

BIENKONTEXT: Die Konkurrenz von Honigbienen und Wildbienen im kritischen Kontext und Lektionen für den deutschsprachigen Raum

Impressum

Projektnehmer:in: Universität Graz

Institut für Biologie

Adresse: Universitätsplatz 2, 8010 Graz

Projektleiter:in: Dr. Robert Brodschneider

Tel.: 03163805602

E-Mail: robert.brodschneider@uni-graz.at

Finanzierungsstelle(n): Biene Österreich

Projektlaufzeit: 1.5.2022 - 30.4.2023

1. Auflage

Fotonachweis: Cover: Robert Brodschneider



Gilt für Druckversion: Dieses Feld nicht löschen!
Dieses Feld dient als Platzhalter für die Originalversionen von Umweltzeichen, Umweltzeichentext und PEFC-Siegel. Dieser Platzhalter zeigt deren Stand und wird von der Druckerei durch die entsprechenden Originalelemente ersetzt.
Gilt für Onlineversion: Dieses Feld bitte löschen!



PEFC
PEFC/06-39-364/27

PEFC recycelt
Dieses Produkt stammt aus Recycling und kontrollierten Quellen.
www.pefc.at

Graz, 2023. Stand: 25. Juli 2023

Inhalt

Vorwort	4
Deutsche Zusammenfassung	5
Abstract	6
Einleitung	7
Bedrohungen für Bienen	10
Literatur zur Konkurrenz zwischen Honigbiene und Wildbienen	13
Nahrungskonkurrenz	17
In Lebensräumen, wo Honigbienen eingeführt wurden	18
In Gebieten, wo die Honigbiene nativ ist – mit Schwerpunkt Europa	19
Pollenkonkurrenz	21
Carrying Capacity.....	23
Wanderimkerei und hohe Bienenvolkdichten	24
Pathogentransfer	26
Gibt es positive Effekte von eingeführten Honigbienen auf native Wildbienen?	28
Wissenschaftliche Kontextualisierung	29
Kontrollierte Experimente fehlen großteils	29
Korrelationen aus Beobachtungsstudien ohne Kausalbeweis	30
Abundanzen sind nicht alles und methodisch angreifbar	31
Fehlender Nachweis von Einfluss auf Populationsentwicklung	32
Trennschärfe von Review-Artikeln	32
Mögliche Verzerrung im Publikationsbetrieb	33
Wissenschaftliche Debatte	33
Diskussion	35
Literaturverzeichnis	40

Vorwort

Der hier vorliegende Bericht fasst die im Rahmen des Projekts „BIENKONTEXT: Honigbienen-Wildbienen Konkurrenz im Kontext“ von 1. Mai 2022 bis 30.4.2023 durchgeführte kritische Sichtung wissenschaftlicher Artikel zusammen. Für die barrierefreie Lesbarkeit des Artikels wurde auf die wissenschaftlich übliche Kursivsetzung der Artnamen im Text, in den Tabellen und im Literaturverzeichnis verzichtet.

Die Studie wurde bereits in der *Entomologica Austria* veröffentlicht:

Gratzer K. & Brodschneider R. (2023) Die Konkurrenz von Honigbienen und Wildbienen im kritischen Kontext und Lektionen für den deutschsprachigen Raum. *Entomologica Austriaca* 30: 247–285.

Der hier vorliegende Bericht ist inhaltlich, bis auf wenige typografische Ausnahmen, mit der angeführten Publikation ident.

Die Autorin und der Autor möchten sich für die Förderung bei der Biene Österreich bedanken. Die Förderung der Biene Österreich hatte keinen Einfluss auf den Inhalt dieser Studie.

Deutsche Zusammenfassung

Bienen (Apiformes) sind sowohl durch biotische, als auch abiotische Faktoren bedroht. Eine immer häufiger untersuchte und intensiv diskutierte Frage ist, ob das Vorkommen der generalistisch-eusozialen Honigbiene (*Apis mellifera*) ein Grund für schwindende Wildbienenpopulationen ist. Mechanismen für negative Auswirkungen können Interferenz- und Ausbeutungskonkurrenz, Auswirkungen der Honigbienenbestäubung auf Wildpflanzensammensetzung und die Übertragung und Infektiosität von Krankheitserregern sein. Aus dem deutschsprachigen Raum liegen kaum Studien vor. Trotz zahlreicher Studien aus anderen Ländern muss die Anzahl der Artikel, die problematische Konkurrenzsituationen zwischen Honigbienen und Wildbienen belegen, kritisch interpretiert werden, da der Großteil der Studien nicht kontrollierte Experimente, sondern Abundanzmessungen aus Beobachtungsstudien sind. Studien, die das Auftreten von mit der Honigbiene assoziierten Krankheitserregern in anderen Bienenarten oder die Kreuzinfektion dieser Krankheitserreger zeigen, sind kein Beweis für eine Konkurrenz, da viele solche Krankheitserreger innerhalb der Hymenoptera verbreitet sind. In diesem Artikel setzen wir die wissenschaftlichen Erkenntnisse zum Konkurrenzkampf zwischen Bienenarten in einen kritischen Kontext, identifizieren Wissenslücken, diskutieren Verzerrungen im Publikationsbetrieb und empfehlen, wie zukünftige Untersuchungen verbessert werden können. Abschließend fassen wir zusammen, wie nach unserem Verständnis sowohl Wildbienen als auch bewirtschaftete Honigbienen am besten unterstützt werden können.

Abstract

The competition between honey bees and wild bees in a critical context and lessons for the German-speaking countries. Bees (Apiformes) are threatened by multiple biotic and abiotic factors. One increasingly studied and intensely discussed question is whether the presence of the generalist, eusocial honey bee (*Apis mellifera*) is a reason for the decline of wild bee populations. Proposed mechanisms for a negative impact are interference and resource competition, effects of managed bees on plant communities via pollination, and transmission of pathogens. There are few studies for German-speaking countries. However, the number of articles purporting to document situations in which the honey bee outcompetes wild bees must be interpreted with care, because of a publication bias or as correlative results of bee abundances are presented, and causality is mostly not proven. Furthermore, studies showing the occurrence of honey bee-associated pathogens in other bee species or the cross-infectivity of these pathogens are no demonstration of competition that eventually leads to species decrease, as many pathogens typically known from the honey bee are commonly spread in Hymenoptera. In this article, we critically contextualize the scientific findings on competition between bee species, highlight knowledge gaps and suggest where research setups could be improved. We finally summarize how, to our understanding, wild bees and managed bees are both supported best.

Einleitung

Die taxonomische Gruppe der Bienen (Apiformes) gilt aufgrund ihrer Bestäubungsleistung als ökonomisch wichtigste Insektengruppe für die Ernährung des Menschen (Klein et al. 2007, Brittain et al. 2013, Isaacs et al. 2017). Der Einsatz zur Bestäubung macht neben den Bienenprodukten, wie Honig, die Honigbiene (*Apis mellifera*) zum wichtigsten Nutzinsekt. Seit mehr als einem Jahrzehnt werden Völkerverluste der Honigbiene, vor allem im Winter, genau untersucht (Brodschneider et al. 2010, Morawetz et al. 2019, Oberreiter & Brodschneider 2020). Haupttreiber der Verluste sind Krankheiten und Parasiten (allen voran die eingeschleppte parasitische Milbe *Varroa destructor*), die von Imkerinnen und Imkern unter Anwendung biotechnischer Methoden und organischen Chemikalien bekämpft werden, um die Honigbienen-Population in Österreich zu erhalten.

Trotz großer Bedeutung der Honigbiene ist sie nur eine von etwa 20.000 Bienenarten weltweit, dennoch wird zwischen ihnen und ihrer Bedeutung in der täglichen Berichterstattung selten unterschieden. So wurde die Honigbiene, stellvertretend für andere Bienenarten, ein kulturelles Phänomen und über die Auswirkungen eines Verlusts dieser ausführlich berichtet (Huber & Aichberger 2020). In diesem Zusammenhang entstand die Bezeichnung "Bee-washing": Von "Greenwashing" abgeleitet, beschreibt Bee-washing im weitesten Sinne Produkte, Dienstleistungen oder Organisationen, die als "bienenfreundlich" vermarktet werden, obwohl viele nur kurzfristig, oder wenig dazu beitragen, die Bienengesundheit oder die Erholung von Wildbienen-Beständen in irgendeiner Weise zu fördern (Colla 2022, Davies & Sayers 2022). Die Berichterstattung hat auch in Österreich durch den Einstieg neuer Imkerinnen und Imker zum Anstieg von Bienenvölkern geführt. So liegen für das Jahr 2021 Daten über 456.000 von 33.327 Imkerinnen und Imkern betreuten Bienenvölkern vor (Faostat 2022). Der Tiefststand in der Zahl der Bienenvölker wurde in Österreich 2006 mit 311.000 Bienenvölkern, betreut von 23.000 Imkerinnen und Imkern, gezählt, der Höchstwert lag 1961 bei über 460.000 (Faostat 2022). Für die Jahre davor liegen uns keine Aufzeichnungen vor.

In Österreich leben neben der Honigbiene noch fast 700 andere Bienenarten aus 48 Gattungen und 6 Familien (Gusenleitner et al. 2012, Wiesbauer 2020), in Nachbarregionen wie Bayern 521 (Bayerisches Landesamt für Umwelt 2021), in Südtirol 456 (Hellrigl 2006) sowie in ganz Deutschland 561 (Stand Rote Liste Westrich et al. 2011) und in der Schweiz 628 Bienenarten (Praz et al. 2022). Ein Spezifikum von Bienen ist ihre starke

Heterogenität, sowohl was Körpergröße – so trennen die kleinste (*Nomioides minutissimus*) und die größte Wildbiene (*Xylocopa violacea*) Österreichs bis zu 26 mm Körperlänge – als auch Lebensweise oder Aktivitätszeitraum betrifft (Amiet & Krebs 2019).

In Österreich ist eine Rote Liste der Bienenarten erst in Erstellung (Kratschmer et al. 2021). Die Gefährdung heimischer Bienen kann jedoch anhand der Roten Liste der Bienen Kärntens (Ebmer 1999), anhand der Europäischen Roten Liste (Nieto et al. 2016) oder einzelner faunistischer Studien (Hofmann & Renner 2020) abgeschätzt werden. Die Liste der Bienen Kärntens (Ebmer 1999) belegt für 25% der 413 beschriebenen Arten eine Gefährdung, jedoch ist der Datensatz 24 Jahre alt und es fehlen zu 130 Arten Nachweise, wodurch 31% der Arten gar nicht eingestuft werden konnten. Die aktuelle Fassung der Roten Liste der Bienen Deutschlands stuft 228 Arten als bestandsgefährdet und 39 als ausgestorben ein (Westrich et al. 2011), für Bayern gelten 256 Arten als extrem selten bis selten und 48 als ausgestorben (Bayerisches Landesamt für Umwelt 2021). In der Schweiz wurden 1994 45% der Wildbienenarten als bestandsgefährdet eingestuft (Amiet 1994). Vor allem Arten mit speziellen Habitatansprüchen, die spät im Jahr aktiv sind oder kühlere Habitate bevorzugen, sind gefährdet (Hofmann et al. 2018, 2019). Beispiele für lang nicht mehr gesichtete beziehungsweise ausgestorbene Wildbienenarten im deutschsprachigen Raum gibt es viele, darunter *Andrena lepida*, *Anthophora fulvitaris* und *Nomada italica* für Deutschland und die Schweiz, *Nomada bluethgeni* für Deutschland, die Schweiz und Österreich sowie *Bombus fragrans* und *Dasypoda braccata* für Österreich (Westrich et al. 2011, Kratschmer et al. 2021, Praz et al. 2022). Die wissenschaftlich untersuchten Faktoren für den Rückgang von Wildbienenarten werden im nächsten Abschnitt diskutiert.

In den letzten Jahren wurde ebenfalls untersucht, ob Honigbienen andere Bienenarten durch Konkurrenz verdrängen. Allerdings ist dieser Faktor wissenschaftlich komplex und entsprechend umstritten. Ob und wie sich aus der internationalen Literatur bekannte Konkurrenzsituationen auf die Gegebenheiten in Mitteleuropa umlegen lassen, ist Schwerpunkt unserer Arbeit. Eine korrekte Einschätzung ist wichtig, um Entscheidungsträger entsprechend zu informieren, zum Schutz der Wildbienen bei gleichzeitiger Berücksichtigung der Interessen der Imkerei. Basis für die folgenden Erläuterungen und Überlegungen sind daher wissenschaftliche Originalarbeiten und Review-Artikel aus aller Welt, die in peer-reviewed Journalen publiziert sind (Stichtag 31.12.2022). Ein Großteil der hier zitierten Studien entstammt dem aktuellen Review von Iwasaki & Hogendoorn (2022). Wir berücksichtigen besonders die Literatur aus dem deutschsprachigen Raum, ergänzen diese um Studien die nach Drucklegung des genannten Reviews erschienen sind und erwähnen auch Literatur, die den Kriterien des

Peer-Review nicht entspricht, um das Bild zu vervollständigen. Dennoch lassen wir die gesicherten Erkenntnisse aus anderen Ländern in diese Kontextualisierung einfließen, um eine Ausgangsbasis für die Diskussion des Themas in der DACH-Region bieten zu können. Manchmal werden wir überspitzte Beispiele wählen, um die Unsicherheiten in manchen verallgemeinerten Aussagen und die Widersprüchlichkeit vieler Befunde sichtbar zu machen.

Bedrohungen für Bienen

Die biotischen und abiotischen Bedrohungen für Bienen (vor allem Honigbienen) wurden in den letzten Jahren ausführlich untersucht (Neov et al. 2019, López-Urbe 2021). Die Treiber für Völkerverluste der Honigbiene und Populationsschwund von Wildbienen sind oftmals dieselben, allerdings mit unterschiedlichen Auswirkungen auf Honigbienen und auf die sehr heterogene Gruppe der Wildbienen (Wood et al. 2020). Eine Übersicht der relevanten Risikofaktoren ist in Tabelle 1 dargestellt, eine Auswahl einiger Untersuchungen zu Wildbienen wird folgend näher diskutiert. In der Literatur wird eine Kombination der genannten Faktoren als Grund für den Rückgang von Wildbienen angenommen (Goulson et al. 2015, Straub et al. 2022), wobei unterschiedliche Faktoren für verschiedene Spezies in ihrer Bedeutung variieren.

Der Klimawandel hat direkte und indirekte (über phänologische Auswirkungen und Vegetationsveränderungen auf die Flora) Effekte auf Wildbienen. Vor allem alpine Hummelarten sind an kühle Temperaturen und kurze Vegetationszeiten angepasst. Durch Klimaerwärmung können Hummeln nach Norden oder in höhere Regionen verdrängt werden (Ploquin et al. 2013, Goulson et al. 2015, Sponsler et al. 2022). Wärmere Winter bedeuten erhöhten Energieverbrauch für einige Wildbienenarten (Fründ et al. 2013), und ein früherer Blühbeginn von Pflanzen kann zu phänologischen Veränderungen und Fehlanpassungen zwischen Pflanzen und darauf spezialisierten Bienen führen (Renner & Zohner 2018, Weaver & Mallinger 2022). Ein konkretes Beispiel für jene Effekte ist der botanische Garten in München, in dem die Erwärmung des Klimas bereits für den Rückgang von Bienenarten mit Präferenz für kühlere Habitate verantwortlich gemacht wurde (Hofmann et al. 2018).

Ein weiterer Faktor für den Rückgang und Artenschwund von Wildbienenarten sind Pestizide. Die Schadwirkung von Insektiziden wird oft gesteigert durch gemeinsames Auftreten mehrerer Substanzgruppen. Sogar als bienenfreundlich eingestuft Substanzen kann dadurch eine Schadwirkung nachgewiesen werden (Lewis & Tzilivakis 2019, Schuhmann et al. 2022). Solitärbiene gelten verglichen mit staatenbildenden Bienen als anfälliger für Pestizidvergiftungen, die große Individuenzahl verleiht letzteren eine von Straub et al. (2015) als "Superorganismus-Resilienz" bezeichnete besondere Widerstandskraft. So konnten für Taxa mit unterschiedlicher sozialer Struktur Effekte durch Pestizide auf für den Weiterbestand einer Art wichtige Mechanismen, wie die

Volksentwicklung und Zahl produzierter Jungköniginnen (bei Hummeln, Whitehorn et al. 2012) oder die Anzahl der Nachkommen und das Geschlechterverhältnis bei *Osmia bicornis* (Sandrock et al. 2014), festgestellt werden. Woodcock et al. (2016) konnten (mittlerweile verbotene) Neonicotinoid-Anwendungen in Raps mit dem Rückgang von Wildbienenarten in England in Zusammenhang bringen.

Zahlreiche Studien konnten die Wichtigkeit der Landschaftsqualität für das Überleben von Wildbienen nachweisen. Landwirtschaftliche Expansion und Intensivierung, intensive Viehhaltung oder die Flächenversiegelung bedrohen massiv die Bienenvielfalt (Winfree 2010, Nieto et al. 2014). Der Mangel an ganzjähriger und hochwertiger Nahrung in der landwirtschaftlichen Umwelt ist ein limitierender Faktor für Hummeln in Deutschland (Requier et al. 2020). Um wildbienenreiche Landschaften zu erhalten und zu fördern, bedarf es qualitativ hochwertiger Lebensräume – gekennzeichnet durch reichhaltiges Blütenangebot (Jachufa et al. 2022, Nichols et al. 2022), ausreichend Nistplätze (Steffan-Dewenter & Schiele 2008) und Kleinstrukturen sowie bevorzugt trockene Gebiete (Zurbuchen & Müller 2012, Westrich 2013). Im Detail handelt es sich hierbei um extensiv genutzte Wiesen und Weiden, Streuwiesen und deren Brachestadien, blütenreiche Krautsäume, wildkräuterreiche Ackerrandstreifen, nährstoffarme Pionier- und Ruderalflächen, Sand- und Bergheiden, Waldlichtungen und offene Waldränder, Großröhrichte und Landschilfbestände, naturnahe Flussauen, Felsfluren und Abwitterungshalden sowie strukturreiche Sand-, Kies- und Lehmgruben (Sedy & Götzl 2015). Hohes Blühangebot im Frühjahr innerhalb weniger als eines Kilometers vom Neststandort entfernt wirkt sich positiv auf die Etablierung neuer Hummelvölker aus (Carvell et al. 2017). Hummelarten die ein breiteres Pollenpflanzen-Spektrum besitzen zeigen denn auch weniger Rückgänge als spezialisierte Arten (Kleijn & Raemakers 2008). Für europäische Weingärten konnte nachgewiesen werden, dass extensives Fahrgassenmanagement und die Vielfalt der Landschaft 750 Meter um Weingärten mit höherer Diversität und Abundanz von Wildbienen zusammenhängen (Kratschmer et al. 2018, 2019). Ein wichtiger Faktor zum Schutz von Wildbienen ist daher die Biodiversität der vorhandenen floralen Ressourcen und die Ausgestaltung der Landschaften (Parreño et al. 2022). Die Platzierung von Nisthilfen zur Ansiedlung von Wildbienen hingegen wird kontrovers diskutiert (Geslin et al. 2020, 2022). Besser schafft man Nistplätze für Wildbienen durch das Anlegen von Nisthügeln (Neumüller et al. 2022). Auch außerhalb der Agrarlandschaft können Wildbienen durch Schaffung und Verbesserung urbaner Habitate und Vermittlung wichtiger Inhalte in der Bevölkerung gefördert werden.

