert Meter als von Kilometern ab, so dass eine scheinbar blütenreiche Landschaft wenig funktional bleiben kann, wenn diese Ressourcen zu weit von den Nistplätzen entfernt sind. Die experimentellen Arbeiten von Zurbuchen et al. (2010) zeigen im Übrigen, dass die Verlängerung der Entfernung zwischen Nest und Blütenressourcen die Fortpflanzungsleistung deutlich reduziert: Bei *Hoplitis adunca* führte eine Zunahme von 150 m zu einer Abnahme von etwa 23 % der versorgten Zellen, und bei *Chelostoma rapunculi* führte eine Zunahme von 500 m zu einer Abnahme von etwa 46 %. Diese Ergebnisse

dürfen nicht in eine universelle Schwelle für alle Arten umgewandelt werden, da die Flugdistanzen stark von Körpergröße, Verhalten und Landschaftskontext abhängen. Sie zeigen jedoch robust, dass ein günstiger Lebensraum nicht nur von der Präsenz der Ressourcen abhängt, sondern auch von ihrer tatsächlichen Nähe im Raum (Zurbuchen et al., 2010; Zurbuchen & Müller, 2012).

Die erste Anforderung ist ein diversifiziertes und zeitlich kontinuierliches Blütenangebot. Es genügt nicht, dass eine Landschaft eine reiche Blüte über eine kurze Frühlings- oder Sommerperiode produziert. Die Schweizer Wildbienen haben sehr unterschiedliche Flugzeiten, und ihre Bedürfnisse variieren je nachdem, ob es sich um frühe, sommerliche, generalistische oder spezialisierte Arten handelt. Ein qualitativ hochwertiger Lebensraum muss daher eine Abfolge von Blütenressourcen vom frühen Frühling bis zum Ende des Sommers anbieten, mit einer ausreichend vielfältigen botanischen Zusammensetzung, um verschiedenen trophischen Spektren gerecht zu werden.

Die zweite grundlegende Anforderung ist die Verfügbarkeit geeigneter Nistplätze. Ein großer Teil der Wildbienen nistet im Boden, was die Präsenz permeabler Flächen, geeigneter Substrate, manchmal offenem oder wenig begrüntem Boden, Hängen, gut exponierten Böschungen oder Pionierbereichen erfordert. Andere Arten sind auf vorhandene Hohlräume in Totholz, hohlen Stängeln, markhaltigen Stängeln, alten Mauern, mineralischen Zwischenräumen oder vergleichbaren Strukturen angewiesen.

Die räumliche Nähe zwischen den Ressourcen bildet eine dritte zentrale Anforderung. Wildbienen nutzen die Landschaft nicht als abstrakten Raum; sie müssen ihr Nest physisch mit den Blütenressourcen verbinden, die für die Erwachsenenenergie und die Brutversorgung notwendig sind. Die Sammelfernungen sind mit der Körpergröße, dem Flugverhalten, dem Landschaftstyp und der lokalen Ressourcenabundanz verbunden (Greenleaf et al., 2007). Experimentelle Arbeiten haben gezeigt, dass die Zunahme der Entfernung zwischen Nest und Blütenressourcen die Nachkommenschaftsproduktion bei solitären Bienen reduziert (Zurbuchen et al., 2010). Diese Einschränkung führt zu einer Schlüsselidee: Ein qualitativ hochwertiger Lebensraum für Wildbienen ist oft ein vernetzter Lebensraum.

Hecken, Säume und Übergangszonen spielen in dieser Logik eine besonders wichtige Rolle. Sie bieten oft auf kurzen Distanzen eine seltene Kombination von Blüten, Holzstrukturen, Stängeln, wärmeren Zonen und Vegetationsunterbrechungen, die für die Nistung günstig sind. Pfiffner et al. (2018) zeigen, dass hochwertige Lebensräume auf Biobetrieben sich gegenseitig ergänzen und dass lineare Landschaftselemente zu dieser Komplementarität beitragen.

Extensive Wiesen und Trockenrasen erscheinen in vielen Studien als besonders günstige Lebensräume. Sie kombinieren oft Blütenreichtum, vielfältige Bodenstrukturen, mikrotopographische Heterogenität und günstige thermische Bedingungen. Es muss jedoch vermieden werden, sie zu magischen, für alle Arten gültigen Lebensräumen zu machen. Die Komplementarität der Lebensräume zählt mehr als ein einziger Lebensraum-Typ.