Tabelle 1 Wissenschaftlich belegte Risikofaktoren für Honigbienen und Wildbienen in Europa mit ausgewählten Literaturzitaten.

Bedrohung	Völkerverluste der Honigbiene	Wildbienen
Krankheitserreger	Varroa und assoziierte Viren (Morawetz et al. 2019)	Zahlreiche Pathogene (Yanez et al. 2020, Nanetti et al. 2021, López-Urbe 2021, Straub et al. 2022)
Pestizide	Bestuntersuchte Biene in Pestizidstudien, besitzt Superorganismus-Resilienz (Straub et al. 2015)	Schlechte bis keine Superorganismus-Resilienz (Lewis & Tzilivakis 2019), Pestizide für Artenschwund nachgewiesen (Woodcock et al. 2016)
Klimawandel	In gemäßigten Zonen schwacher direkter Einfluss (Switanek et al. 2017, Becsi et al. 2021)	Direkter und indirekter (Vegetation) Einfluss (Goulson et al. 2015, Hofmann et al. 2018)
Rückgang Pflanzenvielfalt	Wenig Einfluss, da Generalist, aber Mangelernährung durch monoflorale Diäten (Brodschneider et al. 2019)	Vor allem Spezialisten sind stark betroffen (Kleijn & Raemakers 2008)
Habitatverlust	Bis auf Blühangebot keine Auswirkung, da Nistplatz vom Menschen bereitgestellt	Zum Teil stark da neben Blühangebot auch Nistplatzverlust (Steffan-Dewenter & Schiele 2008)
Landnutzung	Mehr Völkerverluste in ungünstigen Lagen (Kuchling et al. 2018)	Zusätzlich zu Nistplatzmangel auch durch Blühangebot (Requier et al. 2020)
Invasive Arten	Aethina tumida (Nanetti et al. 2021), Vespa velutina (Rome et al. 2021)	Aethina tumida (Hoffmann et al. 2008, Gonthier et al. 2019), Vespa velutina (Rome et al. 2021), Megachile sculpturalis (Lanner et al. 2020)

Literatur zur Konkurrenz zwischen Honigbiene und Wildbienen

Mehrere Literaturstudien haben wissenschaftliche Publikationen speziell zur Konkurrenz zwischen Honigbienen und Wildbienen identifiziert und zusammengefasst (Paini 2004, Mallinger et al. 2017, Wojcik et al. 2018, Iwasaki & Hogendoorn 2022). Die meisten Studien stammen aus Amerika, gefolgt von Europa. Aus Mitteleuropa, speziell dem deutschsprachigen Raum, liegen vergleichsweise nur wenige Studien vor. Der Anteil der Studien, die Konkurrenzsituationen zwischen Honigbienen und Wildbienen (potentiell) belegen, liegt laut den systematischen Reviews von Mallinger et al. (2017) bei 53% und Iwasaki & Hogendoorn (2022) bei 64% (Zahl weicht geringfügig vom Artikel ab, berichtigt nach persönlicher Kommunikation mit J.M. Iwasaki am 25.01.2023). Potentiell negativ bewertet wurden jene Ergebnisse, bei denen die StudienautorInnen auf Grundlage der erfassten Daten in der Diskussion einen negativen Effekt diskutieren. Für jene Prozentwerte wurden nur Studien inkludiert, die Konkurrenzsituationen zwischen Bienen thematisieren – Pathogenstudien wurden für diese Berechnung exkludiert. Darin wurde allerdings nicht differenziert, ob die Honigbiene kausal in einem Zusammenhang mit dem Wildbienenschwund steht oder korrelative Zusammenhänge gezeigt werden (siehe Abschnitt “Wissenschaftliche Kontextualisierung“). Laut Iwasaki & Hogendoorn (2022) war der Anteil von teilweise oder gänzlich im Freiland durchgeführten Studien zu 61% korrelativer und zu 39% experimentell-manipulativer Natur. Für jede dieser Kategorien berichten sie einen ähnlichen Prozentsatz an negativen Effekten von Honigbienen auf Wildbienen (68% bzw. 69%). In Tabelle 2 haben wir die von Iwasaki & Hogendoorn (2022) für Deutschland, Österreich und die Schweiz identifizierten Artikel zusammengefasst. Neben einer Arbeit aus Österreich (Neumayer 2006) finden sich zwölf Studien mit Deutschland-Bezug. Die von Iwasaki & Hogendoorn (2022) aufgenommene Studie von Schläppi et al. (2020) aus der Schweiz führen wir nur der Vollständigkeit halber an, sie handelt nicht von Wildbienen. Die Studie von Casanelles-Abella et al. (2022) erschien später und wurde von uns in Tabelle 2 hinzugefügt. Eine weitere neue Studie aus Deutschland (Weissmann et al. 2021) wurde ebenfalls von uns hinzugefügt. Zwei weitere Studien, eine aus Deutschland (Evertz 1993) und eine aus Österreich (Pechhacker & Zeillinger 1994), haben wir in diese Tabelle allerdings nicht inkludiert, weil sie nicht den Kriterien eines begutachteten Artikels entsprechen. Die Zahl der Freilandstudien aus dem deutschsprachigen Raum die Konkurrenzeffekte auf Artenreichtum, Abundanz und

Nahrungspflanzenauswahl von Wildbienen belegen, ist gering (Neumayer 2006, Walther-Hellwig et al. 2006, Nielsen et al. 2012).

Wenn Iwasaki & Hogendoorn (2022) in ihrem Review von negativen oder potentiell negativen Effekten sprechen, inkludiert das auch Studien mit Modellierungsansatz (n = 4 von 215 Studien) sowie Studien die teilweise oder gänzlich im Labor durchgeführt wurden (n = 32 von 215 Studien), wie zum Beispiel diejenigen, die Kreuz-Infektiosität von Viren oder Nosema untersucht haben (Genersch et al. 2006, Müller et al. 2019, Tehel et al. 2020). Das ist wichtige Grundlagenforschung, aber kein Beweis für Verdrängungssituationen im Feld. Die experimentellen Infektionen zeigten sogar je nach Studienorganismus manchmal gar keine bemerkenswerten Konsequenzen für Wildbienen. Die Einbeziehung von Studien zum Pathogentransfer (siehe den gleichnamigen Abschnitt) kann den Prozentsatz der als Beleg für negative Auswirkungen von Konkurrenz gewerteten Studien deutlich erhöhen und sollte daher in Review-Artikeln nicht getrennt von faunistischen Feldstudien behandelt werden (siehe Abschnitt "Wissenschaftliche Kontextualisierung").

Weitere in diesem Zusammenhang hilfreiche Review-Artikel oder Buchkapitel wurden zu den Themen globale Verbreitung der Honigbiene mit kaum vorhandenen Auswirkungen auf Biodiversität (Moritz et al. 2005), die positiven und negativen Auswirkungen irrtümlich oder absichtlich eingeschleppter Bienen (Russo 2016, Russo et al. 2021), den Einfluss von Honigbienen auf Pflanzen-Bestäuber Beziehungen (Geslin et al. 2017), die generelle Konkurrenz zwischen Honigbienen und Wildbienen mit Schwerpunkt Australien (Prendergast et al. 2022), Konkurrenz unter Bestäubern (Thomson & Page 2020) oder den Einfluss der Wanderimkerei auf das Auftreten und die Verbreitung von Krankheitserregern (Martínez-López et al. 2022) publiziert. Zeugnis für die in der Wissenschaftsgemeinschaft differenzierte Betrachtungsweise des Themas sind die Vielzahl von "Opinions", "Perspectives" und anderen Artikeln, die das Thema, inklusive Limitierung der Honigbienenhaltung in Naturschutzgebieten oder Städten, aus unterschiedlichen Blickwinkeln diskutieren (Burger 2018, Alaux et al. 2019, Egerer & Kowarik 2020, Iwasaki & Hogendoorn 2021, Panziera et al. 2022).

Als wichtigste Argumente für negative Auswirkungen der Honigbiene auf andere Bienen werden in der Literatur eine Verdrängung (großer) Wildbienenarten durch Nahrungskonkurrenz (Torné-Noguera et al. 2016, Iwasaki & Hogendoorn 2022), die Übertragung von Krankheiten sowie die Änderung in Bestäuber-Pflanzen-Netzwerken

durch die Honigbiene diskutiert. Diese Themenbereiche werden in den nächsten Kapiteln daher eingehender erläutert.

Tabelle 2 Im Supplement von Iwasaki & Hogendoorn (2022) gelistete (begutachtete) Studien, sowie weitere Studien ab 2021 zum Thema Konkurrenz Honigbienen-Wildbienen mit Bezug zu Österreich, Deutschland, oder der Schweiz.

Land	Publikation	Anmerkung
Österreich	Neumayer 2006	Rückgang im Nektarangebot und Wildbienenbeflug nahe Bienenvölkern auf 1.650 m Seehöhe.
Deutschland	Bramke et al. 2019	Höhere Mortalität in <i>Osmia bicornis</i> -Larven, die experimentell <i>Nosema ceranae</i> Sporen ausgesetzt wurden (unter kontrollierten Laborbedingungen).
Deutschland	Genersch et al. 2006	Pathogenität vom Flügeldeformationsvirus (DWV) bei <i>Bombus terrestris</i> und <i>Bombus pascuorum</i> wurde nachgewiesen.
Deutschland	Hudewenz & Klein 2013	Nachweis von weniger Blütenbesuchen durch Wildbienen bei Anwesenheit von Honigbienenvölkern. Ergebnisse deuten darauf hin, dass die Imkerei in der Lüneburger Heide die Erhaltung des Artenreichtums der stammbrütenden Bienen beeinflussen kann, nicht aber die Gesamtfortpflanzung von stammbrütenden oder bodenbrütenden Bienen.
Deutschland	Hudewenz & Klein 2015	Reproduktion, Blütenbesuche sowie Nischenbreite der Roten Mauerbiene nimmt in 18 m ² Käfigen mit zunehmender Dichte von Honigbienen ab, während die Ressourcenüberschneidungen konstant bleiben (Käfigversuche unter Semi-Feldbedingungen).
Deutschland	Kühn et al. 2006	Kein Hinweis auf verminderte Reproduktionsrate oder Konkurrenz zwischen Honigbienen und <i>Megachile lapponica</i> an <i>Epilobium angustifolium</i> .
Deutschland	Müller et al. 2019	Nachweis von <i>Nosema</i> -Pathogentransfer im Labor und im Feld.
Deutschland	Renner et al. 2021	Nach statistischer Neuauswertung von Harder et al. 2021 keine Effekte der Honigbiene auf Blütenbesuche von Wildbienen.
Deutschland	Steffan-Dewenter & Tscharrntke 2000	45,5% Ressourcenüberschneidung von Pollen- und Nektarpflanzen von Wildbienen und Honigbienen. Weder der Artenreichtum noch die Abundanz der Wildbienen waren negativ mit der Dichte der Honigbienenvölker (in einem Umkreis von 2 km) oder der Dichte der blütenbesuchenden Honigbienen pro Standort korreliert.
Deutschland	Tehel et al. 2020	Labornachweis der Kreuzinfektion von 3 Viren: Flügeldeformationsvirus Typ A und B (DWV-A, DWV-B) und Schwarzer Königinnenzellvirus (BQCV).

Land	Publikation	Anmerkung
Deutschland	Walther-Hellwig et al. 2006	Wechsel von Pflanzenarten bei <i>Bombus lapidarius</i> und Hummelarten mit langen Zungen (<i>Bombus muscorum</i> , <i>Bombus sylvarum</i> , <i>Bombus pascuorum</i>) bei erhöhter Honigbienendichte.
Deutschland	Weissmann et al. 2021	Wichtigkeit diverser Landnutzungstypen und Ressourcen für die Bienenvielfalt wird hervorgehoben. Negative Korrelation von Blütenbesuchen von Wildbienen in Abhängigkeit von Honigbienenvölkerdichten.
Deutschland, Vereinigtes Königreich, Griechenland, Estland, Italien	Nielsen et al. 2012	Die räumliche Struktur von Pflanzenpopulationen hat unterschiedliche Effekte auf verschiedene Bestäubergruppen. Honigbienen beeinflussen Blütenbesuche von anderen Bestäubern je nach Pflanzenart unterschiedlich.
Deutschland, Georgien, Kirgisistan	Radzevičiūtė et al. 2017	Nachweis von 6 Honigbienen-assoziierten RNA Viren bei vielen Wildbienen.
Schweiz	Schläppi et al. 2020	Nachweis von Virentransfer von Honigbienen auf Ameisen (Wildbienen nicht im Fokus der Studie).
Schweiz	Casanelles-Abella et al. 2022	Die Aufteilung der Nahrungsnischen nahm tendenziell in Versuchsgebieten mit geringerer Ressourcenverfügbarkeit auf Landschaftsebene zu, in denen es weniger Honigbienen gab. Die Intensität der Imkerei auf lokaler und landschaftlicher Ebene hatte keinen Einfluss auf die Aufteilung der Nahrungsnischen oder den Artenreichtum der Wildbienen. Betonung der Wichtigkeit diverser Ressourcenverfügbarkeit und Zunahme der Einnischung von Wildbienen mit zunehmendem Artenreichtum der Wildbienen.

Nahrungskonkurrenz

Nahrungskonkurrenz, als Interferenz- oder Ausbeutungskonkurrenz, ist im Tierreich gut dokumentiert. Ein Beispiel für Interferenz-Konkurrenz sind Männchen der heimischen Großen Wollbiene *Anthidium manicatum* durch ein ausgeprägtes Revierverhalten, indem sie Nahrungskonkurrenten wie andere Bienen oder Hummelarten vertreiben (Graham et al. 2019). Viele in den Tropen beheimatete stachellose Bienenarten verteidigen aktiv ihre Futterquellen gegen Nahrungskonkurrenten (Lichtenberg et al. 2010). Bei *Trigona spinipes* korreliert die Gruppengröße mit dem Aggressionslevel – je größer die Gruppe, desto niedriger ist das Angriffslevel der einzelnen Individuen und vice versa (Nieh et al. 2005). Die Honigbiene zeigt eine solche direkte Verhaltensinteraktion nicht, Beobachtungen belegen aber einen selten auftretenden Pollendiebstahl von Honigbienen von sammelnden Hummeln (Jean 2005).

Arbeiterinnen der Honigbiene sammeln zahlreich und effizient Nektar und könnten die Nektar-Verfügbarkeit für andere Blütenbesucher durch Ausbeutung reduzieren (Henry & Rodet 2018). So können Zusammenhänge zwischen der Anwesenheit beziehungsweise der Abstände von Honigbienen und der Körpergröße und Volksentwicklung von Hummeln auf Nahrungskonkurrenz zurückgeführt werden (Goulson & Sparrow 2009, Elbgami et al. 2014). Das saisonale Auftreten von Nahrungskonkurrenz ist stark von der untersuchten Landschaft abhängig, wobei heterogene Landschaften verglichen mit homogenen Landschaften den Effekt abschwächen (Herbertsson et al. 2016). Während Ropars et al. (2022) Nahrungskonkurrenz in einem mediterranen Buschland eines französischen Nationalparks vor allem im Frühjahr feststellten, gibt es Studien aus dem deutschsprachigen Alpenraum und Städten, die vor allem die spätere Saison als kritisch sehen (Neumayer 2006, Hofmann et al. 2019, Renner et al. 2021). In einer anderen Studie diskutieren Hofmann & Renner (2020) die hohe Relevanz von geschützten Habitaten im urbanen Raum, durch die die Nahrungssituation für Wildbienen auch im Spätsommer nicht kritisch wird. Mathematische Modelle könnten bei der Frage helfen, wie Konkurrenzsituation bei der Nahrungssuche, beispielsweise durch die Berechnung eines geeigneten landschaftsabhängigen Abstands zu Honigbienenvölkern, vermieden werden können (Sørensen et al. 2020). In weiterer Folge diskutieren wir anhand einer Auswahl von Studien zur Nahrungskonkurrenz, welche Erkenntnisse für den deutschsprachigen Raum relevant sein könnten, wobei zwischen Studien im nativen Verbreitungsgebiet der Honigbiene und Gebieten, in denen die Honigbiene eingeführt wurde, unterschieden wird.

In Lebensräumen, wo Honigbienen eingeführt wurden

Es gibt zahlreiche Bienenarten, die absichtlich oder unabsichtlich in neue Lebensräume eingebracht wurden. Dort können sie positive oder negative Auswirkungen haben (Russo 2016). Die westliche Honigbiene, ursprünglich in Europa und Afrika beheimatet, mit einer neuerdings sogar ursprünglich China zugeschriebenen Unterart (Chen et al. 2016), wurde durch den Menschen weltweit verbreitet, weshalb es zahlreiche Untersuchungen auf die native Bienenfauna von Lebensräumen, in denen die Honigbiene nicht heimisch war, gibt. Die Honigbiene nimmt in ihren neu besiedelten Gebieten eine wichtige Bestäuber-Rolle von Kulturpflanzen ein (Aizen et al. 2020). Die Auswirkungen der Honigbienen sind retrospektiv schwer zu beurteilen, wir präsentieren eine Auswahl von Studien aus Australien, Neuseeland und Südamerika.