In städtischen und stadtnahen Landschaften nehmen die Habitatanforderungen eine etwas andere Form an, ohne ihre grundlegende Logik zu ändern. Kleine blütenreiche Gärten, Brachen, alte Mauern, permeable Böden, lokal erhaltene tote Bäume und vielfältige Vegetationsstrukturen können auf lokaler Ebene eine erstaunliche Anzahl von Arten beherbergen. Dies bestätigt eine wichtige Idee: Die Habitatqualität entscheidet sich oft auf sehr kleiner Skala, aber ihre Dauerhaftigkeit hängt davon ab, dass diese kleinen Flächen in eine breitere Landschaftsstruktur eingebettet sind.

Zusammenfassend kann, was Wildbienen brauchen, auf folgende Weise synthetisch, aber nicht simplistisch formuliert werden. Sie brauchen diversifizierte und zeitlich verteilte Blütenressourcen; Nistplätze, die ihren jeweiligen Strategien angepasst sind; Baumaterialien, wenn ihre Biologie es erfordert; mikroklimatische Bedingungen, die mit ihrer Aktivität und der Entwicklung ihrer Nachkommen kompatibel

sind; und eine Landschaftsstruktur, die diese Ressourcen ausreichend nahe beieinander hält. Je spezialisierter eine Art ist, desto strenger neigen diese Anforderungen zu sein. Je homogener, intensiver oder fragmentierter eine Landschaft ist, desto schwieriger wird es, alle diese Bedingungen zu vereinen. Deshalb verweist der Begriff Habitat, auf Wildbienen angewendet, immer auf ein funktionales Ressourcenmosaik und kein bloßes Pflanzendekor.

10. Die Honigbiene als besonderes Thema: Nutzen, Grenzen, Konkurrenz

Die Honigbiene, *Apis mellifera*, nimmt in einem der Wildbienen gewidmeten Artikel einen singulären Platz ein. Sie ist sowohl ein wichtiger Bestäuber für bestimmte landwirtschaftliche Produktionen, die Zentralart der Imkerei, als auch ein vom Menschen in Dichten bewirtschafteter Organismus, die nicht notwendigerweise der spontanen ökologischen Kapazität der Lebensräume entsprechen. Aus diesem Grund kann sie weder als einfaches Äquivalent der Wildbienen noch als einheitliches Problem behandelt werden, dessen Auswirkungen überall identisch wären. Ein rigoroser Ansatz erfordert die Unterscheidung mehrerer Analyseebenen: den agronomischen Nutzen der Honigbiene, die Überschneidung der Ressourcen mit Wildbienen, die eventuelle Existenz einer effektiven Konkurrenz, die gemessenen Auswirkungen auf Fortpflanzung und Fitness der Wildbienen sowie die gesonderte Frage der Pathogenübertragung.

Auf funktionaler Ebene lässt der Nutzen der Honigbiene für die Landwirtschaft wenig Zweifel aufkommen. In der Schweiz schätzen Agroscope-Arbeiten den direkten wirtschaftlichen Wert der Insektenbestäubung auf 205 bis 479 Millionen Franken pro Jahr, und entomophile Kulturen repräsentieren etwa 5 % der landwirtschaftlichen Nutzfläche und 14 % der Ackerfläche. Es wäre daher falsch, die Honigbiene als ökologisch vernachlässigbaren oder ausschließlich problematischen Organismus zu behandeln (Sutter et al., 2017).

Die Ergebnisse von Garibaldi et al. (2013) zeigen an mehr als 40 Kultursystemen, dass wilde Insekten die Fruchtbildung unabhängig von der Häufigkeit der Honigbiene erhöhen und dass Besuche wilder Insekten die Fruchtansatzrate im Durchschnitt stärker verbessern als eine äquivalente Zunahme der Honigbienenbesuche. Die solideste Schlussfolgerung ist daher nicht, dass die Honigbiene nutzlos wäre, sondern dass sie hauptsächlich als Ergänzung wirkt und nicht als vollständiger Ersatz der wilden Bestäuber.

Die erste heikle Frage ist die der Überschneidung der Blütenressourcen. Es ist gut belegt, dass die Honigbiene eine sehr generalistische Art ist, die ein breites Blütenspektrum nutzen kann, und lokal sehr hohe Dichten aufgrund bewirtschafteter Bienenstöcke erreichen kann. Dieser einfache Befund reicht aus, um eine bedeutende Überschneidung mit vielen Wildbienen, insbesondere in Lebensräumen mit räumlich konzentrierten oder saisonal begrenzten Ressourcen, plausibel zu machen. Aber hier müssen zwei Dinge klar unterschieden werden: Ressourcenüberschneidung und effektive Konkurrenz. Erstere ist weitgehend dokumentiert; letztere kann nicht automatisch aus ersterer abgeleitet werden. Wie die systematische Übersicht von Mallinger et al. (2017) daran erinnert, zeigen viele Studien eine gemeinsame Nutzung derselben Blüten, aber deutlich weniger demonstrieren eine direkte negative Auswirkung auf Abundanz, Diversität oder Fitness der Wildbienen (Mallinger et al., 2017).

Die Übersicht von Mallinger et al. (2017) ist besonders nützlich, weil sie genau diese Heterogenität synthetisiert. Für Studien zur Konkurrenz berichten 53 % von negativen Auswirkungen auf Wildbienen, 28 % beobachten keinen Nettoeffekt und 19 % finden gemischte Ergebnisse. Diese Bilanz verbietet sowohl zwei übertriebene Schlussfolgerungen: einerseits die Idee, dass Honigbienen überall und immer Wildbienen schaden; andererseits die Idee, dass keinerlei besorgniserregende Auswirkungen bestehen würden. Die Literatur gibt kein einheitliches Urteil, zeigt aber deutlich, dass negative Auswirkungen

möglich sind, manchmal ausgeprägt, und stark vom ökologischen Kontext, der Bienenstockdichte, der Blütenverfügbarkeit, der Landschaft und den betrachteten Taxa abhängen.

Die neuesten Ergebnisse bestätigen diese Notwendigkeit, nach Kontext zu differenzieren. Die Studie von Pasquali et al. (2025), durchgeführt auf der geschützten Insel Giannutri, ist methodologisch bemerkenswert, weil sie experimentelle Manipulation, Messung der Blütenressourcen und Monitoring der Wildbienenreaktionen kombiniert. Die Autoren zeigen, dass eine tägliche temporäre Ausschlussung der Honigbienen die Verfügbarkeit von Nektar und Pollen erhöht, das Sammelverhalten der Wildbienen verändert und in einem Kontext starken Rückgangs bestimmter großer Wildbienen über mehrere Jahre steht. Diese Studie liefert daher ein starkes empirisches Argument zugunsten einer möglichen exploitativen Konkurrenz bei hoher Dichte, zumindest in einem geschützten Inselsystem mit begrenzten Ressourcen. Aber genau weil die Demonstration stark ist, muss bei ihrer Tragweite rigoros vorgegangen werden: Sie zeigt, was in einem bestimmten Kontext passieren kann, nicht was notwendigerweise in allen Lebensräumen geschieht, in denen Bienenstöcke präsent sind (Pasquali et al., 2025).

Umgekehrt laden die Schweizer Studien im städtischen Umfeld zu einer differenzierteren Lesart ein. Der Bericht City4Bees, für das BAFU ausgehend vom Zürcher Fall erstellt, zeigt einerseits, dass die Dichten der Honigbienen in der Stadt stark zugenommen haben und dass sich jede urbane Grünfläche heute im Aktionsradius eines Bienenhauses befindet. Andererseits zeigen die Ergebnisse, dass der Wildbienenartenreichtum vor allem mit der lokalen Ressourcenverfügbarkeit zusammenhängt und dass direkte Konkurrenz mit der Honigbiene nicht der Hauptfaktor zu sein scheint, der die Zusammensetzung der untersuchten städtischen Gemeinschaft erklärt. Die wissenschaftliche Botschaft ist daher kontextuell: In der Stadt hängen die Auswirkungen der Honigbienen stark von der Ressourcenqualität und der Qualität des städtischen Gefüges ab (Casanelles Abella et al., 2023).

Die Pathogenübertragung stellt eine weitere, von der Nahrungskonkurrenz zu unterscheidende Dimension dar. Fürst et al. (2014) haben gezeigt, dass die Prävalenz des Flügeldeformationsvirus und von *Nosema ceranae* zwischen Honigbienen und Hummeln verknüpft war und dass die DWV-Stämme geteilt wurden, was einen Spillover für mindestens einige Infektionserreger sehr plausibel macht. Die Übersicht von Mallinger et al. (2017) kommt im Übrigen zu dem Schluss, dass 70 % der die Pathogenübertragung untersuchenden Studien von potenziell negativen Auswirkungen bewirtschafteter Bienen auf Wildbienen berichten. Es muss jedoch methodologisch streng geblieben werden: Die Detektion eines geteilten Erregers, oder sogar die wahrscheinliche Existenz einer Übertragung, demonstriert nicht automatisch eine bedeutende Auswirkung auf die Dynamik aller wilden Populationen (Fürst et al., 2014; Mallinger et al., 2017).