Prendergast et al. (2022) fassen in einem Review-Artikel 43 empirische australische Studien zum Thema Konkurrenz zusammen. Bei den meisten Studien handelt es sich um Abundanz-Studien. Die Honigbiene ist 200 Jahre nach ihrer Einführung die häufigste Biene in Australien – Effekte auf native Bienen, wie der Einfluss auf die Reproduktionsrate, die Wildbienenabundanz oder -diversität, sind laut diesem Review als uneindeutig zu werten. Goulson et al. (2002) untersuchten die Bedeutung von invasiven Arten auf Wildbienen in Tasmanien. In den wenigen Gebieten ohne *A. mellifera* war die Abundanz von nativen Wildbienen um das Dreifache erhöht. Eingeführte Hummeln (*Bombus* spp.) hatten obgleich höherer Abundanzen als native Bienenarten kaum Effekte auf Bestäuber-Pflanzen-Netzwerke in den Untersuchungsgebieten. Um es mit den Worten der Review-AutorInnen zu sagen: die vorherrschende Datenlage lässt keine Rückschlüsse darauf zu, ob Honigbienen einen positiven oder negativen Einfluss auf die Abundanz, den Artenreichtum oder die Fitness von einheimischen australischen Bienen haben. Negative Auswirkungen von Honigbienen auf native Wildbienen in Australien wurden hauptsächlich durch experimentelle Manipulationen (Anzahl der Honigbienen) nachgewiesen. Die Autoren betonen, dass die Wirkung invasiver Arten wahrscheinlich stark kontextabhängig ist und je nach Umweltfaktoren, räumlich und zeitlich, variiert (Pyšek et al. 2012).

Für Neuseeland, einen weiteren Inselstaat, wo die Honigbiene vom Menschen eingeführt wurde, gibt es weniger Literatur. Iwasaki et al. (2018) zeigten geringe Ressourcenüberlappung zwischen nativen Solitärbiene, eingeschleppten Honigbienen und Hummeln. Pollenanalysen ergaben, dass Honigbienen eingeschleppte Pflanzenarten der Familie Fabaceae präferieren, für die einheimische Bienen keinen Nutzen haben. Die AutorInnen folgern, dass Bienengemeinschaften in Neuseeland aufgrund

unterschiedlicher Ressourcenanforderungen und durch physiologische Anpassungen möglicherweise geringem Wettbewerbsdruck ausgesetzt sind.

Südamerika ist ein weiteres Beispiel, wo die Honigbiene eingeführt und durch Hybridisierung afrikanischer mit europäischen Unterarten sogar zur tonangebenden “Afrikanisierten Honigbiene” wurde – was als ökologische Invasion bezeichnet wird (Garibaldi et al. 2021). Frühe Blütenbesuchererhebungen in Brasilien ergaben, dass von *A. mellifera* genutzte Futterquellen für andere Bienenarten durch geringe Ressourcenüberlappung in den Untersuchungsgebieten kaum Bedeutung haben (De Menezes Pedro & De Camargo 1991, Wilms et al. 1996). Eine Langzeituntersuchung mit zunächst Blütenbesuchererhebungen gibt es aus Französisch-Guyana, später auch Mexiko und Panama, sowie methodisch auf Licht- und Nestfallen ausgeweitet. Die drei großen Datensätze über einen Zeitraum von bis zu 17 Jahren zeigen eine Abundanzsteigerung von *A. mellifera*, aber keine negativen Auswirkungen auf einheimische Bienen durch eine Änderung in Bestäuber-Pflanzen-Netzwerken. Die Autoren schlussfolgern, dass ein Wettbewerb in floral reichen Habitaten unbemerkt abläuft und teilweise mit dem Ausweichen auf andere Nahrungsquellen kompensiert wird (Roubik 2009, Roubik & Villanueva-Gutierrez 2009). Garibaldi et al. (2021) zeigten in einer den gesamten südamerikanischen Kontinent umfassenden Studie negative Zusammenhänge zwischen allzu hoher Dominanz einer (beliebigen) Bienenspezies und der Abundanz von anderen Bienenarten – neben der Honigbiene konnten auch native Bienenarten als dominant klassifiziert werden. Verglichen mit dem negativen Einfluss dominanter nativer Arten auf die Abundanz zeigt sich aber, dass der Effekt bei der Honigbiene dort nicht auf ihrer “qualitativen” Identität als eingeschleppte Art beruht. Wie bei anderen dominanten Arten ist dieser wohl “quantitativ”, beruht also auf der schieren Vielzahl an Individuen. Eine Art, die in dieser Studie öfter als erwartet die Rolle der dominanten Biene einnahm, war übrigens die native *T. spinipes*. Diese Biene zeigt auch bei ausreichender Futterversorgung aggressives Verhalten gegenüber anderen Bienenarten (inklusive *A. mellifera*).

In Gebieten, wo die Honigbiene nativ ist – mit Schwerpunkt Europa

Wo die Honigbiene natürlicherweise, oder aus traditioneller Bienenhaltung, häufig vorkommt, ist seit jeher eine Konkurrenz um die limitierten Nahrungsressourcen gegeben. Problematisch wird dies dort, wo unnatürlich hohe Völkerzahlen vorliegen und der von Pflanzen produzierte Nektar oder Pollen vollständig abgeerntet wird. Es sei darauf hingewiesen, dass hohe Abundanz von Honigbienen alleine kein Hauptargument ist, um

die Nektarverfügbarkeit im Habitat als niedrig zu werten. Das mag für bestimmte Pflanzenarten richtig sein, aber sollte für jede Pflanze untersucht und dementsprechend bewertet werden. Eine Studie aus Spanien zeigt, dass Honigbienen die häufigsten Blütenbesucher auf Rosmarin und Thymian waren und maßgeblich zum Nektar- und Pollenverbrauch beitragen. Am Ende der Versuchstage verblieben unterschiedliche Mengen an Pollen und Nektar in den Blüten. Dennoch wiesen Untersuchungsgebiete in der Nähe von Bienenstöcken geringere Wildbienenbiomasse auf, die auf eine geringere Anzahl großer Bienenarten zurückzuführen war (Torné-Noguera et al. 2016). Balfour et al. (2015) weisen darauf hin, wie flexibel das Nahrungssuch-Verhalten von Bienen sein kann, indem sie Honigbienen und Hummeln (*Bombus terrestris* und *Bombus lucorum*) in drei experimentellen 2,0 × 1,1 m großen Lavendelfeldern, in England untersuchten. Nach Entfernung von Hummeln aus einem der Felder stieg die Abundanz von Honigbienen um das 14-fache im Vergleich zum Kontrollgebiet mit Hummeln an. Weiters blieb den Honigbienen im Durchschnitt 171% mehr Nektarmenge je Blüte zur Verfügung und sie zeigten daher längere Verweildauer sowie kürzere Suchperioden. Umgekehrt hatte die Exklusion von Honigbienen weder einen Einfluss auf die Nektarmenge für Hummeln, noch auf deren Suchverhalten oder Abundanz.

Für Österreich liegt eine einzige Untersuchung vor: Neumayer (2006) maß die Nektar-Ausbeutung durch Honigbienen von elf verschiedenen Pflanzen in unterschiedlicher Distanz zu Honigbienenvölkern. Er konnte an einem Standort in 1.650 m Seehöhe um zwei Bienenvölker herum geringere Nektarmengen bei acht von elf Pflanzenarten feststellen. Ab Ende Juli konnte er auch geringeren Beflug der zu dieser Zeit knappen Nektarressourcen in bis zu 800 m Entfernung von den Bienenstöcken messen. Von einer anderen in Österreich auf 340 m Seehöhe durchgeführten Studie liegt nur eine Zusammenfassung vor (Pechhacker & Zeillinger 1994). Dabei wurden keine Effekte eines Bienenstands mit 100 Bienenvölkern auf die Besiedlungsdichte von Nisthilfen gefunden. Die Nahrungsanalyse der Pollenvorräte in den Brutzellen der Wildbienen sowie aus Pollenfallen von Honigbienenvölkern zeigte im Frühling eine geringe Überschneidung, die höchste Ressourcenüberlappung trat bei Massentrachtpflanzen auf.

Die Ressourcenüberlappung von Wildbienen und Honigbienen in Grünlandflächen im Leinebergland nahe Göttingen war 45,5% der Pflanzenarten (Steffan-Dewenter & Tscharrntke 2000). Für die Flora von Dänemark wurden von Trachtpflanzen aus 410 Gattungen 176 (=42,9%) Gattungen identifiziert, die von Honigbienen und mindestens einer von 292 bekannten Wildbienenarten befliegen werden. Rasmussen et al. (2021) argumentieren, dass die Konkurrenz zwischen Wildbienen und Honigbienen aufgrund der

vor allem bei Wildbienen schwerer zu erfassenden Populationsdynamik möglicherweise unterschätzt wird. Es wird aber explizit erwähnt, dass eine Überschneidung von Futterpflanzen nicht zwangsläufig ein Problem darstellt und daraus alleine keine Schlüsse gezogen werden können. Eine Studie aus Hessen zum Beispiel zeigt, dass speziell Hummeln mit langen Zungen bei Vorhandensein mehrerer Bienenvölker auf andere (Wild-)Pflanzen ausweichen (Walther–Hellwig et al. 2006). In anderen Studien, etwa der Heide im Süden Englands, konnte eine Ressourcen-Partitionierung von Hummelarten und Honigbienen festgestellt werden (Franklin et al. 2018). In Frankreich wurden vier Bestäubergruppen (Honigbienen, große und kleine Wildbienen sowie Schwebfliegen) auf zwei Pflanzenspezies der Familie der Asteraceae (*Centaurea cyanus* und *Arnica chamissonis*) in einem Gebiet mit hoher Honigbienenendichte untersucht. Alle Bestäubergruppen nutzten die Pflanzen, vor allem die Kornblume, Honigbienen zeigten die höchste Abundanz. Während Honigbienen hauptsächlich Blüten besuchten, wurden Wildbienen signifikant häufiger auf den extrafloralen Nektarien beobachtet – es handelt sich also um eine Einnischung auf derselben Pflanzenspezies (Jeavons et al. 2020). Honigbienen in der Stadt Paris sammelten eher an Kulturpflanzen, wohingegen Wildbienen an Wildpflanzen gesammelt haben (Ropars et al. 2019). Ähnliches wurde aus Westfrankreich berichtet, wo Honigbienen eng mit massenblühenden Pflanzen und Wildbienen mit halbnatürlichen Lebensräumen verbunden waren. Hummeln zeigten eine Zwischenstrategie und verhielten sich als Habitat-Generalisten (Rollin et al. 2013).

Einen natürlichen (oder auch vor Jahrzehnten vorherrschenden, historischen) Nahrungskonkurrenz-Druck zu bestimmen, ist schwierig bis unmöglich. Für Österreich, Deutschland oder die Schweiz sind aufgrund fehlender Untersuchungen keine Aussagen über die Verfügbarkeit floraler Ressourcen im Wandel der Zeiten möglich. Eine Studie von den Britischen Inseln zum Beispiel zeigt einen durch Änderung in der Landnutzung bedingten Verlust floraler Ressourcen bis in die 1970er Jahre, gefolgt von einem Wiederanstieg (Baude et al. 2016). Die Flächen mit von Bestäubung abhängigen Kulturpflanzen haben in den letzten Jahrzehnten global jedenfalls zugenommen (Aizen & Harder 2009), was zumindest für die Zeit der Blüte massig (wenn auch eintönige) Trachten verspricht.

Pollenkonkurrenz

Die von der Generalistin Honigbiene besammelten Pollenpflanzen sind gut untersucht. Brodschneider et al. (2019) haben in einer zweijährigen österreichweiten Studie mehr als

200 verschiedene Pollenformen aus mehr als 80 botanischen Familien gefunden. Demzufolge bedienen sich Honigbienen an etwa 6% der heimischen höheren Pflanzen, und wenige Spezies machen einen Großteil der Pollennahrung im Jahresverlauf aus. Die Beschränkung der Honigbiene auf einen kleinen Teil der blühenden Spezies wurde auch in anderen Untersuchungen bestätigt (Dimou & Thrasyvoulou 2007, De Vere et al. 2017). Dies wirft auch bei der Pollenversorgung die Frage nach einer potentiellen Nahrungsnischenüberlappung zwischen Bienenarten auf. Dazu gibt es weniger Studien aus Europa, aber einen Nachweis aus Brasilien. Carneiro & Martins (2012) berichten davon, dass *A. mellifera* durch ihre hohe Abundanz und die damit assoziierte Pollen-Ausbeutung von *Spondias mombin* das Vorkommen einheimischer Bienen reduziert. Eine andere Studie aus Brasilien nennt die hohe Abundanz von *A. mellifera* auf *Merremia aegyptia* als Hauptgrund für eine Ressourcen-Partitionierung von Wildbienen zwischen *M. aegyptia* und zwei/drei weiteren *Convolvulaceae*-Arten (Pick & Schindwein 2011). *A. mellifera* wurde ausschließlich bei der Nektaraufnahme beobachtet, beim Blütenbesuch von Honigbienen fielen aber ein Drittel der Pollenkörner auf die Blütenblätter und konnten darum nicht mehr von oligolektischen Bienen verwertet werden. Die AutorInnen argumentieren jedoch, dass die Ressourcen-Partitionierung Konkurrenz zwischen Bienenarten verringert und keine Konkurrenzsituation zwischen poly- und oligoletischen Bienenarten aus dieser Studie hervorging (Pick & Schindwein 2011). Ob einheimische Pollenspender dieselbe Rolle spielen wie eingeschleppte Arten untersuchten Wood et al. (2018) in Michigan mit Hilfe von Pollenanalysen. Sie schließen daraus, dass eingeschleppte Pflanzenarten besonders gerne von Honigbienen besucht werden. Vor allem im Hoch- und Spätsommer, in dem die Verfügbarkeit von nativen Pflanzen abnimmt, dienen eingeschleppte Pflanzenarten auch generalistischen sozialen und solitären Bienen als Pollenspender (Wood et al. 2018).

Cane & Tepedino (2017) errechneten, dass ein Honigbienenvolk in drei Sommermonaten ca. 0,65 Millionen Pollenhöschen (~10 kg) sammelt. Umgerechnet auf die mittelgroße Solitärbiene *Megachile rotundata*, entspricht das der Versorgung von 0,11 Millionen Nachkommen. Bei einer Imkerei mit 40 Bienenvölkern entspricht das einem Äquivalent von etwa 4 Millionen *M. rotundata* Larven. Eine zugrunde liegende Vermutung ist, dass der Anteil an Pollen, den Honigbienen gesammelt hätten, bei deren Abwesenheit in den Pflanzen verbleiben würde und von Wildbienen genutzt wird. Auch wenn es keine Studien gibt, die diese Annahme bestätigt, diskutieren Cane & Tepedino (2017) unter anderem sechs Arbeiten über native oligolektische Bienen, die darauf schließen lassen, dass Pollen eine limitierende Ressource darstellt. So berichten Schindwein et al. (2005) und Larsson & Franzen (2007), die sich mit oligolektischen Bienen und deren Futterpflanzen

auseinandersetzen, dass 97-99% des zur Verfügung stehenden Pollens von den untersuchten Wildbienen entfernt wurden. Müller et al. (2006) geben an, dass in der Schweiz native Bienen 43% des untersuchten Pflanzenpollens bis zum Mittag entfernten. Eine weitere Studie aus Brasilien ging sogar von 80% bis zum Vormittag aus (Carvalho & Schindwein 2011). All diese Studien haben gemein, dass sie nicht primär eine mögliche Pollenkonkurrenz zwischen Wildbienenarten und Honigbienen untersuchten, sie tragen aber maßgeblich zur Grundlagenforschung bei und helfen beim Verständnis von (hoch-spezialisierten) Bestäuber-Pflanzen-Netzwerken.

Carrying Capacity

Eine wichtige Maßnahme in Hinblick auf Nahrungskonkurrenz besteht in der Bestimmung einer "Carrying Capacity", zu Deutsch Tragfähigkeit oder Umweltkapazität, für bestimmte Landschaftstypen. Diese bezeichnet die maximale Zahl an Organismen, Arten oder Populationen, die in einem Lebensraum existieren können, ohne jenen nachhaltig zu schädigen. Bei der Frage, ob Konkurrenz durch Honigbienen nachteilige Auswirkungen auf Wildbienen hat, wird oft mit der hohen Individuenzahl von Honigbienen und mit dem damit verbundenen höheren Ressourcenbedarf argumentiert. Um Naturlandschaften effektiv zu schützen, sollte man sich jedoch nicht nur auf den Faktor Tragfähigkeit einer Landschaft verlassen, da eine echte Ressourcenbeschränkung aufgrund täglich nachgeschaffenen Blütenpollens und Nektars laut Wojcik et al. (2018) unwahrscheinlich sei.

Um Ressourcenverbrauch und Nahrungssuche innerhalb der heterogenen Bienengemeinschaft zu vergleichen, definierten Cane & Tepedino (2016) den Hive Units Monthly (HUM). Die Distanz der Bienenvölker zu sensiblen Bereichen, wie zum Beispiel zu Schutzgebieten, vor allem solchen die von intensiv genutztem Agrarland umgeben sind, scheint ein besserer Parameter zu sein als die Dichte der Bienenvölker (Henry & Rodet 2020). Kenntnisse über die Umweltkapazität könnten auch Bienenvölkern selbst zugutekommen, indem intraspezifische Konkurrenz vermindert und dadurch Honigerträge erhöht werden können. Ein Lösungsvorschlag wäre die Nutzung von "Bottom-up"-Modellen. Demnach müssten alle Interessensvertreter motiviert werden, gemeinsam Konzepte zu erarbeiten, statt beschlossene Maßnahmen im "Top-Down"-Prinzip umzusetzen (Henry & Rodet 2018).