Die wissenschaftlich vertretbarste Schlussfolgerung ist daher folgende: Die Honigbiene ist sowohl nützlich als auch begrenzt. Sie erbringt landwirtschaftliche Dienstleistungen und unterstützt die Imkerei, ersetzt aber nicht die funktionale Diversität der Wildbienen. Die Überschneidung der Blütenressourcen mit diesen ist gut belegt, bildet aber an sich keinen Beweis für demographisch bedeutsame Konkurrenz. Negative Auswirkungen existieren in bestimmten Kontexten, vor allem wenn die Bienenstockdichte hoch und die Ressourcen begrenzt sind; andere Kontexte zeigen dagegen eine relativ friedliche Koexistenz, ja das Fehlen eines auf bestimmten Fortpflanzungsindikatoren detektierbaren Effekts. Die Pathogenübertragung stellt ein plausibles und dokumentiertes Risiko dar, aber in seinen populationsdynamischen Konsequenzen noch ungleichmäßig quantifiziert. Jede simplistische Formulierung des Typs „die Honigbiene schadet den Wildbienen“ oder umgekehrt „die Honigbiene hilft den Wildbienen“ muss daher vermieden werden (Garibaldi et al., 2013; Mallinger et al., 2017; Casanelles-Abella et al., 2023; Pasquali et al., 2025).

11. Was kann man tun? Handlungsprinzipien zur Förderung von Wildbienen

Die verfügbaren Kenntnisse legen nahe, dass es keine einzige Maßnahme gibt, die allein die gesamte Gruppe der Wildbienen dauerhaft fördern könnte. Die beobachteten Reaktionen hängen von den betroffenen Arten, der Qualität der umliegenden Landschaft und den bereits vorhandenen Ressourcen ab. Es ist dennoch möglich, einige relativ robuste Handlungsprinzipien abzuleiten, sofern man sie mit Vorsicht formuliert und an lokale Kontexte anpasst (Westrich, 2019; Zurbuchen & Müller, 2012; Antoine & Forrest, 2021).

Habitat funktional denken

Ein erstes Prinzip besteht darin, das Habitat funktional statt nur visuell zu denken. Für Wildbienen definiert sich ein günstiger Lebensraum nicht nur durch die Präsenz von Blüten, sondern durch die Kombination von Blütenressourcen, Nistplätzen und einer räumlichen Organisation, die es ermöglicht, diese Ressourcen in mit der Biologie der Arten kompatiblen Entfernungen zu verbinden. Eine reich geblümete Fläche kann daher von geringem Wert bleiben, wenn sie weit von den Nistsubstraten entfernt ist oder nur auf einen kurzen Zeitraum Ressourcen liefert (Zurbuchen et al., 2010; Zurbuchen & Müller, 2012; Maurer et al., 2022).

Ein diversifiziertes und kontinuierliches Blütenangebot sicherstellen

Ein zweites Prinzip betrifft das Blütenangebot. In vielen Kontexten erscheint es günstig, die floristische Diversität zu erhöhen und eine Kontinuität der Blüten über die gesamte Aktivitätssaison zu gewährleisten. Diese Orientierung darf jedoch nicht auf die simplistische Idee reduziert werden, dass „mehr Blüten“ ausreichen würden. Die botanische Zusammensetzung des Lebensraums bleibt bestimmend, insbesondere für Spezialistenarten, die manchmal auf eine begrenzte Anzahl von Wirtspflanzen angewiesen sind. Wenn die lokalen Kenntnisse es erlauben, ist es daher vorzuziehen, nicht nur in Blütenquantität, sondern auch in der ökologischen Qualität der angebotenen Ressourcen zu denken (Rasmussen et al., 2020; Ganser et al., 2021; Tonietto et al., 2018).

Echte Nistressourcen erhalten

Ein drittes, oft weniger sichtbares Prinzip betrifft die Nistressourcen. Ein großer Teil der Wildbienen nistet im Boden, während andere vorhandene Hohlräume, hohle Stängel, Totholz oder mineralische Strukturen nutzen. In der Praxis spricht dies für den Erhalt oder die Wiederherstellung offener oder wenig begrünter Böden, gut exponierter Hänge, strukturierter Säume, trockener Stängel und Holzelemente, anstatt übermäßig auf künstliche Vorrichtungen zu vertrauen. Insektenhotels können einen komplementären Nutzen für einige Höhlenarten und für die Sensibilisierung haben, ersetzen aber weder die Vielfalt natürlicher Substrate noch die Bedürfnisse der vielen terrikolen Arten (Antoine & Forrest, 2021; Gardein et al., 2022; Westrich, 2019; MacIvor & Packer, 2015).

Lebensräume extensiv und differenziert bewirtschaften

Ein viertes Prinzip betrifft das Management der Lebensräume. Die verfügbaren Ergebnisse legen nahe, dass zu intensive Bewirtschaftung dazu neigt, Blütenressourcen und Mikrohabitate zu verarmen, während vollständige Aufgabe je nach Kontext zu einer für viele Arten ungünstigen progressiven Schließung des Lebensraums führen kann. Die kohärentesten Ansätze scheinen daher Formen extensiver und differenzierter Bewirtschaftung zu sein: zeitlich gestaffelte Eingriffe, Erhalt von Refugiumzonen, Einschränkung vereinheitlichender Praktiken und Bewahrung einer gewissen strukturellen Heterogenität (Pfiffner et al., 2018; Kratschmer et al., 2019; Albrecht & Ganser, 2023).

Auf Landschaftsebene denken

Ein fünftes Prinzip ist, Maßnahmen auf Landschaftsebene zu denken. In Agrarlandschaften scheinen die positiven Auswirkungen am plausibelsten, wenn extensive Wiesen, Blühstreifen, Hecken, Säume, Brachen und andere halbnatürliche Elemente sich ergänzen, anstatt isoliert implantiert zu werden. In den inneralpinen Xerothermtälern, insbesondere im Wallis und in bestimmten Regionen Graubündens, sollte die Priorität vor allem auf dem Erhalt der bereits als besonders reich anerkannten Lebensräume liegen, anstatt auf generischen, von den lokalen ökologischen Realitäten losgelösten Maßnahmen (Maurer et al., 2022; Pfiffner et al., 2018; Praz et al., 2023).

Maßnahmen durch Monitoring begleiten

Schließlich sollten diese Orientierungen, soweit möglich, von einer Form des Monitorings begleitet werden. In vielen Fällen messen die verfügbaren Studien vor allem lokale Schwankungen in Abundanz oder Artenreichtum auf kurze Zeit, ohne immer auf eine dauerhafte Verbesserung der Populationen schließen lassen zu können. Ein einfaches, aber im Laufe der Zeit wiederholtes und mit Beobachtungen zur Vegetation und Lebensraumstruktur kombiniertes Monitoring kann helfen, tatsächlich nützliche Maßnahmen von solchen zu unterscheiden, die nur einen scheinbaren oder vorübergehenden Effekt produzieren (Klaus et al., 2024; Marshall et al., 2024).

Eine Gesamtlogik statt eines einzigen Rezepts verfolgen

Zusammenfassend ist das, was der aktuelle Wissensstand mit größter Zuversicht zu behaupten erlaubt, nicht das Bestehen eines universellen Rezepts, sondern dass ein wirksamer Schutz von Wildbienen auf der Komplementarität zwischen Blütenressourcen, Nistplätzen, räumlicher Habitatorganisation, angepasstem Management und dauerhafter Evaluation beruht. Diese Gesamtlogik, mehr als eine isolierte Maßnahme, erscheint heute für den Schweizer Kontext am vertretbarsten (Zurbuchen & Müller, 2012; Westrich, 2019; Praz et al., 2023).

Bibliographie

Agroscope. (s. d.). *Abeilles sauvages et pollinisation*.

<https://www.agroscope.admin.ch/agroscope/fr/home/themes/environnement-ressources/biodiversite-paysage/compensation-ecologique-fonctions/abeilles-sauvages-pollinisation.html>

Albrecht, M., Knecht, A., Riesen, M., Rutz, T., & Ganser, D. (2021). Time since establishment drives bee and hoverfly diversity, abundance of crop-pollinating bees and aphidophagous hoverflies in perennial wildflower strips. *Basic and Applied Ecology*, 57, 102–114. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2021.10.003>

Albrecht, M., & Ganser, D. (2023). Grassland extensification enhances nest densities of ground-nesting wild bees. *Journal of Applied Ecology*, 61(3), 521–531. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14527>

Amiet, F., Herrmann, M., Müller, A., & Neumeyer, R. (1996–2010). *Apidae* (Vols. 1–6, *Fauna Helvetica*). Centre suisse de cartographie de la faune & Société entomologique suisse.

Antoine, C. M., & Forrest, J. R. K. (2021). Nesting habitat of ground-nesting bees: A review. *Ecological Entomology*, 46(2), 143–159. <https://doi.org/10.1111/een.12986>

Bartomeus, I., Ascher, J. S., Wagner, D., Danforth, B. N., Colla, S., Kornbluth, S., & Winfree, R. (2011). Climate-associated phenological advances in bee pollinators and bee-pollinated plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(51), 20645–20649. <https://doi.org/10.1073/pnas.1115559108>

Buchholz, S., & Egerer, M. H. (2020). Functional ecology of wild bees in cities: Towards a better understanding of trait-urbanization relationships. *Biodiversity and Conservation*, 29(9–10), 2779–2801. <https://doi.org/10.1007/s10531-020-02003-8>