Wanderimkerei und hohe Bienenstöckdichten

In Intensivlandschaften mit großen Feldern haben sich Honigbienen als Bestäuber bewährt, da dort keine geeigneten Lebensräume für Wildbienen vorherrschen. In der kurzen Zeit der Blüte herrscht ein großes (wenn auch einseitiges) Nahrungsangebot, das Bienenvölker zur Volksentwicklung und Einlagerung von Honig nutzen. Nach dem Ende des Trachtangebotes werden die Völker oft wieder abtransportiert. Die lokale Insektenpopulation hat also in Zeiten abseits des Blühangebots keine Konkurrenz von Honigbienen um das verbliebene bescheidene Nahrungsangebot. Während der Massentracht, zum Beispiel Raps, bevorzugen Honigbienen diese, und vernachlässigen Sammelmöglichkeiten (semi)-natürlicher Habitats (Robinson et al. 2022). Nach Abblühen der Massentracht, kann es allerdings zur erhöhten Nahrungskonkurrenz mit Wildbienen um die wenigen verbliebenen Wildpflanzen kommen (Magrath et al. 2017). In Intensivlandschaften empfiehlt sich daher die Schaffung von Nahrungsquellen abseits der Massentrachten (Requier et al. 2017, 2020).

Hohe Völkerzahlen bedeuten auch Konkurrenz von Bienenvölkern untereinander und sollten vermieden werden, weil sie die zu erzielenden Honigerträge mindern. Über die während der Blüte von Massentrachten pro Fläche vernünftigerweise aufzustellenden Bienenvölker gibt es keine etablierten Abschätzungen. Prešern et al. (2019) untersuchten unterschiedliche slowenische Wälder anhand der Gewichtszunahme von Bienenvölkern und der Anzahl der Bienenvölker. Sie identifizieren für Scheinakazie (*Robinia pseudacacia*), Linde (*Tilia* spp.) und Honigtau von der Fichte (*Picea abies*) nichtlineare Zusammenhänge des Honigertrags mit der Völkerzahl, für Linde/Kastanie (*Castanea sativa*) Mischtracht einen linearen Zusammenhang. Für auf der Arabischen Halbinsel vorkommende Bäume *Ziziphus spina-christi* und *Acacia tortilis* wurden überladene Völkerdichten von mehreren 100 Völkern pro Quadratkilometer als hochproblematisch für die Imkerei nachgewiesen. Al-Ghamdi et al. (2016) schätzen die Höchstbelastung für eine nachhaltige Imkerei dort auf immer noch hohe 40 bis 80 Völker pro Quadratkilometer. Diese Untersuchungen beleuchten jedoch nur einzelne Situationen, und können nicht verallgemeinert werden. Garibaldi et al. (2020) schlagen zur Ermittlung der Honigbienenendichte Messungen des Blütenbesuchs von Honigbienen vor, um gegebenenfalls korrigierend eingreifen zu können. Rechnergestützte Modelle zur Bestimmung optimaler Völkerdichten basierend

auf Ackerflächen, Ertrag pro Fläche oder sogar Pestizidbelastung, liegen vor (Komasilova et al. 2021), allerdings fehlen diese Parameter oftmals. Ein weiterer Nachteil hoher Völkerdichten ist der damit verbundene Pathogentransfer zwischen den Völkern. Martínez-López et al. (2022) haben Studien ge-reviewed, die den Einfluss der Wanderimkerei auf das Auftreten und die Verbreitung von Krankheitserregern zwischen Wandervölkern und Standvölkern untersuchen. Dabei wurden keine Studien, die sich mit dem Einfluss der Wanderimkerei auf die Verbreitung von Krankheitserregern bei Wildbienen beschäftigen identifiziert - Forschung in diesem Bereich ist notwendig.

Pathogentransfer

Bei (interspezifischen) Pathogentransfer zwischen Spezies werden folgende Begrifflichkeiten unterschieden (Graystock et al. 2016): "Facilitation" (Erleichterung) beschreibt die erhöhte Infektionsanfälligkeit bei wildlebenden Bienen durch deren natürlich vorkommende Pathogene aufgrund der Nähe zu wirtschaftlich gehaltenen Populationen (Honigbienen, oder Hummeln). "Spillover" (Überlauf) bezeichnet die Übertragung eines Infektionserregers von einer Reservoirpopulation, dem ursprünglichen Lebensraum des Erregers, auf eine Population außerhalb dieses Lebensraums (Daszak et al. 2000). Obwohl eine solche Übertragung in beide Richtungen ablaufen kann und Spillover von wirtschaftlich gehaltenen Hummelvölkern auf Wildbienen beobachtet wurde (Colla et al. 2006, Ngor et al. 2020), ist der Spillover von Honigbienen auf Wildbienen besser untersucht. Beim Spillover können sich Pathogene sowohl in der Wildbienenpopulation etablieren, als dort auch regelmäßig neu eingebracht werden und den Stress innerhalb der Population erhöhen. Beim "Spillback" (Rücklauf) schließlich wird ein natürlich bei Wildbienen auftretender Infektionserreger auf in den Lebensraum eingeführte Populationen übertragen (zum Beispiel Honigbienen). Aufgrund der hohen Individuendichte im Honigbienenvolk, erhöht sich die Prävalenz des Erregers, der im Zuge des Spillbacks zurück an die ursprüngliche Wildbienenpopulation übertragen wird und den Pathogendruck in der Population erhöht (Hatcher & Dunn 2011). Sowohl beim Spillover, als auch beim Spillback sind Wildbienen, die in der Nähe von bewirtschafteten Honigbienenvölkern leben, einem höheren Risiko ausgesetzt.

Durch die Vielzahl an Untersuchungen von Krankheitserregern der Honigbiene assoziieren wir bestimmte Pathogene mit der Honigbiene, obwohl diese nicht immer deren einziger Wirt ist. Ob die Lokalisierbarkeit eines Pathogens in mehreren Bienenarten von einem Spillover stammt, lässt sich dabei aufgrund fehlender Daten nicht immer wissenschaftlich belegen. Spillover-Ereignisse, die typische Pathogene der Honigbiene betreffen, haben während der letzten 60 Jahre zugenommen – auch aufgrund der wachsenden Anzahl der Untersuchungen und wissenschaftlichen Veröffentlichungen in Regionen (Amerika, Europa, Neuseeland), in denen die Honigbiene intensiv beforscht wird (Nanetti et al. 2021).

Pathogene, die bei Honigbienen, Wildbienen, aber auch einer Reihe von anderen Arthropoden (darunter auch nicht-Hautflügler), die nicht primär als Bestäuber gelten,

nachgewiesen wurden, betreffen eine große Gruppe von Viren, Pilzen, bakteriellen Erregern, Flagellaten oder parasitären Alveolaten (Levitt et al. 2013, Nanetti et al. 2021). Ein potentieller Spillover von der Honigbiene auf Wildbienen wurde indessen am häufigsten beschrieben bei Varroamilbe-assoziierten Viren (Flügeldeformationsvirus – DWV, Kashmir-Bienen-Virus – KBV, Israelisches Akute-Bienenparalyse-Virus – IAPV, Akutes Bienenparalyse Virus – ABPV), allgegenwärtigen Viren, wie das Schwarze Königinnenzellvirus (BQCV) oder dem Sackbrutvirus (SBV) sowie bei *Nosema ceranae* (Yañez et al. 2020, Nanetti et al. 2021, Piot et al. 2022, Wei et al. 2022). Graystock et al. (2015) weisen in ihrer unter Laborbedingungen durchgeführten Studie darauf hin, dass bereits eine kurze Futtersuchperiode von drei Stunden ausreichen kann, um mehrere Pathogene auf den von den Wirtsspezies (*A. mellifera*, *B. terrestris*) beflogenen Blüten zu verteilen. Fliegen, wie *Eristalis tenax*, tragen ebenfalls dazu bei, über ihren Kot Erreger auf Blüten zu verteilen (Davis et al. 2021). Damit gelten Blüten, die von verschiedenen Organismen besucht werden, als Hotspot für Pathogenaustausch (Burnhan et al. 2021).

Das best untersuchte Pathogen ist DWV, der bei mehreren Hummelarten auftritt (Genersch et al 2006, Singh et al. 2010, Gusachenko et al. 2020), aber auch in solitär lebenden Wildbienen (z.B. *Andrena* sp., *Augochlora pura*, *Osmia* spp., *Ceratina dupla*, *Xylocopa virginica*) identifiziert wurde (Singh et al. 2010, Ravoet et al. 2014). Die mit dem Virus assoziierten typischen Flügeldeformationen wurden bei *B. terrestris*, *B. pascuorum* und *Xylocopa augusti* dokumentiert (Genersch et al. 2006, Lucia et al. 2014, Nanetti et al. 2021). Experimentell mit dem DWV-Erreger infizierte Hummel-Arbeiterinnen haben eine verkürzte Lebensdauer (Fürst et al. 2014). *Osmia cornuta* konnte experimentell nicht mit DWV belasteten Pollen, sondern nur über Injektionen infiziert werden (Mazzei et al. 2014). Gusachenko et al. (2020) konnten *B. terrestris* mit den typischerweise in der Natur vorhandenen Virenleveln nicht oral infizieren, sehr wohl aber eine Replikation des Virus in Larven, Puppen und Adulten nachweisen. Wildbienen sind häufig Träger von mit Honigbienen assoziierten Pathogenen, jedoch gibt es für die Virulenz dieser in Wildbienen wenig Befunde (Dolezal et al. 2016, Tehel et al. 2016, Ngor et al. 2020).

N. ceranae wurde im Zuge eines Spillovers von der östlichen Honigbiene *A. cerana* auf *A. mellifera* übertragen. Mittlerweile wurde der Pilz in diversen Hymenopteren (*Andrena ventralis*, *Heriades truncorum*, *Osmia* spp., Hummeln, stachellosen Bienen, Wespen), oder Käfern nachgewiesen. Gut untersucht ist der Erreger in Hummelarten, wo er als neuer Krankheitserreger identifiziert wurde, der sowohl tödliche als auch subletale Wirkungen verursacht (Plischuk et al. 2009, Graystock et al. 2013, 2015, Fürst et al. 2014).

Gibt es positive Effekte von eingeführten Honigbienen auf native Wildbienen?

Honigbienen können die Pflanzengemeinschaften einer Landschaft verändern. Dies kann positive Effekte auf die Bestäuber-Pflanzen-Netzwerke haben (Aizen et al. 2008), zum Beispiel in Form verbesserter Verfügbarkeit von Nahrungspflanzen für native Bienen. Sanguinetti & Singer (2014) haben eine besondere Beziehung zwischen eingeschleppten Bestäubern (europäische Hummeln und *A. mellifera*) und der in den Anden beheimateten Orchidee *Brachystele unilateralis* beschrieben. Sie sorgen für eine sehr gute Bestäubung der Orchidee und damit deren Ausbreitung, was ihrer nativen Bestäuberin *Bombus dahlbomii* zugutekommt. Ähnliches wird aus Mexiko berichtet (Roubik & Villanueva-Gutierrez, 2009). Die Präsenz von invasiven, afrikanisierten Honigbienen führt zu Änderungen im Bestäuber-Pflanzen-Netzwerk und zu Anpassungen der heimischen Bienenarten an die geänderten Umweltbedingungen. Weiterhin führte die Bestäubung von *Pouteria* spp. (Sapotaceae) durch Honigbienen zu erhöhter Reproduktion dieser Pflanzen und damit zu erhöhter Verfügbarkeit für Bienen in den Folgejahren. Ähnliches konnte in den USA beobachtet werden. Die Honigbiene bestäubt dort effektiv die einheimische Pflanze *Triteleia laxa*, was zu erhöhter Fruchtbildung in der Pflanze führt (Chamberlain & Schlising 2014). Ursprünglich sind Vögel wichtige Bestäuber des hawaiianischen Baumes *Metrosideros polymorpha*. Experimentelle Versuche zeigen, dass die Honigbiene die Rolle der immer seltener werdenden Vögel einnehmen kann, während die einzige beobachtete native Bienen-Blütenbesucherin *Hylaeus* spp. keine effektive Bestäuberin für *M. polymorpha* darstellt. Trotz der mangelnden Bestäuberleistung, besucht *Hylaeus* spp. *M. polymorpha* und sammelt Pollen, was sie zu einer potentiellen Nahrungsquelle macht, die durch gute Bestäubung von *A. mellifera* erhalten bleibt (Junker et al. 2010).

Wissenschaftliche Kontextualisierung

Bereits Paini (2004) hat in seinem Review-Artikel einige methodische Mängel bei Studien zur Konkurrenz von Honigbienen und Wildbienen identifiziert, zum Beispiel mangelnde Replikation, Störfaktoren, wie Temperaturschwankungen, oder Habitatveränderungen beziehungsweise -verlusten auch durch menschliches Zutun, oder Fehlinterpretationen der Ergebnisse. In den nächsten Abschnitten werden wir im Sinne der kritischen Kontextualisierung einige wiederkehrende Mängel ohne Anspruch auf Vollständigkeit diskutieren und, wo möglich, Verbesserungsmöglichkeiten aufzeigen.

Kontrollierte Experimente fehlen größtenteils

Um zu bestimmen, ob Populationen abnehmen, gleichbleiben oder eine andere Dynamik aufweisen, ist eine wiederholte Stichprobennahme vor und nach der Einführung der experimentellen Variablen erforderlich – saisonale Effekte (zum Beispiel geprägt durch Extremwetterereignisse oder Auftreten bestimmter Wildbienenspezies) können zu Verfälschungen führen. Mehrfach replizierte und kontrollierte Experimente auf Landschaftsebene unter realistischen Bedingungen (mehreren unterschiedlichen, aber nicht unrealistisch hohen Honigbienenendichten) sind notwendig, um Zufallsergebnisse von statistisch gesicherten Zusammenhängen abzugrenzen. Gerade in Gebieten wo die Honigbiene heimisch ist, sind kontrollierte Experimente schwierig, da es kaum honigbienenfreie Studienorte gibt. Eine Ausnahme aus Österreich stellt die Studie von Neumayer (2006) dar, der ein zuvor nicht von Honigbienen besiedeltes Studienareal in 1.650 m Seehöhe zur Verfügung hatte. In Florida haben Weaver et al. (2022) replizierte kontrollierte Aufstellungen von Bienenvölkern in Savannenwäldern vorgenommen und die Situation an den Studienorten davor und danach gut dokumentiert. Ein weiteres groß angelegtes Experiment stammt aus Südschweden, wo Lindström et al. (2016) über zwei Jahre 23 Rapsfelder mit und ohne Honigbienenvölker auf Insekten untersucht haben. Im deutschsprachigen Raum gibt es kaum honigbienenfreie Gebiete, die sich für kontrollierte Experimente eignen oder zur Verfügung stehen, die Datenlage zu Honigbienenendichten (Ort und Anzahl der Stöcke) ist für wissenschaftliche Zwecke ebenfalls mangelhaft.

In Ermangelung der Möglichkeit, kontrollierte Experimente durchzuführen, erfassen viele Studien die Abundanz von Honigbienen und anderen Bienenarten in

Beobachtungsstudien, was einige methodische Probleme mit sich bringen kann (siehe nächsten beiden Unter-Abschnitte). Aufgrund des weiten Sammelradius und des schwer vorhersagbaren Sammelverhaltens der Honigbiene, ist die Bestimmung des in einem Gebiet vorherrschenden “Drucks” der Honigbiene schwierig. Laut Henry & Rodet (2020) ist die Distanz zu Bienenvölkern ein besserer Parameter für Konkurrenz als die Völkerdichte. Die Erfassung des Drucks der Honigbienen sollte auf alle Fälle standardisiert und unabhängig von Erfassung der Wildbienen erfolgen, zum Beispiel durch Messungen des Blütenbesuchs (Steffan-Dewenter & Tschardt 2000, Garibaldi et al. 2020, Weaver et al. 2022). Gerade für eine Diskussion, die auf eine bestimmte Zahl von Bienenvölkern pro Fläche abzielt, ist auch dieser Faktor zu kontrollieren. Einen schwachpositiven Zusammenhang zwischen Völkerzahl und blütenbesuchenden Honigbienen konnten Weissmann et al. (2021) für ihre Untersuchungen in der Stadt Freising nachweisen. Die Zahl der kontrolliert vorhandenen Bienenvölker korreliert möglicherweise nicht immer mit der Abundanz von Honigbienen, wie eigene (unpublizierte) Auswertungen der online erhältlichen Daten von Weekers et al. (2022) zeigen. Gradienten von Sammlerinnen der Honigbiene in Abhängigkeit von der Entfernung zum Bienenstock sind ebenfalls oft nicht möglich festzustellen (Hudewenz & Klein 2013), aber siehe Lindström et al. (2016) für erfolgreiche Manipulationen der Honigbienenendichte in Rapsfeldern.

Einen interessanten experimentellen Ansatz praktizierten Balfour et al. (2015), indem sie kleine Lavendelfelder in Sussex frei von Honigbienen oder Hummeln hielten (im Abschnitt “Nahrungskonkurrenz“ diskutiert). Experimente im Labor erlauben eine noch stärkere Kontrolle, sind aber sehr artifiziell und die Übertragbarkeit der Erkenntnisse auf das Freiland ist umstritten. Dennoch können sie, gemeinsam mit Semi-Freilandstudien, helfen, grundlegende Mechanismen zu verstehen (Hudewenz & Klein 2015, Bramke et al. 2019).

Korrelationen aus Beobachtungsstudien ohne Kausalbeweis

Viele Beobachtungsstudien zeigen Korrelationen zwischen (vielen vorhandenen) Honigbienen und (wenig vorhandenen) Wildbienen. Die sind jedoch nur Indizienbeweise für einen möglichen Wettbewerb zwischen Bienenspezies und schließen verschiedene Aspekte, wie Populationsdynamiken von Wildbienen aus (Geslin et al. 2017). Die Koinzidenz von geringer Wildbienen-Abundanz oder -Diversität mit dem häufigen Auftreten der Honigbiene ist in einigen hier diskutierten Studien aus Europa unbestritten dokumentiert (Forup & Memmott 2005, Ropars et al. 2019, Lázaro et al. 2021, Renner et al. 2021). Allerdings findet sich in keiner der genannten Studien ein Beweis für einen

kausalen Zusammenhang zwischen einer Verdrängung von anderen Bienenarten durch die Honigbiene. Vielmehr könnte der robuste Superorganismus Honigbiene mit widrigen Umweltbedingungen besser zurechtkommen als Wildbienen, die solitär oder in kleineren Völkern leben (Straub et al. 2015). Die gefundene Dominanz der Honigbiene in den Bienenpopulationen ist damit ein Resultat, aber nicht die Ursache für die berichteten Zusammensetzungen der Bienenpopulationen. Überspitzt formuliert könnte die Dominanz aus den Bemühungen der Imkerinnen und Imker resultieren, in für Bienen suboptimalen Habitaten Honigbienen zur Bestäubung von Kulturpflanzen zu halten (Lindström et al., 2016).

Für einen eindeutigen Kausalbeweis sind randomisierte und kontrollierte Experimente am besten im Freiland nötig. Mit korrelativen Studien, die hauptsächlich auf Anwesenheit/Abwesenheit von Wildbienen und Honigbienen setzen, ist es daher nicht möglich, direkte Auswirkungen auf Fitness, Abundanz, oder Diversität von Wildbienen zu messen. Laut Iwasaki & Hogendoorn (2022) kann das Fehlen von beobachtbaren Effekten in solchen Studien eine Folge von zum Beispiel dauerhaften Veränderungen in Bienengemeinschaften oder Blütensammensetzungen sein, oder sogar Resultate vergangener Konkurrenzsituationen. Korrelationen zwischen Pathogenen, die wir von Honigbienen kennen und Wildbienenschwund sind ebenfalls mit Vorsicht zu genießen, da wir die Herkunft des Pathogens nicht kennen und keine Aussagen darüber treffen können, ob diese tatsächlich von Honigbienen stammen (Cameron et al. 2016, Nanetti et al. 2021). Eine Risikoquelle stellen Pathogene allemal dar, und deren Effekte auf unterschiedliche Spezies sollte besser untersucht werden.

Abundanzen sind nicht alles und methodisch angreifbar

Wie bei jeder ökologischen Methode, ist auch bei der Bestimmung von Abundanz und Diversität von Wildbienen die Repräsentativität einzelner Methoden zu berücksichtigen. Dabei gibt es keine "beste" Methode, die uneingeschränkt zu empfehlen ist. Krahnert et al. (2021) haben die gängigsten Methoden verglichen und kommen zum Schluss, dass Becherfallen, vor allem wenn unterschiedliche Farben verwendet werden, den meisten anderen Methoden in Punkto Individuen- und Artenzahl überlegen sind. Bekeschering an Transekten wird von den Autoren ebenfalls eine Bedeutung zugemessen, vor allem für gefährdete Arten und bei erfahrenen Bestimmern, wohingegen Malaise-Fallen und Nistplatz-Fallen nicht empfohlen werden. Generell wird aber auch die mangelnde Repräsentativität der durch Becherfallen erhobenen Abundanzen kritisiert (Baum &

Wallen 2011, Portman et al. 2020). Anstelle ausschließlich die Abundanz von Wildbienen als eine mögliche Auswirkung (Wahrscheinlichkeit, Ausmaß, Richtung) des Konkurrenzdrucks von Honigbienen zu untersuchen, sollten vermehrt funktionale Merkmale (Functional traits) und Bestäuber-Pflanzen-Netzwerke studiert werden (Steffan-Dewenter & Tscharrntke 2000, Kratschmer et al. 2019, Ropars et al. 2019, Casanelles-Abella et al. 2022, Weaver et al. 2022, Weekers et al. 2022). Wichtige funktionale Merkmale bei Bienen umfassen etwa die Proboscislänge, Körpergröße, oder das Sozialverhalten (Capellari et al., 2022).

Fehlender Nachweis von Einfluss auf Populationsentwicklung

Paini (2004), Wojcik et al. (2018) und zahlreiche weitere AutorInnen weisen auf die Notwendigkeit des Nachweises negativer Effekte, wie der Nahrungskonkurrenz durch Honigbienen, auf die Bestandszahlen und Reproduktion von Wildbienen hin, der den meisten Studien fehlt. Solche Nachweise wurden von Elbgami et al. (2014) und Paini & Roberts (2005) geliefert. Letztere untersuchten in einem Beobachtungszeitraum von zwei Jahren den Reproduktionserfolg von *Hylaeus alcyoneus* mit Hilfe von Fangnestern. Dabei wurde eine im Mittel um 23% niedrigere Anzahl von Nestern in Arealen mit hoher Honigbienenenvolldichte gegenüber Kontroll-Arealen mit wenigen bis gar keinen Honigbienenenvölkern ermittelt. Die Anzahl der Eier je Nest und die Zahl der geschlüpften Bienen waren nicht unterschiedlich. Die Ressourcenüberschneidung zwischen Honigbienen und *H. alcyoneus* wurde als hoch bewertet. Unabhängig von der Präsenz von Honigbienen, stammten die Pollenrückstände von *H. alcyoneus*-Nestern in beiden Beobachtungsarealen vollständig von *Banksia sphaerocarpa*. Derselbe Pollentyp wurde in jeder Pollen- und Honigprobe von Honigbienen gefunden. Diese Studie zeigt eine Ressourcenüberlappung und mögliche Auswirkungen auf Wildbienen in Australien. Der Beobachtungszeitraum von zwei Jahren lässt keine Aussagen über langfristige Populationsentwicklungen zu, wir empfehlen daher längerfristige Finanzierung von Studien oder Folgeuntersuchungen.

Trennschärfe von Review-Artikeln

Review-Artikel klassifizieren wissenschaftliche Publikationen, um globale Trends ableiten zu können. Die verkürzte Darstellung, dass die Aufzeichnungen von negativen Auswirkungen in der Literatur von 53% (Mallinger et al. 2017) auf 64% (Iwasaki &

Hogendoorn 2022) gestiegen sind, sollte näher aufgeschlüsselt werden. Ein nicht unbeträchtlicher Anteil der Studien wurde zum Beispiel im Labor durchgeführt. Diese wichtigen Forschungsergebnisse sollten in einer Metastudie aber nicht mit Feldstudien, in denen der Einfluss von Honigbienen auf die Bienenfauna untersucht wurde, vermischt werden. Um Konkurrenz in ihrem Review zu werten, haben Iwasaki & Hogendoorn (2022) eine weitere Beurteilungskategorie eingeführt, die Ergebnisse zeigt, die nur auf Schlussfolgerungen (etwa Reproduktionseinbußen aufgrund von Ressourcenüberlappungen) beruhen. Literatur, die nicht von Wildbienen handelt (Floris et al. 2020, Schläppi et al. 2020), wurde ebenfalls aufgenommen, und es ist nicht vollständig ersichtlich ob diese auch gewertet wurde.

Mögliche Verzerrung im Publikationsbetrieb

Die beiden systematischen Review-Artikel identifizieren bei der Zusammenfassung von 146 (Mallinger et al., 2017) und 215 (Zahl weicht geringfügig vom Artikel ab, berichtigt nach persönlicher Kommunikation mit J.M. Iwasaki am 25.01.2023, Iwasaki & Hogendoorn 2022) Artikeln viele, die einen (nicht immer kausalen, so doch korrelativen, siehe Abschnitt oben) signifikanten Zusammenhang gefunden haben. Reviews können nur das zusammenfassen, was publiziert ist und es ist im Wissenschaftsbetrieb leichter eine Studie zu publizieren, wenn ein Zusammenhang gezeigt werden kann, als wenn dies nicht der Fall ist (für die Konkurrenz von Bienen auch von Prendergast et al. 2022 diskutiert). Wenn das Ergebnis einer Studie die Wahrscheinlichkeit seiner Publikation beeinflusst, spricht man von einem Publikations-Bias, der in der Wissenschaft gut bekannt ist (Brown et al. 2017). Das könnte viele Studien-Setups bereits bei der Planung oder Antragstellung in Richtung eines Effektes verzerren. In der hier diskutierten Thematik zeigt sich dieser Publikations-Bias in einigen Beispielen wo AutorInnen, die keinen Effekt gefunden haben, dieses Ergebnis dann in einem Artikel gemeinsam mit einem anderen als signifikant identifizierten Faktor publizierten (Steffan-Dewenter & Tschardtke 2000; Hudewenz & Klein 2013, Casanelles-Abella et al. 2022, St. Clair et al. 2022). Eine systematische Metaanalyse der Literatur ist notwendig um mehr über den Publikations-Bias zu erfahren.

Wissenschaftliche Debatte

In jedem wissenschaftlichen Fachgebiet, wahrscheinlich in jeder Studie, finden sich kleine Fehler. Der offene Diskurs zu systematischen Fehlern zeichnet wissenschaftlichen

Fortschritt aus. Im hier bearbeiteten Themengebiet gibt es relativ viele Kontroversen, die zu Entgegnungen geführt haben und die das Verständnis in der Thematik vorantreiben sollen. So untersuchten Renner et al. (2021) zwei Saisonen lang die Bienen des botanischen Garten Münchens, fanden im zweiten Untersuchungsjahr eine höhere Honigbienenendichte und brachten diese mit Änderungen im Beflug von nicht in Europa heimischen Pflanzen in Zusammenhang. Dies wurde als Hinweis für Nahrungskonkurrenz, die sich negativ auf Wildbienen auswirkt, gewertet. Harder & Miksha (2022) allerdings haben den Datensatz mithilfe statistischer Methoden überprüft und gezeigt, dass sich diese Folgerung aufgrund der Daten nicht halten lässt. Der Vollständigkeit halber sei hier auch noch auf die Antwort der Autoren der ersten Studie verwiesen in der sie ihre Aussagen verteidigen (Renner & Fleischmann 2022).

Bei Weekers et al. (2022) wurde die Bienendiversität in zahlreichen Apfelgärten in mehreren westeuropäischen Ländern mit Becherfallen und Bekercherungen untersucht. Sie berichten einen stark negativen und signifikanten Zusammenhang zwischen Honigbienen und Wildbienen. Dies basiert jedoch auf einer irrtümlichen negativen Korrelation der Diversität der Wildbienen mit einer von den AutorInnen errechneten "Dominanz" von Honigbienen. Wenn beide Bienengruppen derselben Stichprobe entstammen, und die Dominanz (als relativer Anteil der Honigbienen) mit der (vom ersten Faktor nicht unabhängigen) Artenzahl von Wildbienen korreliert wird, zeigt sich mathematisch stets ein artifizierter negativer Zusammenhang (Kilpinen et al. 2022). Bei Korrelation der Absolutwerte ist der Zusammenhang nicht vorhanden – Kilpinen et al. (2022) fanden in ihrer Neuauswertung sogar einen positiven Zusammenhang zwischen Abundanzen der Wildbienen und Honigbienen.

In dem renommierten wissenschaftlichen Journal „Science“ gab es 2018 ebenfalls einen Diskurs zum Schutz von Wildbestäubern, etwa wird aus unterschiedlichen Blickwinkeln, und durchaus widersprüchlich, diskutiert ob eine Einschränkung der Imkerei das Problem lösen könnte (Geldmann & González-Varo 2018, González-Varo & Geldmann 2018, Saunders et al. 2018, Kleijn et al. 2018). Eine für alle gültige Einigung konnte auch diese Diskussion nicht liefern.

Diskussion

In diesem Review-Artikel haben wir einen Überblick über den Wissensstand einer möglichen Verdrängung von Wildbienen durch die in der Imkerei genutzte Honigbiene gegeben. Es handelt sich dabei um eine komplexe Thematik, zu der zahlreiche Studien existieren, die oftmals erst durch Kenntnis mehrerer Studien und Hintergrundwissen in den richtigen Kontext gesetzt werden können. Zunächst einmal gilt es zu verstehen, dass die Literatur scheinbar voll ist mit Studien, die Konkurrenzsituationen belegen. Das ist richtig, denn in der Natur herrscht Konkurrenz um jede limitierte Ressource.

Nahrungskonkurrenz zum Beispiel ist ein Kriterium bei der Etablierung von Artengemeinschaften in einem Ökosystem. Konkurrenz entsteht dabei nicht nur innerhalb der Gruppe der Bienen, oder speziell durch die Honigbiene, sondern auch Hummeln (Sáez et al. 2017) und anderen Insekten (Schaffer et al. 1983, Junker et al. 2010) oder jedweden Tieren (inklusive des Menschen) die Nahrungspflanzen von Bienen konsumieren oder eliminieren. Nahrungskonkurrenz und Nahrungsmangel plagen Wildbienen, implizieren aber keine Artverdrängung durch Honigbienen. Diese geschieht, wenn die Nahrungskonkurrenz durch die Honigbiene die Reproduktionsrate einer Art beeinträchtigt (Paini 2004). Die stichhaltigsten Hinweise aus Europa haben wir dabei für Hummelvölker, die sich nahe Bienenständen schlechter entwickeln (Goulson & Sparrow 2009, Elbgami et al. 2014). Im besten Fall, bei genügend Blühangebot, können Hummelarten auf andere Nahrungspflanzen ausweichen und damit der Konkurrenz entgehen (Walther-Hellwig et al. 2006). Wir haben in diesem Artikel unter anderem herausgearbeitet, dass für viele weitere Wildbienenarten Korrelationen herangezogen wurden, die kein Kausalbeweis sind. Wir diskutieren ebenfalls eine mögliche Publikations-Verzerrung in der Literatur, was sich auch auf systematische Literaturstudien auswirkt, und in der Interpretation der Ergebnisse nicht vernachlässigt werden soll. Dieser Publikations-Bias entsteht, weil Nachweise von Konkurrenzsituationen die Chance zur Publikation erhöhen und damit auch die Wahl von Studiendesigns beeinflussen.

Die Zahl der Publikationen zum Thema Konkurrenz zwischen Honigbienen und Wildbienen steigt (Mallinger et al. 2017, Iwasaki & Hogendoorn 2022). Eine steigende Zahl von Publikationen ist ein genereller Trend in der Wissenschaft, auch wenn in diesem Fall die steigende Zahl der Untersuchungen und Publikationen zu diesem Thema sehr wohl auch die Bedeutung dieses Themas unterstreicht. Würden durch Anreize mögliche positive

Effekte der Honigbiene auf Wildbienen stärker untersucht werden, könnte auch das als ein trendendes Thema wahrgenommen werden.

In den meisten vorgestellten Studien wird der Einfluss der Honigbiene als alleinstehendes Merkmal auf die Wildbienenfauna untersucht. Dabei kennen wir zahlreiche Faktoren, die nachgewiesenermaßen Bienen schädigen (Tabelle 1). Eine isolierte Betrachtung ausschließlich des Faktors Honigbiene für die Erklärung von Wildbienenpopulationen ist unserer Meinung nach daher wenig zielführend. Eine reihende Bewertung der genannten Faktoren ist uns nicht möglich, aber wir vermuten die Faktoren Habitatverlust und Nahrungsmangel durch blütenarme Landschaften weit über der von Honigbienen ausgeübten Konkurrenz. Viele der Arbeiten versäumen die zum Beweis von kausalen Effekten notwendige Schaffung eines Unterschiedes (oder Gradienten) in der Honigbienenendichte. Vielmehr wird die Honigbienenendichte oft aus der beobachteten Probe abgeleitet, was zu den bereits diskutierten Fehlschlüssen führen kann. Korrelation ist, wie bereits erklärt, nicht gleich Kausalität, selbst ein eindeutiger statistischer Zusammenhang ist kein Ursache-Wirkung-Zusammenhang. Das Vorhandensein vieler Honigbienen kann signifikant mit einer Armut von Bienenarten oder einer geringen Abundanz an Wildbienen assoziiert sein, ohne dass die hohe Honigbienenendichte für diese Artenarmut verantwortlich wäre. Vielmehr können Honigbienen in diesen Proben häufig vorkommen, weil sie durch die Pflege des Menschen in sonst wenig für Bienen geeigneten Habitaten überleben. Die Artenarmut der Wildbienen ist in vielen Fällen vielleicht durch für ungeeignete Habitate ohne Nistplätze, Pestizidbelastungen oder Nahrungsmangel hervorgerufen, was für solitäre Organismen, oder Kleinststaaten-bildende Insekten wie Hummeln, im Gegensatz zum Superorganismus Honigbiene eine größere Belastung darstellt (Straub et al. 2015). Dass zum Beispiel der Faktor Nistplatz eine Limitierung darstellt zeigen die Ansiedlungen zahlreicher Bienenarten bei Angebot von passenden Nistmöglichkeiten, bei Beibehaltung aller anderen Parameter, inklusive Honigbienenendichte (Hudewenz & Klein 2013, Rahimi et al. 2021). Die Schaffung von Nistmöglichkeiten an sonnenbeschienenen offenen Bodenstellen schafft Nistplätze für die größere Anzahl von bodennistenden Bienen (Lindström et al. 2022, Neumüller et al. 2022). Die bekannten Bienenhotels die je nach Gestaltung Pflanzenstängel als Nistplätze für bestimmte Spezies bieten (MacIvor 2017, Rahimi et al. 2021), fördern auch nicht-heimische (*M. sculpturalis*) oder häufige und anspruchslose heimische Arten (Geslin et al. 2020). Weitere Forschung könnte neue Ansätze zur Förderung von Wildbienen durch eine nachhaltige und natürliche Beseitigung dieser Limitierung liefern.