Casanelles Abella, J., Leimbgruber, M., Müller, S., Selva, S., Frey, D., & Moretti, M. (2023). *City4Bees: For a sustainable coexistence between honeybees and wild bees in cities. Final report*. Swiss Federal Research Institute WSL. <https://www.bafu.admin.ch/dam/en/sd-web/8aThY7Muu7a/city4bees-for-a-sustainable-coexistence-between-honeybees-and-wild-bees-in-cities.pdf>

Casanelles-Abella, J., Fontana, S., Fournier, B., Frey, D., & Moretti, M. (2023). Low resource availability drives feeding niche partitioning between wild bees and honeybees in a European city. *Ecological Applications*, 33(1), e2727. <https://doi.org/10.1002/eap.2727>

Dorey, J. B., Gilpin, A.-M., Johnston, N. P., Esquerré, D., Hughes, A. C., Ascher, J. S., & Orr, M. C. (2026). Estimating global bee species richness and taxonomic gaps. *Nature Communications*, 17(1), 1762. <https://doi.org/10.1038/s41467-026-69029-4>

Dötterl, S., & Schächler, I. (2007). Flower scent of floral oil-producing *Lysimachia punctata* as attractant for the oil-bee *Macropis fulvipes*. *Journal of Chemical Ecology*, 33(2), 441–445. <https://doi.org/10.1007/s10886-006-9237-2>

- Drossart, M., & Gérard, M. (2020). Beyond the decline of wild bees: Optimizing conservation measures and bringing together the actors. *Insects*, 11(9), 649. <https://doi.org/10.3390/insects11090649>
- Eckerter, T., Braunisch, V., Buse, J., & Klein, A.-M. (2022). Open forest successional stages and landscape heterogeneity promote wild bee diversity in temperate forests. *Conservation Science and Practice*, 4(12), e12843. <https://doi.org/10.1111/csp2.12843>
- Fürst, M. A., McMahon, D. P., Osborne, J. L., Paxton, R. J., & Brown, M. J. F. (2014). Disease associations between honeybees and bumblebees as a threat to wild pollinators. *Nature*, 506(7488), 364–366. <https://doi.org/10.1038/nature12977>
- Ganser, D., Albrecht, M., & Knop, E. (2021). Wildflower strips enhance wild bee reproductive success. *Journal of Applied Ecology*, 58(3), 486–495. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13778>
- Garibaldi, L. A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M. A., Bommarco, R., Cunningham, S. A., Kremen, C., Carvalheiro, L. G., Harder, L. D., Afik, O., Bartomeus, I., Benjamin, F., Boreux, V., Cariveau, D., Chacoff, N. P., Dudenhöffer, J. H., Freitas, B. M., Ghazoul, J., Greenleaf, S., ... Klein, A.-M. (2013). Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science*, 339(6127), 1608–1611. <https://doi.org/10.1126/science.1230200>
- Gardein, H., Fabian, Y., Westphal, C., Tschardt, T., & Hass, A. (2022). Ground-nesting bees prefer bare ground areas on calcareous grasslands. *Global Ecology and Conservation*, 39, e02289. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02289>
- Goulson, D., Nicholls, E., Botías, C., & Rotheray, E. L. (2015). Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science*, 347(6229), 1255957. <https://doi.org/10.1126/science.1255957>
- Greenleaf, S. S., & Kremen, C. (2006). Wild bees enhance honey bees' pollination of hybrid sunflower. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(37), 13890–13895. <https://doi.org/10.1073/pnas.0600929103>
- Greenleaf, S. S., Williams, N. M., Winfree, R., & Kremen, C. (2007). Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia*, 153(3), 589–596. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0752-9>
- Grüter, C., & Ratnieks, F. L. W. (2011). Flower constancy in insect pollinators: Adaptive foraging behaviour or cognitive limitation? *Communicative & Integrative Biology*, 4(6), 633–636. <https://doi.org/10.4161/cib.16972>
- Heimpel, G. E., & de Boer, J. G. (2008). Sex determination in the Hymenoptera. *Annual Review of Entomology*, 53, 209–230. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.53.103106.093441>
- Henry, M., & Rodet, G. (2018). Controlling the impact of the managed honeybee on wild bees in protected areas. *Scientific Reports*, 8, 9308. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27591-y>

Hofmann, M. M., Zohner, C. M., & Renner, S. S. (2019). Narrow habitat breadth and late-summer emergence increases extinction vulnerability in Central European bees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1898), 20190316. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0316>