Unter schlechter werdenden Umweltbedingungen leiden vor allem (Nahrungs-)Spezialisten. Die Honigbiene als Generalist hat es einfacher, zumal Imkerinnen und Imker rettend eingreifen und zufüttern können. Es ist daher zu kurz gegriffen, Maßnahmen zur Verbesserung der Situation der Honigbiene als zum Schutz einiger Spezies von Wildbienen als hilfreich zu betrachten (Wood et al. 2020). Tatsächlich profitieren von einigen Maßnahmen beide, auch wenn Wildbienen andere Bedürfnisse haben (Rollin et al. 2013, Evans et al. 2018, Mallinger et al. 2019, Panziera et al. 2022). Für extreme Spezialisten ist nur der Habitatschutz eine Möglichkeit. Entsprechend findet sich in der Literatur Einigkeit, dass der Erhalt oder die Wiederherstellung naturnaher Habitats und die Schaffung ressourcenreicher Lebensräume allen Bienen zugutekommen (Walther-Hellwig et al. 2006, Herbertsson et al. 2016, Alaux et al. 2019, Casanelles-Abella et al. 2022, Parreño et al. 2022, van Drunen et al. 2022). Winfree (2010) nennt als weitere wichtige Maßnahme zum Schutz von Bienen auch die Reduktion des Insektizideinsatzes. Pestizide sind ein entscheidender Faktor für das Wohlergehen von Bienen, allerdings bei Bienen abseits der Gattungen *Apis*, *Bombus*, *Osmia*, *Megachile* oder einiger tropischer Bienen nicht ausreichend untersucht (Straub et al. 2022, Yordanova et al. 2022). Jedenfalls besteht Einigkeit, dass ein Pestizidverzicht allen Bienen und anderen Insekten zugutekommt. Fördermaßnahmen zum Bienenschutz sollen nicht nur auf die Honigbiene ausgerichtet, sondern auf alle heimischen Wildbienen und andere Bestäuber ausgeweitet werden.

Bei der Fülle an Studien ist es schwierig, einen Überblick zu bekommen, noch schwieriger ist es, generalisierte Aussagen auf nicht dezidiert untersuchte Gegebenheiten abzuleiten. Im wissenschaftlichen Diskurs des Rückgangs von Bienenarten nimmt die Verdrängung von Wildbienen durch Honigbienen aktuell einen wichtigen Platz ein. Dies ist manchmal belegt, basiert andere Male aber auf kausal nicht bewiesenen Zusammenhängen. Das rührt auch daher, dass Studien die Konkurrenz belegen, eher publiziert werden. Es seien an dieser Stelle daher auch noch einmal Studien erwähnt die keine negativen Effekte von Honigbienen gefunden haben (Casanelles-Abella et al. 2022, St. Clair et al. 2022), beziehungsweise oft in hauptsächlich vom Menschen gestalteten vereinfachten Lebensräumen, wenn es zu Nahrungsarmut kommt. Konkurrenz stellt demzufolge in heterogenen, naturnahen Landschaften seltener ein Problem dar (Herbertsson et al. 2016, Ropars et al. 2020), aber Blühstreifen als alleinige Maßnahme reichen in landwirtschaftlich genutzten Gebieten nicht aus (Angelella et al. 2021). Daraus lässt sich unsere Empfehlung zur Förderung von Biotopen mit heimischen Wildpflanzen als Nahrungspflanzen für Bienen als Instrument für den Schutz von Wildbienen belegen.

Die Kenntnis und Untersuchung von aus der Honigbiene bekannten Pathogenen bei Wildbienen und den Austausch von Pathogenen zwischen Honigbienen und Wildbienen reicht nicht aus, um Aussagen über Pathogendruck als Ursache für Wildbienenschwund zu treffen. Über die Auswirkungen von Infektionen ist wenig bekannt, oftmals sind sie bei Wildbienen sogar symptomfrei (Müller et al. 2019, Tehel et al. 2020). Nicht nur Honigbienen übertragen Honigbienen-typische Erreger auf Organismen in ihrem Umfeld. Auch wirtschaftlich genutzte Hummelvölker wurden als Spillover-Organismen identifiziert, während großflächige Untersuchungen wirtschaftlich weniger wichtiger Wildbienenarten fehlen. Nicht abzustreiten ist, dass sowohl Honigbienen, Hummeln, weitere Bestäuber, und auch nicht-bestäubende Arthropoden, die im selben Habitat leben, eine Rolle bei der Zirkulation von Krankheitserregern, insbesondere von Viren spielen (Levit et al. 2013, Nanetti et al. 2021). Weitere Forschung ist daher notwendig, um die Ökoimmunologie besser zu verstehen und darauf aufbauend die Zirkulation von Krankheitserregern einzudämmen und sowohl Wildbienen, als auch Honigbienen zu schützen.

Die Zahl der pro Standort vorhandenen betreuten Bienenvölker als Parameter für problematische Konkurrenzsituationen heranzuziehen, ist eventuell für Diskussionen zur Regulation der Imkerei bedeutend, allerdings hat zum Beispiel Weekers et al. (2022) keinen Zusammenhang zwischen der Zahl der aufgestellten Bienenvölker und der Abundanz der Honigbiene gefunden. Allein der Entwicklung der Zahl der Bienenvölker auf Bundesebene in Österreich zufolge ist der durch Nahrungskonkurrenz von der Honigbiene ausgeübte Druck auf Wildbienen heute nicht höher als vor Jahrzehnten. Diese zugegebenermaßen vereinfachte Aussage beruht auf der Annahme einer annähernd gleichbleibenden Menge an produziertem Nektar und Pollen, und deren saisonales Auftreten, wofür es allerdings keine belastbaren Daten gibt. Abschätzungen über die historische Entwicklung des Blühangebots im deutschsprachigen Raum, ähnlich wie für die Britischen Inseln (Baude et al. 2016), sind notwendig für weitere Aussagen dazu.

Ein wichtiger Antrieb für die Erforschung der Konkurrenz zwischen Honigbienen und Wildbienen ist der Schutz von Wildbienen in Naturschutzgebieten. Dazu entwickelten Henry & Rodet (2020) den Apiary Influence Range (AIR) als eines von mehreren Instrumenten zum Management der Imkerei in Naturschutzgebieten. Die Haltung von Bienenvölkern in Naturschutzgebieten wird dadurch explizit nicht untersagt, vielmehr sollen Parkmanager in Bezug auf Völkerdichten sensibilisiert werden. Die Autoren behandeln in dieser Arbeit eine für Südfrankreich und andere mediterrane Regionen ortsübliche sehr hohe Anzahl von Völkern an Bienenständen, wie sie im alpinen Bereich kaum vorkommen. Die in internationalen Studien berichteten Bienendichten gehören

daher im Vergleich zu den im deutschsprachigen Raum existierenden gesetzt, bevor eine für dort zutreffende Maßnahme übernommen wird.

Unser Artikel soll beitragen, die Debatte darüber, welchen Einfluss die Honigbiene in ihrem autochthonen Verbreitungsgebiet auf Wildbienen hat, und ob Reglementierungen der Imkerei begründet sind, auf eine sachliche Ebene zu bringen. Nektar und Pollen sind eine limitierte Ressource, und wie bei jeder limitierten Ressource gibt es einen Wettbewerb um deren Verteilung. Es gibt allerdings kaum Anhaltspunkte aus dem deutschsprachigen Raum, dass durch die Imkerei Wildbienenpopulationen verdrängt werden. Die wenigen Studien aus dem deutschsprachigen Raum sind in Tabelle 2 zusammengefasst. Hohe Bienenvolkdichten sind nicht nur für andere Bestäuber, sondern auch für die Imkerei problematisch, wobei derzeit keine belastbaren Daten für die Umweltkapazität im deutschsprachigen Raum vorliegen. Entsprechende Studien heimischer Habite sind daher wünschenswert. Zum besseren Verständnis sind außerdem längerfristige Projektfinanzierungen zur Untersuchung langfristiger (u.a. auch kausaler) Auswirkungen auf den Reproduktionserfolg notwendig. Wir empfehlen einen sensiblen Umgang mit der Thematik, um Wildbienen und anderen Bestäubern die Möglichkeit zur Entwicklung zu geben. Ein Verbot oder die Einschränkung der Bienenhaltung in Naturschutzgebieten oder Städten ist bei genauer Lesart der meisten Studien weder gefordert, noch unserer Meinung nach haltbar. Top-Down Verordnungen zur Limitierung der Imkerei sind oftmals zum Scheitern verurteilt, sinnvoller wären inklusive Lösungen die von allen Beteiligten gemeinsam erarbeitet und getragen werden (González-Varo & Geldmann 2018, Henry & Rodet 2018). Kompromissbereitschaft beider Seiten sowie fachliche Sensibilisierung von ImkerInnen in Ausbildungen sind Voraussetzung dafür.

Literaturverzeichnis

Amiet F. & Krebs A. 2019: Bienen Mitteleuropas – Gattungen, Lebensweise, Beobachtung. – Haupt Verlag, Bern, Stuttgart, Wien, 423 pp.

Aizen M.A. & Harder L.D. 2009: The global stock of domesticated honey bees is growing slower than agricultural demand for pollination. – *Current Biology* 19: 915–918.

Aizen M.A., Arbetman M.P., Chacoff N.P., Chalcoff V.R., Feinsinger P., Garibaldi L.A., Harder L. D., Morales C.L., Sáez A. & Vanbergen A.J. 2020: Invasive bees and their impact on agriculture. – *Advances in Ecological Research* 63: 49–92.

Aizen M.A., Morales C.L. & Morales J.M. 2008: Invasive mutualists erode native pollination webs. – *PLoS Biology* 6: e31.

Alaux C., Le Conte Y. & Decourtye A. 2019: Pitting wild bees against managed honey bees in their native range, a losing strategy for the conservation of honey bee biodiversity. – *Frontiers in Ecology and Evolution* 7: 60.

Al-Ghamdi A., Adgaba N., Getachew A. & Tadesse Y. 2016: New approach for determination of an optimum honeybee colony's carrying capacity based on productivity and nectar secretion potential of bee forage species. – *Saudi Journal of Biological Sciences* 23: 92–100.

Amiet F. 1994: Rote Liste der gefährdeten Bienen der Schweiz. – In: Duelli, P. (Hrsg.): Rote Listen der gefährdeten Tierarten in der Schweiz. – BUWAL, Bern, 38–44.

Angelella G.M., McCullough C.T. & O'Rourke M.E. 2021: Honey bee hives decrease wild bee abundance, species richness, and fruit count on farms regardless of wildflower strips. – *Scientific Reports* 11: 1–12.

Balfour N.J., Gandy S. & Ratnieks F.L. 2015: Exploitative competition alters bee foraging and flower choice. – *Behavioral Ecology and Sociobiology* 69: 1731–1738.

Baude M., Kunin W.E., Boatman N.D., Conyers S., Davies N., Gillespie M.A., Morton D., Simon M. Smart S.M. & Memmott J. 2016: Historical nectar assessment reveals the fall and rise of floral resources in Britain. – *Nature* 530: 85–88.

Baum K.A. & Wallen K.E. 2011: Potential bias in pan trapping as a function of floral abundance. – *Journal of the Kansas Entomological Society* 84: 155–159.

Bayerisches Landesamt für Umwelt (Hrsg.) 2021: Rote Liste und Gesamtartenliste Bayern – Bienen – Hymenoptera, Anthophila. – Bearbeitung: Voith J., Doczkal D., Dubitzky A., Hopfenmüller S., Mandery K., Scheuchl E., Schuberth J. & Weber K. – Augsburg, 38 pp.

Becsi B., Formayer H. & Brodschneider R. 2021: A biophysical approach to assess weather impacts on honey bee colony winter mortality. – *Royal Society Open Science* 8: 210618.

Bramke K., Müller U., McMahon D.P. & Rolff J. 2019: Exposure of larvae of the solitary bee *Osmia bicornis* to the honey bee pathogen *Nosema ceranae* affects life history. – *Insects* 10: 380.

Brittain C., Williams N., Kremen C. & Klein A.M. 2013: Synergistic effects of non-*Apis* bees and honey bees for pollination services. – *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280: 20122767.

Brodschneider R., Gratzer K., Kalcher-Sommersguter E., Heigl H., Auer W., Moosbeckhofer R. & Crailsheim K. 2019: A citizen science supported study on seasonal diversity and monoflorality of pollen collected by honey bees in Austria. – *Scientific Reports* 9: 1–12.

Brodschneider R., Moosbeckhofer R. & Crailsheim K. 2010: Surveys as a tool to record winter losses of honey bee colonies: a two year case study in Austria and South Tyrol. – *Journal of Apicultural Research* 49: 23–30.

Brown A.W., Mehta T.S. & Allison D.B. 2017: Publication bias in science: what is it, why is it problematic, and how can it be addressed. – *The Oxford handbook of the science of science communication*: 93–101.

Burger V.R. 2018: Wildbienen first – unsere wichtigsten Bestäuber und die Konkurrenz mit dem Nutztier Honigbiene. – *Naturkunde aus dem Südwesten* 1: 1–7.

Burnham P.A., Alger S.A., Case B., Boncristiani H., Hébert-Dufresne L. & Brody A.K. 2021: Flowers as dirty doorknobs: deformed wing virus transmitted between *Apis mellifera* and *Bombus impatiens* through shared flowers. – *Journal of Applied Ecology* 58: 2065–2074.

Cameron S.A., Lim H.C., Lozier J.D., Duennes M.A. & Thorp R. 2016: Test of the invasive pathogen hypothesis of bumble bee decline in North America. – *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113: 4386–4391.

Cane J.H. & Tepedino V.J. 2017: Gauging the effect of honey bee pollen collection on native bee communities. – *Conservation Letters* 10: 205–210.

Carneiro L.T. & Martins C.F. 2012: Africanized honey bees pollinate and preempt the pollen of *Spondias mombin* (Anacardiaceae) flowers. – *Apidologie* 43: 474–486.

Carvalho A.T. & Schlindwein C. 2011: Obligate association of an oligolectic bee and a seasonal aquatic herb in semi-arid north-eastern Brazil. – *Biological Journal of the Linnean Society* 102: 355–368.

Carvell C., Bourke A.F., Dreier S., Freeman S.N., Hulmes S., Jordan W.C., Redhead J.W., Sumner S., Wang J. & Heard M.S. 2017: Bumblebee family lineage survival is enhanced in high-quality landscapes. – *Nature* 543: 547–549.

Casanelles-Abella J., Fontana S., Fournier B., Frey D. & Moretti M. 2022: Low resource availability drives feeding niche partitioning between wild bees and honeybees in a European city. – *Ecological Applications* e2727: 1–17.

Chamberlain S.A. & Schlising R.A. 2014: Role of honey bees (Hymenoptera: Apidae) in the pollination biology of a California native plant, *Triteleia laxa* (Asparagales: Themidaceae). – *Environmental Entomology* 37: 808–816.

Chen C., Liu Z., Pan Q., Chen X., Wang H., Guo H., Liu S., Lu H., Tian S., Li R. & Shi W. 2016: Genomic analyses reveal demographic history and temperate adaptation of the newly discovered honey bee subspecies *Apis mellifera sinisxinyuan* n. ssp. – *Molecular Biology and Evolution* 33: 1337–1348.

Colla S.R. 2022: The potential consequences of ‘bee washing’ on wild bee health and conservation. – *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 18: 30–32.

Colla S.R., Otterstatter M.C., Gegear R.J. & Thomson J.D. 2006: Plight of the bumble bee: pathogen spillover from commercial to wild populations. – *Biological Conservation* 129: 461–467.

Daszak P., Cunningham A.A. & Hyatt A.D. 2000: Emerging infectious diseases of wildlife – threats to biodiversity and human health. – *Science* 287: 443–449.

Davies O. & Sayers T.D. 2022: Honeybee bias and bee-washing. – In: Tallberg L. & Hamilton L. (Hrsg.): *The Oxford Handbook of Animal Organization Studies*. – Oxford University Press, Oxford, 313–C21.P140.

Davis A.E., Deutsch K.R., Torres A.M., Mata Loya M.J., Cody L.V., Harte E., Sossa D., Muñiz P.A., Ng W.H. & McArt S.H. 2021: *Eristalis* flower flies can be mechanical vectors of the common trypanosome bee parasite, *Crithidia bombi*. – *Scientific Reports* 11: 1–10.

De Menezes Pedro S.R. & De Camargo J.M.F. 1991: Interactions on floral resources between the Africanized honey bee *Apis mellifera* L. and the native bee community (Hymenoptera: Apoidea) in a natural "cerrado" ecosystem in southeast Brazil. – *Apidologie* 22: 397–415.

De Vere N., Jones L.E., Gilmore T., Moscrop J., Lowe A., Smith D., Hegarty M.J., Creer S. & Ford C.R. 2017: Using DNA metabarcoding to investigate honey bee foraging reveals limited flower use despite high floral availability. – *Scientific Reports* 7: 1–10.

Dimou M. & Thrasylvoulou A. 2007: A comparison of three methods for assessing the relative abundance of pollen resources collected by honey bee colonies. – *Journal of Apicultural Research* 46: 144–148.

Dolezal A.G., Hendrix S.D., Scavo N.A., Carrillo-Tripp J., Harris M.A., Wheelock M.J., O'Neal M.E. & Toth A.L. 2016: Honey bee viruses in wild bees: viral prevalence, loads, and experimental inoculation. – *PloS One* 11: e0166190.

Ebmer A.W. 1999: Rote Liste der Bienen Kärntens (Insecta: Hymenoptera: Apoidea). – In: Holzinger W.E., Mildner P., Rottenburg T. & Wieser C. (Hrsg.): *Rote Listen gefährdeter Tiere Kärntens*. – *Naturschutz in Kärnten, Klagenfurt* 15: 239–266.

Egerer M. & Kowarik I. 2020: Confronting the modern gordian knot of urban beekeeping. – *Trends in Ecology & Evolution* 35: 956–959.

Elbgami T., Kunin W.E., Hughes W.O. & Biesmeijer J.C. 2014: The effect of proximity to a honeybee apiary on bumblebee colony fitness, development, and performance. – *Apidologie* 45: 504–513.

Evans E., Smart M., Carivea D. & Spivak M. 2018: Wild, native bees and managed honey bees benefit from similar agricultural land uses. – *Agriculture, Ecosystems & Environment* 268: 162–170.

Evertz S. 1993: Untersuchungen zur interspezifischen Konkurrenz zwischen Honigbienen (*Apis mellifera* L.) und solitären Wildbienen (Hymenoptera, Apoidea). – Shaker Verlag, 123 pp.

Faostat 2022: Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome.
<http://faostat.fao.org>. Aufgerufen am 13. Oktober 2022

Floris I., Pusceddu M. & Satta A. 2020: Birds and honey bees: a brief overview on this antagonistic relationship and its potential impact on beekeeping. – *Redia-Giornale Di Zoologia* 103: 65–67.

Forup M.L. & Memmott J. 2005: The relationship between the abundances of bumblebees and honeybees in a native habitat. – *Ecological Entomology* 30: 47–57.

Franklin E., Carroll T., Blake D., Rickard K. & Diaz A. 2018: Bumble bee forager abundance on lowland heaths is predicated by specific floral availability rather than the presence of honey bee foragers: evidence for forage resource partitioning. – *Journal of Pollination Ecology* 24: 172–179.

Fründ J., Zieger S.L. & Tscharrntke T. 2013: Response diversity of wild bees to overwintering temperatures. – *Oecologia* 173: 1639–1648.

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: 364–366.

Garibaldi L.A., Pérez-Méndez N., Cordeiro G.D., Hughes A., Orr M., Alves-dos-Santos I., Freitas B.M., de Oliveira F.F., LeBuhn G., Bartomeus I., Aizen M.A., Andrade P.B., Blochtein B., Boscolo D., Drumond P.M., Gaglianone M.C., Gemmill-Herren B., Halinski R., Krug C.,

Maués M.M., Kiill L.H.P., Pinheiro M., Pires C.S.S. & Viana B.F. 2021: Negative impacts of dominance on bee communities: Does the influence of invasive honey bees differ from native bees? – *Ecology* 102: e03526.

Garibaldi L.A., Sáez A., Aizen M.A., Fijen T. & Bartomeus I. 2020: Crop pollination management needs flower-visitor monitoring and target values. – *Journal of Applied Ecology* 57: 664–670.

Geldmann J. & González-Varo J.P. 2018: Conserving honey bees does not help wildlife. – *Science* 359: 392–393.

Genersch E., Yue C., Fries I. & de Miranda J.R. 2006: Detection of deformed wing virus, a honey bee viral pathogen, in bumble bees (*Bombus terrestris* and *Bombus pascuorum*) with wing deformities. – *Journal of Invertebrate Pathology* 91: 61–63.

Geslin B., Gachet S., Deschamps-Cottin M., Flacher F., Ignace B., Knoploch C., Meineri E., Robles C., Ropars L., Schurr L. & Le Féon V. 2020: Bee hotels host a high abundance of exotic bees in an urban context. – *Acta Oecologica* 105: 103556.

Geslin B., Gauzens B., Baude M., Dajoz I., Fontaine C., Henry M., Ropars L., Rollin O., Thébault E. & Vereecken N.J. 2017: Massively introduced managed species and their consequences for plant-pollinator interactions. – *Advances in Ecological Research* 57: 147–199.

Geslin B., Ropars L., Zakardjian M., & Flacher F. 2022: The misplaced management of bees. – *Authorea Preprints*.

Gonthier J., Papach A., Straub L., Campbell J.W., Williams G.R. & Neumann P. 2019: Bees and flowers: how to feed an invasive beetle species. – *Ecology and Evolution* 9: 6422–6432.

González-Varo J.P. & Geldmann J. 2018: Response – “Bee conservation: key role of managed bees” and “Bee conservation: inclusive solutions”. – *Science* 360: 390–390.

Goulson D. & Sparrow K.R. 2009: Evidence for competition between honeybees and bumblebees; effects on bumblebee worker size. – *Journal of Insect Conservation* 13: 177–181.

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: 1255957.

Goulson D., Stout J.C. & Kells A.R. 2002: Do exotic bumblebees and honeybees compete with native flower-visiting insects in Tasmania? – *Journal of Insect Conservation* 6: 179–189.

Graham K.K., Eaton K., O'Brien I. & Starks P.T. 2019: *Anthidium manicatum*, an invasive bee, excludes a native bumble bee, *Bombus impatiens*, from floral resources. – *Biological Invasions* 21: 1089–1099.

Graystock P., Blane E.J., McFrederick Q.S., Goulson D. & Hughes W.O. 2016: Do managed bees drive parasite spread and emergence in wild bees? – *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 5: 64–75.

Graystock P., Goulson D. & Hughes W.O. 2015: Parasites in bloom: flowers aid dispersal and transmission of pollinator parasites within and between bee species. – *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282: 20151371.

Graystock P., Yates K., Darvill B., Goulson D. & Hughes W.O. 2013: Emerging dangers: deadly effects of an emergent parasite in a new pollinator host. – *Journal of Invertebrate Pathology* 114: 114–119.

Gusachenko O.N., Woodford L., Balbirnie-Cumming K., Ryabov E.V. & Evans D.J. 2020: Evidence for and against deformed wing virus spillover from honey bees to bumble bees: a reverse genetic analysis. – *Scientific Reports* 10: 1–10.

Gusenleitner F., Schwarz M. & Mazzucco K. 2012: *Apidae* (Insecta: Hymenoptera). – In: Schuster R. (Hrsg.): *Biosystematics and Ecology Series No. 29, Checkliste der Fauna Österreichs*, No. 6. – Verlag der Österreichischen Akademie der Wissenschaften (ÖAW), Wien, 9–129.

Harder L.D. & Miksha R.M. 2022: No statistical evidence that honey bees competitively reduced wild bee abundance in the Munich Botanic Garden – a comment on Renner et al. (2021). – *Oecologia* 198: 337–341.

Hatcher M.J. & Dunn A.M. 2011: Parasites in ecological communities: from interactions to ecosystems. – Cambridge University Press, Cambridge, 445 pp.

Henry M. & Rodet G. 2018: Controlling the impact of the managed honeybee on wild bees in protected areas. – Scientific Reports 8: 1–10.

Henry M. & Rodet G. 2020: The apiary influence range: a new paradigm for managing the cohabitation of honey bees and wild bee communities. – Acta Oecologica 105: 103555.

Herbertsson L., Lindström S.A., Rundlöf M., Bommarco R. & Smith H.G. 2016: Competition between managed honeybees and wild bumblebees depends on landscape context. – Basic and Applied Ecology 17: 609–616.

Herrera C.M. 2020: Gradual replacement of wild bees by honeybees in flowers of the Mediterranean Basin over the last 50 years. – Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 287: 20192657.

Hoffmann D., Pettis J.S. & Neumann P. 2008: Potential host shift of the small hive beetle (*Aethina tumida*) to bumblebee colonies (*Bombus impatiens*). – Insectes Sociaux 55: 153–162.

Hofmann M.M. & Renner S.S. 2020: Bee species decrease and increase between the 1990s and 2018 in large urban protected sites. – Journal of Insect Conservation 24: 637–642.

Hofmann M.M., Fleischmann A. & Renner S.S. 2018: Changes in the bee fauna of a German botanical garden between 1997 and 2017, attributable to climate warming, not other parameters. – Oecologia 187: 701–706.

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: 20190316.

Huber B. & Aichberger I. 2020: Emotionalization in the media coverage of honey bee colony losses. – Media and Communication 8: 141–150.

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.

Hudewenz A. & Klein A.M. 2015: Red mason bees cannot compete with honey bees for floral resources in a cage experiment. – *Ecology and Evolution* 5: 5049–5056.

Isaacs R., Williams N., Ellis J., Pitts-Singer T.L., Bommarco R. & Vaughan M. 2017: Integrated crop pollination: combining strategies to ensure stable and sustainable yields of pollination-dependent crops. – *Basic and Applied Ecology* 22: 44–60.

Iwasaki J.M. & Hogendoorn K. 2021: How protection of honey bees can help and hinder bee conservation. – *Current Opinion in Insect Science* 46: 112–118.

Iwasaki J.M. & Hogendoorn K. 2022: Mounting evidence that managed and introduced bees have negative impacts on wild bees: an updated review. – *Current Research in Insect Science* 2: 100043.

Iwasaki J.M., Dickinson K.J., Barratt B.I., Mercer A.R., Jowett T.W. & Lord J.M. 2018: Floral usage partitioning and competition between social (*Apis mellifera*, *Bombus terrestris*) and solitary bees in New Zealand: niche partitioning via floral preferences? – *Austral Ecology* 43: 937–948.

Jachuła J., Denisow B., Wrzesień M. & Ziółkowska E. 2022: The need for weeds: Man-made, non-cropped habitats complement crops and natural habitats in providing honey bees and bumble bees with pollen resources. – *Science of the Total Environment* 840: 156551.

Jean R.P. 2005. Quantifying a rare event: pollen theft by honey bees from bumble bees and other bees (Apoidea: Apidae, Megachilidae) foraging at flowers. – *Journal of the Kansas Entomological Society* 78: 172–175.

Jeavons E., van Baaren J. & Le Lann C. 2020: Resource partitioning among a pollinator guild: a case study of monospecific flower crops under high honeybee pressure. – *Acta Oecologica* 104: 103527.

Junker R.R., Bleil R., Daehler C.C. & Bluethgen N. 2010: Intra-floral resource partitioning between endemic and invasive flower visitors: consequences for pollinator effectiveness. – *Ecological Entomology* 35: 760–767.

Kilpinen O., Vejsnæs F. & Brodschneider R. 2022: Comment on “Dominance of honey bees is negatively associated with wild bee diversity in commercial apple orchards regardless of management practices” [*Agric. Ecosyst. Environ.* 323 (2022) 107697]. – *Agriculture, Ecosystems & Environment* 340: 108160.

Klein A.M., Vaissière B.E., Cane J.H., Steffan-Dewenter I., Cunningham S.A., Kremen C. & Tscharntke T. 2007: Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. – *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274: 303–313.

Kleijn D. & Raemakers I. 2008: A retrospective analysis of pollen host plant use by stable and declining bumble bee species. – *Ecology* 89: 1811–1823.

Kleijn D., Biesmeijer K., Dupont Y.L., Nielsen A., Potts S.G. & Settele J. 2018: Bee conservation: inclusive solutions. – *Science* 360: 389–390.

Komasilova O., Komasilovs V., Kviesis A. & Zacepins A. 2021: Model for finding the number of honey bee colonies needed for the optimal foraging process in a specific geographical location. – *PeerJ* 9: e12178.

Krahner A., Schmidt J., Maixner M., Porten M. & Schmitt T. 2021: Evaluation of four different methods for assessing bee diversity as ecological indicators of agro-ecosystems. – *Ecological Indicators* 125: 107573.

Kratschmer S., Pachinger B., Schwantzer M., Paredes D., Guernion M., Burel F., Nicolai A., Strauss P., Bauer T., Kriechbaum M., Zaller J.G. & Winter S. 2018: Tillage intensity or landscape features: what matters most for wild bee diversity in vineyards? – *Agriculture, Ecosystems & Environment* 266: 142–152.

Kratschmer S., Pachinger B., Schwantzer M., Paredes D., Guzmán G., Gómez J.A., Entrenas J.A., Guernion M., Burel F., Nicolai A., Fertil A., Popescu D., Macavei L., Hoble A., Bunea C., Kriechbaum M., Zaller J.G. & Winter S. 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: 4103–4115.

Kratschmer S., Zettel H., Ockermüller E., Zimmermann D., Schoder S., Neumayer J., Gusenleitner F., Zenz K., Mazzucco K., Ebmer A.W. & Kuhlmann M. 2021: Threat ahead? An experts' opinion on the need for Red Lists of bees to mitigate accelerating extinction risks – the case of Austria. – *Bee World* 98: 74–77.

Kuchling S., Kopacka I., Kalcher-Sommersguter E., Schwarz M., Crailsheim K. & Brodschneider R. 2018: Investigating the role of landscape composition on honey bee colony winter mortality: a long-term analysis. – *Scientific Reports* 8: 1–10.

Kühn J., Hamm A., Schindler M. & Wittmann D. 2006: Ressourcenaufteilung zwischen der oligolektischen Blattschneiderbiene *Megachile lapponica* L. (Hymenoptera, Apiformes) und anderen Blütenbesuchern am schmalblättrigen Weidenröschen (*Epilobium angustifolium*, Onagraceae). – *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* 15: 389–392.

Lanner J., Huchler K., Pachinger B., Sedivy C. & Meimberg H. 2020: Dispersal patterns of an introduced wild bee, *Megachile sculpturalis* Smith, 1853 (Hymenoptera: Megachilidae) in European alpine countries. – *PLoS One* 15: e0236042.

Larsson M. & Franzén M. 2007: Critical resource levels of pollen for the declining bee *Andrena hattorfiana* (Hymenoptera, Andrenidae). – *Biological Conservation* 134: 405–414.

Lázaro A., Müller A., Ebmer A.W., Dathe H.H., Scheuchl E., Schwarz M., Risch S., Pauly A., Devalez J., Tscheulin T., Gómez-Martínez C., Papas E., Pickering J., Waser N.M. & Petanidou T. 2021: Impacts of beekeeping on wild bee diversity and pollination networks in the Aegean Archipelago. – *Ecography* 44: 1353–1365.

Levitt A.L., Singh R., Cox-Foster D.L., Rajotte E., Hoover K., Ostiguy N. & Holmes E.C. 2013: Cross-species transmission of honey bee viruses in associated arthropods. – *Virus Research* 176: 232–240.

Lewis K.A. & Tzilivakis J. 2019: Wild bee toxicity data for pesticide risk assessments. – *Data* 4: 98.

Lichtenberg E.M., Imperatriz-Fonseca V.L. & Nieh J.C. 2010: Behavioral suites mediate group-level foraging dynamics in communities of tropical stingless bees. – *Insectes Sociaux* 57: 105–113.

Lindström S.A., Herbertsson L., Rundlöf M., Bommarco R. & Smith H.G. 2016: Experimental evidence that honeybees depress wild insect densities in a flowering crop. – *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283: 20161641.

Lindström S.A., Rundlöf M. & Herbertsson L. 2022: Simple and farmer-friendly bumblebee conservation: straw bales as nest sites in agricultural landscapes. – *Basic and Applied Ecology* 63: 196–205.

López-Uribe M.M. 2021: Wild bees: diversity, ecology, and stressors of non-*Apis* bees. – In: Kane T.R., Faux C. M. (Hrsg.): *Honey bee medicine for the veterinary practitioner*. – Wiley Blackwell, NJ: 81–91.

Lucia M., Reynaldi F.J., Sguazza G.H. & Abrahamovich A.H. 2014: First detection of deformed wing virus in *Xylocopa augusti* larvae (Hymenoptera: Apidae) in Argentina. – *Journal of Apicultural Research* 53: 466–468.

MacIvor J.S. 2017: Cavity-nest boxes for solitary bees: a century of design and research. – *Apidologie* 48: 311–327.

Magrach A., González-Varo J.P., Boiffier M., Vilà M. & Bartomeus I. 2017: Honeybee spillover reshuffles pollinator diets and affects plant reproductive success. – *Nature Ecology & Evolution* 1: 1299–1307.

Mallinger R.E., Franco J.G., Prischmann-Voldseth D.A. & Prasifka J.R. 2019: Annual cover crops for managed and wild bees: optimal plant mixtures depend on pollinator enhancement goals. – *Agriculture, Ecosystems & Environment* 273: 107–116.

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: e0189268.

Martínez-López V., Ruiz C. & De la Rúa P. 2022: Migratory beekeeping and its influence on the prevalence and dispersal of pathogens to managed and wild bees. – *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 18: 184–193.

Mazzei M., Carrozza M.L., Luisi E., Forzan M., Giusti M., Sagona S., Tolari F. & Felicioli A. 2014: Infectivity of DWV associated to flower pollen: experimental evidence of a horizontal transmission route. – *PLoS One* 9: e113448.

Morawetz L., Köglberger H., Griesbacher A., Derakhshifar I., Crailsheim K., Brodschneider R. & Moosbeckhofer R. 2019: Health status of honey bee colonies (*Apis mellifera*) and disease-related risk factors for colony losses in Austria. – *PLoS One* 14: e0219293.

Moritz R.F., Härtel S. & Neumann P. 2005: Global invasions of the western honeybee (*Apis mellifera*) and the consequences for biodiversity. – *Ecoscience* 12: 289–301.

Müller A., Diener S., Schnyder S., Stutz K., Sedivy C. & Dorn S. 2006: Quantitative pollen requirements of solitary bees: implications for bee conservation and the evolution of bee-flower relationships. – *Biological Conservation* 130: 604–615.

Müller U., McMahon D.P. & Rolff J. 2019: Exposure of the wild bee *Osmia bicornis* to the honey bee pathogen *Nosema ceranae*. – *Agricultural and Forest Entomology* 21: 363–371.

Nanetti A., Bortolotti L. & Cilia G. 2021: Pathogens spillover from honey bees to other arthropods. – *Pathogens* 10: 1044.

Neov B., Georgieva A., Shumkova R., Radoslavov G. & Hristov P. 2019: Biotic and abiotic factors associated with colonies mortalities of managed honey bee (*Apis mellifera*). – *Diversity* 11: 237.

Neumayer J. 2006: Einfluss von Honigbienen auf das Nektarangebot und auf autochthone Blütenbesucher. – *Entomologica Austriaca* 13: 7–14.

Neumüller U., Burger H., Mayr A.V., Hopfenmüller S., Krausch S., Herwig N., Burger R., Diestelhorst O., Emmerich K., Haider M., Kiefer M., Konicek J., Kornmilch J.-C., Moser M., Saure C., Schanowski A., Scheuchl E., Sing J., Wagner M., Witter J., Schwenninger H.R. & Ayasse M. 2022: Artificial nesting hills promote wild bees in agricultural landscapes. – *Insects* 13: 726.

Ngor L., Palmer-Young E.C., Nevarez R.B., Russell K.A., Leger L., Giacomini S.J., Pinilla-Gallego M.S., Irwin R.E. & McFrederick Q.S. 2020: Cross-infectivity of honey and bumble bee-associated parasites across three bee families. – *Parasitology* 147: 1290–1304.

Nichols R.N., Holland J.M. & Goulson D. 2022: Can novel seed mixes provide a more diverse, abundant, earlier, and longer-lasting floral resource for bees than current mixes? – *Basic and Applied Ecology* 60: 34–47.

Nieh J.C., Kruizinga K., Barreto L.S., Contrera F.A.L. & Imperatriz-Fonseca V.L. 2005: Effect of group size on the aggression strategy of an extirpating stingless bee, *Trigona spinipes*. – *Insectes Sociaux* 52: 147–154.