Hudewenz, A., & Klein, A.-M. (2013). Competition between honey bees and wild bees and the role of nesting resources in a nature reserve. *Journal of Insect Conservation*, 17, 1275–1283. <https://doi.org/10.1007/s10841-013-9609-1>

info fauna. (s. d.). *Biologie des abeilles. Atlas de la faune de Suisse*. <https://species.infofauna.ch/groupe/1/page/214>

Klaus, F., Ayasse, M., Classen, A., Dauber, J., Diekötter, T., Everaars, J., Fornoff, F., Greil, H., Hendriksma, H. P., Jütte, T., Klein, A.-M., Krahner, A., Leonhardt, S. D., Lüken, D. J., Paxton, R. J., Schmid-Egger, C., Steffan-Dewenter, I., Thiele, J., Tschardtke, T., ... Pistorius, J. (2024). Improving wild bee monitoring, sampling methods, and conservation. *Basic and Applied Ecology*, 75, 2–11. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2024.01.003>

Klein, A.-M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., & Tschardtke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1608), 303–313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>

Kratschmer, S., Kriechbaum, M., & Pachinger, B. (2019). Response of wild bee diversity, abundance, and functional traits to vineyard inter-row management intensity and landscape diversity across Europe. *Ecology and Evolution*, 9(7), 4103–4115. <https://doi.org/10.1002/ece3.5039>

MacIvor, J. S., & Packer, L. (2015). “Bee hotels” as tools for native pollinator conservation: A premature verdict? *PLOS ONE*, 10(3), e0122126. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122126>

Mallinger, R. E., Gaines-Day, H. R., & Gratton, C. (2017). Do managed bees have negative effects on wild bees? A systematic review of the literature. *PLOS ONE*, 12(12), e0189268. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189268>

Maurer, C., Sutter, L., Martínez-Núñez, C., Pellissier, L., & Albrecht, M. (2022). Different types of semi-natural habitat are required to sustain diverse wild bee communities across agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 59(10), 2604–2615. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14260>

Marshall, L., Leclercq, N., Carvalheiro, L. G., Dathe, H. H., Jacobi, B., Kuhlmann, M., Potts, S. G., Rasmont, P., Roberts, S. P. M., & Vereecken, N. J. (2024). Understanding and addressing shortfalls in European wild bee data. *Biological Conservation*, 290, 110455. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2024.110455>

Michener, C. D. (2007). *The bees of the world* (2nd ed.). Johns Hopkins University Press.

Milet-Pinhoiro, P., Ayasse, M., Dobson, H. E. M., Schlindwein, C., Francke, W., & Dötterl, S. (2013). The chemical basis of host-plant recognition in a specialized bee pollinator. *Journal of Chemical Ecology*, 39(11–12), 1347–1360. <https://doi.org/10.1007/s10886-013-0363-3>

- Müller, A. (2018). Palaeartic *Osmia* bees of the subgenus *Hoplosmia* (Megachilidae, Osmiini): Biology, taxonomy and key to species. *Zootaxa*, 4415(2), 297–329. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4415.2.4>
- Müller, A., & Praz, C. (2024). *Liste rouge des abeilles : espèces menacées en Suisse. État 2022*. Office fédéral de l'environnement & info fauna. <https://www.bafu.admin.ch/dam/fr/sd-web/C5CEOTtzGOzX/rote-liste-bienen.pdf>
- Nieto, A., Roberts, S. P. M., Kemp, J., Rasmont, P., Kuhlmann, M., García Criado, M., Biesmeijer, J. C., Bogusch, P., Dathe, H. H., De la Rúa, P., De Meulemeester, T., Dehon, M., Dewulf, A., Ortiz-Sánchez, F. J., Lhomme, P., Pauly, A., Potts, S. G., Praz, C., Quaranta, M., ... Michez, D. (2014). *European red list of bees*. Publications Office of the European Union. <https://doi.org/10.2779/51181>
- Oertli, S., Müller, A., & Dorn, S. (2005). Ecological and seasonal patterns in the diversity of a species-rich bee assemblage (Hymenoptera: Apoidea: Apiformes). *European Journal of Entomology*, 102(1), 53–63. <https://doi.org/10.14411/eje.2005.008>
- Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120(3), 321–326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Pasquali, L., Bruschini, C., Benetello, F., Bonifacino, M., Giannini, F., Monterastelli, E., Penco, M., Pesarini, S., Salvati, V., Simbula, G., Skowron Volponi, M., Smargiassi, S., van Tongeren, E., Vicari, G., Cini, A., & Dapporto, L. (2025). Island-wide removal of honeybees reveals exploitative trophic competition with strongly declining wild bee populations. *Current Biology*, 35(7), 1576–1590.e12. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2025.02.048>
- Pfiffner, L., Ostermaier, M., Stoeckli, S., & Müller, A. (2018). Wild bees respond complementarily to 'high-quality' perennial and annual habitats of organic farms in a complex landscape. *Journal of Insect Conservation*, 22(3–4), 551–562. <https://doi.org/10.1007/s10841-018-0084-6>
- Plowright, R. C., & Laverty, T. M. (1984). The ecology and sociobiology of bumble bees. *Annual Review of Entomology*, 29, 175–199. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.29.010184.001135>
- Portman, Z. M., & Tepedino, V. J. (2017). Convergent evolution of pollen transport mode in two distantly related bee genera (Hymenoptera: Andrenidae and Melittidae). *Apidologie*, 48(4), 461–472. <https://doi.org/10.1007/s13592-016-0489-8>
- Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., & Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines: Trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(6), 345–353. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>
- Praz, C. J., Müller, A., & Dorn, S. (2008). Specialized bees fail to develop on non-host pollen: Do plants chemically protect their pollen? *Ecology*, 89(3), 795–804. <https://doi.org/10.1890/07-0751.1>
- Praz, C. J., Müller, A., Bénon, D., Herrmann, M., & Neumeyer, R. (2023). Annotated checklist of the Swiss bees (Hymenoptera, Apoidea, Anthophila): Hotspots of diversity in the xeric inner Alpine valleys. *Alpine Entomology*, 7, 219–267. <https://doi.org/10.3897/alpento.7.112514>

- Rasmussen, C., Engel, M. S., & Vereecken, N. J. (2020). A primer of host-plant specialization in bees. *Emerging Topics in Life Sciences*, 4(1), 7–17. <https://doi.org/10.1042/ETLS20190118>
- Rogers, S. R., Tarpy, D. R., & Burrack, H. J. (2014). Bee species diversity enhances productivity and stability in a perennial crop. *PLOS ONE*, 9(5), e97307. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097307>
- Senapathi, D., Fründ, J., Albrecht, M., Garratt, M. P. D., Kleijn, D., Pickles, B. J., Potts, S. G., An, J., Andersson, G. K. S., Bänisch, S., Basu, P., Benjamin, F., Bezerra, A. D. M., Bhattacharya, R., Biesmeijer, J. C., Blaauw, B., Blitzer, E. J., Brittain, C. A., Carvalheiro, L. G., ... Klein, A.-M. (2021). Wild insect diversity increases inter-annual stability in global crop pollinator communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288(1947), 20210212. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0212>
- Sedivy, C., Müller, A., & Dorn, S. (2011). Closely related pollen generalist bees differ in their ability to develop on the same pollen diet: Evidence for physiological adaptations to digest pollen. *Functional Ecology*, 25(3), 718–725. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01828.x>
- Sheffield, C. S., Pindar, A., Packer, L., & Kevan, P. G. (2013). The potential of cleptoparasitic bees as indicator taxa for assessing bee communities. *Apidologie*, 44, 501–510. <https://doi.org/10.1007/s13592-013-0200-2>
- Straub, L., Strobl, V., Yañez, O., Albrecht, M., Brown, M. J. F., & Neumann, P. (2022). Do pesticide and pathogen interactions drive wild bee declines? *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 18, 232–243. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2022.06.001>
- Sutter, L., Herzog, F., Dietemann, V., Charrière, J.-D., & Albrecht, M. (2017). Demande, offre et valeur de la pollinisation par les insectes dans l'agriculture suisse. *Recherche Agronomique Suisse*, 8(9), 332–339.
- Tonietto, R. K., Larkin, D. J., & Aslan, C. E. (2018). Habitat restoration benefits wild bees: A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 55(2), 582–590. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13012>
- Westrich, P. (2019). *Die Wildbienen Deutschlands* (2., aktualisierte Aufl.). Verlag Eugen Ulmer.
- Zurbuchen, A., Cheesman, S., Klaiber, J., Müller, A., Hein, S., & Dorn, S. (2010). Long foraging distances impose high costs on offspring production in solitary bees. *Journal of Animal Ecology*, 79(3), 674–681. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01675.x>
- Zurbuchen, A., Landert, L., Klaiber, J., Müller, A., Hein, S., & Dorn, S. (2010). Maximum foraging ranges in solitary bees: Only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biological Conservation*, 143(3), 669–676. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.003>
- Zurbuchen, A., Cheesman, S., Klaiber, J., Müller, A., Hein, S., & Dorn, S. (2010). Long foraging distances impose high costs on offspring production in solitary bees. *Journal of Animal Ecology*, 79(3), 674–681. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01675.x>
- Zurbuchen, A., & Müller, A. (2012). *Wildbienenschutz – von der Wissenschaft zur Praxis*. Haupt.