Nielsen A., Dauber J., Kunin W.E., Lamborn E., Jauker B., Moora M., Potts S.G., Reitan T., Roberts S., Söber V., Settele J., Steffan-Dewenter I., Stout J.C., Tscheulin T., Vaitis M., Vivarelli D., Biesmeijer J.C. & Petanidou T. 2012: Pollinator community responses to the spatial population structure of wild plants: a pan-European approach. – *Basic and Applied Ecology* 13: 489–499.

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., Radchenko V.G., Scheuchl E., Smit J., Straka J., Terzo M., Bogdan Tomozii B., Window J & Michez D. 2014: European Red List of bees. – Luxembourg, Publication Office of the European Union, 84 pp.

Oberreiter H. & Brodschneider R. 2020: Austrian COLOSS survey of honey bee colony winter losses 2018/19 and analysis of hive management practices. – *Diversity* 12: 99.

Paini D.R. & Roberts J.D. 2005: Commercial honey bees (*Apis mellifera*) reduce the fecundity of an Australian native bee (*Hylaeus alcyoneus*). – *Biological Conservation* 123: 103–112.

Paini D.R. 2004: Impact of the introduced honey bee (*Apis mellifera*) (Hymenoptera: Apidae) monitoring on native bees: a review. – *Austral Ecology* 29: 399–407.

Panziera D., Requier F., Chantawannakul P., Pirk C. W. & Blacquièrre T. 2022: The Diversity Decline in Wild and Managed Honey Bee Populations Urges for an Integrated Conservation Approach. – *Frontiers in Ecology and Evolution* 93.

Parreño M.A., Alaux C., Brunet J.L., Buydens L., Filipiak M., Henry M., Keller A., Klein A.-M., Kuhlmann M., Leroy C., Meeus I., Palmer-Young E., Piot N., Requier F., Ruedenauer F., Smaghe G., Stevenson P.C. & Leonhardt S.D. 2022: Critical links between biodiversity and health in wild bee conservation. – *Trends in Ecology & Evolution* 37: 309–321.

Pechhacker H. & Zeilinger C. 1994: Competition between honey bees and solitary bees. – *Apidologie* 25: 492–493.

Pick R.A. & Schlindwein C. 2011: Pollen partitioning of three species of Convolvulaceae among oligolectic bees in the Caatinga of Brazil. – *Plant Systematics and Evolution* 293: 147–159.

Piot N., Schweiger O., Meeus I., Yañez O., Straub L., Villamar-Bouza L., De la Rúa P., Jara L., Ruiz C., Malmstrøm M., Mustafa S., Nielsen A., Mänd M., Karise R., Tlak-Gajger I., Özgör E., Keskin N., Diévar V., Dalmon A., Gajda A., Neumann P., Smagghe G., Graystock P., Radzevičiūtė R., Paxton R.J. & de Miranda J.R. 2022: Honey bees and climate explain viral prevalence in wild bee communities on a continental scale. – *Scientific Reports* 12: 1–11.

Plischuk S., Martín-Hernández R., Prieto L., Lucía M., Botías C., Meana A., Abrahamovich A.H., Lange C. & Higes M. 2009: South American native bumblebees (Hymenoptera: Apidae) infected by *Nosema ceranae* (Microsporidia), an emerging pathogen of honeybees (*Apis mellifera*). – *Environmental Microbiology Reports* 1: 131–135.

Ploquin E.F., Herrera J.M. & Obeso J.R. 2013: Bumblebee community homogenization after uphill shifts in montane areas of northern Spain. – *Oecologia* 173: 1649–1660.

Portman Z.M., Bruninga-Socular B. & Cariveau D.P. 2020: The state of bee monitoring in the United States: a call to refocus away from bowl traps and towards more effective methods. – *Annals of the Entomological Society of America* 113: 337–342.

Praz C., Müller A., Hermann M., Neumeyer-Funk R., Bénon D., Amiet F. & Gonthier Y. 2022: Swiss National Apoidea Databank. Version 1.5. Swiss National Biodiversity Data and Information Centres – [infospecies.ch](https://infospesies.ch). Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/ksfmzj> accessed via GBIF.org on 2022-11-09.

Prendergast K.S., Dixon K.W., Bateman P.W. & Calver M. 2022: The evidence for and against competition between the European honeybee and Australian native bees. – *Pacific Conservation Biology*.

Prešern J., Mihelič J. & Kobal M. 2019: Growing stock of nectar- and honeydew-producing tree species determines the beekeepers' profit. – *Forest Ecology and Management* 448: 490–498.

Pyšek P., Jarošík V., Hulme P.E., Pergl J., Hejda M., Schaffner U. & Vilà M. 2012: A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. – *Global Change Biology* 18: 1725–1737.

Radzevičiūtė R., Theodorou P., Husemann M., Japoshvili G., Kirkitadze G., Zhusupbaeva A. & Paxton R.J. 2017: Replication of honey bee-associated RNA viruses across multiple bee species in apple orchards of Georgia, Germany and Kyrgyzstan. – *Journal of Invertebrate Pathology* 146: 14–23.

Rahimi E., Barghjelveh S. & Dong P. 2021: How effective are artificial nests in attracting bees? A review. – *Journal of Ecology and Environment* 45: 1–11.

Rasmussen C., Dupont Y.L., Madsen H.B., Bogusch P., Goulson D., Herbertsson L., Maia K.P., Nielsen A., Olesen J.M., Potts S.G., Roberts S.P.M., Sydenham M.A.K. & Kryger P. 2021: Evaluating competition for forage plants between honey bees and wild bees in Denmark. – *PloS One* 16: e0250056.

Ravoet J., De Smet L., Meeus I., Smaghe G., Wenseleers T. & de Graaf D.C. 2014: Widespread occurrence of honey bee pathogens in solitary bees. – *Journal of Invertebrate Pathology* 122: 55–58.

Renner S.S. & Fleischmann A. 2022: Statistical evidence that honeybees competitively reduced wild bee abundance in the Munich Botanic Garden in 2020 compared to 2019. – *Oecologia* 198: 343–344.

Renner S.S. & Zohner C.M. 2018: Climate change and phenological mismatch in trophic interactions among plants, insects, and vertebrates. – *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 49: 165–182.

Renner S.S., Graf M.S., Hentschel Z., Krause H. & Fleischmann A. 2021: High honeybee abundances reduce wild bee abundances on flowers in the city of Munich. – *Oecologia* 195: 825–831.

Requier F., Jowanowitsch K.K., Kallnik K. & Steffan-Dewenter I. 2020: Limitation of complementary resources affects colony growth, foraging behavior, and reproduction in bumble bees. – *Ecology* 101: e02946.

Requier F., Odoux J.F., Henry M. & Bretagnolle V. 2017: The carry-over effects of pollen shortage decrease the survival of honeybee colonies in farmlands. – *Journal of Applied Ecology* 54: 1161–1170.

Robinson S.V., Hoover S.E., Pernal S.F. & Cartar R.V. 2022: Optimal distributions of central-place foragers: honey bee foraging in a mass flowering crop. – *Behavioral Ecology* 33: 386–397.

Rollin O., Bretagnolle V., Decourtye A., Aptel J., Michel N., Vaissière B.E. & Henry M. 2013: Differences of floral resource use between honey bees and wild bees in an intensive farming system. – *Agriculture, Ecosystems & Environment* 179: 78–86.

Rome Q., Perrard A., Muller F., Fontaine C., Quilès A., Zuccon D. & Villemant C. 2021: Not just honeybees: predatory habits of *Vespa velutina* (Hymenoptera: Vespidae). – *Annales de la Société Entomologique de France* 57: 1–11.

Ropars L., Affre L., Schurr L., Flacher F., Genoud D., Mutillod C. & Geslin B. 2020: Land cover composition, local plant community composition and honeybee colony density affect wild bee species assemblages in a Mediterranean biodiversity hot-spot. – *Acta Oecologica* 104: 103546.

Ropars L., Affre L., Thébault É. & Geslin B. 2022: Seasonal dynamics of competition between honey bees and wild bees in a protected Mediterranean scrubland. – *Oikos* 2022: e08915.

Ropars L., Dajoz I., Fontaine C., Muratet A. & Geslin B. 2019: Wild pollinator activity negatively related to honey bee colony densities in urban context. – *PloS One* 14: e0222316.

Roubik D.W. & Villanueva-Gutierrez R. 2009: Invasive Africanized honey bee impact on native solitary bees: a pollen resource and trap nest analysis. – *Biological Journal of the Linnean Society* 98: 152–160.

Roubik D.W. 2009: Ecological impact on native bees by the invasive Africanized honey bee. – *Acta Biológica Colombiana* 14: 115–124.

Russo L. 2016: Positive and negative impacts of non-native bee species around the world. – *Insects* 7: 69.

Russo L., de Keyzer C.W., Harmon-Threatt A.N., LeCroy K.A. & MacIvor J.S. 2021: The managed-to-invasive species continuum in social and solitary bees and impacts on native bee conservation. – *Current Opinion in Insect Science* 46: 43–49.

Sáez A., Morales C.L., Garibaldi L.A. & Aizen M.A. 2017: Invasive bumble bees reduce nectar availability for honey bees by robbing raspberry flower buds. – *Basic and Applied Ecology* 19: 26–35.

Sandrock C., Tanadini L.G., Pettis J.S., Biesmeijer J.C., Potts S.G. & Neumann P. 2014: Sublethal neonicotinoid insecticide exposure reduces solitary bee reproductive success. – *Agricultural and Forest Entomology* 16: 119–128.

Sanguinetti A. & Singer R.B. 2014: Invasive bees promote high reproductive success in Andean orchids. – *Biological Conservation* 175: 10–20.

Saunders M.E., Smith T.J. & Rader R. 2018: Bee conservation: key role of managed bees. – *Science* 360: 389–389.

Schaffer W.M., Zeh D.W., Buchmann S.L., Kleinhaus S., Schaffer M.V. & Antrim J. 1983: Competition for nectar between introduced honey bees and native North American bees and ants. – *Ecology* 64: 564–577.

Schläppi D., Chejanovsky N., Yañez O. & Neumann P. 2020: Foodborne transmission and clinical symptoms of honey bee viruses in ants *Lasius* spp. – *Viruses* 12: 321.

Schindwein C., Wittmann D., Martins C.F., Hamm A., Siqueira J.A., Schiffler D. & Machado I.C. 2005: Pollination of *Campanula rapunculus* L. (Campanulaceae): how much pollen flows into pollination and into reproduction of oligolectic pollinators? – *Plant Systematics and Evolution* 250: 147–156.

Schuhmann A., Schmid A.P., Manzer S., Schulte J. & Scheiner R. 2022: Interaction of insecticides and fungicides in bees. – *Frontiers in Insect Science* 23: 808335.

Sedy K. & Götzl M. 2015: Wildbienenparadies Österreich? Aktuelle Umweltsituation – Identifikation von Gefahren und Lösungen bei der Landbewirtschaftung. – Umweltbundesamt REP–0538, Wien, 47 pp.

Singh R., Levitt A.L., Rajotte E.G., Holmes E.C., Ostiguy N., Vanengelsdorp D., Lipkin W.I., dePamphilis C.W., Toth A.L. & Cox-Foster D.L. 2010: RNA viruses in hymenopteran pollinators: evidence of inter-taxa virus transmission via pollen and potential impact on non-*Apis* hymenopteran species. – *PloS One* 5: e14357.

Sørensen P.B., Strandberg B., Bruus M., Kjær C., Larsen S., Hansen R.R., Damgaard C.F. & Strandberg M. 2020: Modelling risk of competitive effects from honeybees on wild bees. – *Ecological Indicators* 118: 106749.

Sponsler D.B., Requier F., Kallnik K., Classen A., Maihoff F., Sieger J. & Steffan-Dewenter I. 2022: Contrasting patterns of richness, abundance, and turnover in mountain bumble bees and their floral hosts. – *Ecology* 103: e3712.

St. Clair A.L., Zhang G., Dolezal A.G., O’Neal M.E. & Toth A.L. 2022: Agroecosystem landscape diversity shapes wild bee communities independent of managed honey bee presence. – *Agriculture, Ecosystems & Environment* 327: 107826.

Steffan-Dewenter I. & Schiele S. 2008: Do resources or natural enemies drive bee population dynamics in fragmented habitats. – *Ecology* 89: 1375–1387.

Steffan-Dewenter I. & Tscharnkte T. 2000: Resource overlap and possible competition between honey bees and wild bees in central Europe. – *Oecologia* 122: 288–296.

Straub L., Strobl V., Yañez O., Albrecht M., Brown M.J. & Neumann P. 2022: Do pesticide and pathogen interactions drive wild bee declines? – *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 18: 232–243.

Straub L., Williams G.R., Pettis J., Fries I. & Neumann P. 2015: Superorganism resilience: eusociality and susceptibility of ecosystem service providing insects to stressors. – *Current Opinion in Insect Science* 12: 109–112.

Switanek M., Crailsheim K., Truhetz H. & Brodschneider R. 2017: Modelling seasonal effects of temperature and precipitation on honey bee winter mortality in a temperate climate. – *Science of the Total Environment* 579: 1581–1587.

Tehel A., Brown M.J. & Paxton R.J. 2016: Impact of managed honey bee viruses on wild bees. – *Current Opinion in Virology* 19: 16–22.

Tehel A., Streicher T., Tragust S. & Paxton R.J. 2020: Experimental infection of bumblebees with honeybee-associated viruses: no direct fitness costs but potential future threats to novel wild bee hosts. – *Royal Society Open Science* 7: 200480.

Thomson D.M. & Page M.L. 2020: The importance of competition between insect pollinators in the Anthropocene. – *Current Opinion in Insect Science* 38: 55–62.

Torné-Noguera A., Rodrigo A., Osorio S. & Bosch J. 2016: Collateral effects of beekeeping: impacts on pollen-nectar resources and wild bee communities. – *Basic and Applied Ecology* 17: 199–209.

Van Drunen S.G., Linton J.E., Kuwahara G. & Ryan Norris D. 2022: Flower plantings promote insect pollinator abundance and wild bee richness in Canadian agricultural landscapes. – *Journal of Insect Conservation* 26: 375–386.

Walther-Hellwig K., Fokul G., Frankl R., Büchler R., Ekschmitt K. & Wolters V. 2006: Increased density of honeybee colonies affects foraging bumblebees. – *Apidologie* 37: 517–532.

Weaver J.R., Ascher J.S. & Mallinger R.E. 2022: Effects of short-term managed honey bee deployment in a native ecosystem on wild bee foraging and plant-pollinator networks. – *Insect Conservation and Diversity* 15: 634–644.

Weaver S.A. & Mallinger R.E. 2022: A specialist bee and its host plants experience phenological shifts at different rates in response to climate change. – *Ecology* 103: e3658.

Weekers T., Marshall L., Leclercq N., Wood T.J., Cejas D., Drepper B., Hutchinson L., Michez D., Molenberg J.-M., Smagghe G., Vandamme P. & Vereecken N.J. 2022: Dominance of honey bees is negatively associated with wild bee diversity in commercial

apple orchards regardless of management practices. – *Agriculture, Ecosystems & Environment* 323: 107697.

Wei R., Cao L., Feng Y., Chen Y., Chen G. & Zheng H. 2022: Sacbrood virus: a growing threat to honeybees and wild pollinators. – *Viruses* 14: 1871.

Weissmann J.A., Walldorf I.R.M. & Schaefer H. 2021: The importance of wild bee communities as urban pollinators and the influence of honeybee hive density. – *Journal of Pollination Ecology* 29: 204–230.

Westrich P. 2013: *Wildbienen – Die anderen Bienen*. – Pfeil, München, 168 pp.

Westrich P., Frommer U., Mandery K., Riemann H., Ruhnke H., Saure C. & Voith J. 2011: Rote Liste und Gesamtartenliste der Bienen (Hymenoptera: Apidae) Deutschlands. – In: Binot-Hafke M., Balzer S., Becker N., Gruttke H., Haupt H., Hofbauer N., Ludwig G., Matzke-Hajek G. & Strauch M. (Hrsg.): *Rote Liste gefährdeter Tiere, Pflanzen und Pilze Deutschlands, Band 3: Wirbellose Tiere (Teil 1)*. – Münster (Landwirtschaftsverlag). – *Naturschutz und Biologische Vielfalt* 70: 373–416.

Whitehorn P.R., O’connor S., Wackers F.L. & Goulson D. 2012: Neonicotinoid pesticide reduces bumble bee colony growth and queen production. – *Science* 336: 351–352.

Wiesbauer H. 2020: *Wilde Bienen: Biologie, Lebensraumdynamik und Gefährdung. Artenporträts von über 470 Wildbienen Mitteleuropas*. – Ulmer Eugen Verlag, 480 pp.

Wilms W., Imperatriz-Fonseca V.L. & Engels W. 1996: Resource partitioning between highly eusocial bees and possible impact of the introduced Africanized honey bee on native stingless bees in the Brazilian Atlantic rainforest. – *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 31: 137–151.

Winfree R. 2010: The conservation and restoration of wild bees. – *Annals of the New York Academy of Sciences* 1195: 169–197.

Wojcik V.A., Morandin L.A., Davies Adams L. & Rourke K.E. 2018: Floral resource competition between honey bees and wild bees: is there clear evidence and can we guide management and conservation? – *Environmental Entomology* 47: 822–833.

Wood T.J., Kaplan I. & Szendrei Z. 2018: Wild bee pollen diets reveal patterns of seasonal foraging resources for honey bees. – *Frontiers in Ecology and Evolution* 6: 210.

Wood T.J., Michez D., Paxton R.J., Drossart M., Neumann P., Gerard M., Vanderplanch M., Barraud A., Martinet B., Leclercq N. & Vereecken, N.J. 2020: Managed honey bees as a radar for wild bee decline? – *Apidologie* 51: 1100–1116.

Woodcock B.A., Isaac N.J., Bullock J.M., Roy D.B., Garthwaite D.G., Crowe A. & Pywell R.F. 2016: Impacts of neonicotinoid use on long-term population changes in wild bees in England. – *Nature Communications* 7: 1–8.

Yañez O., Piot N., Dalmon A., De Miranda J.R., Chantawannakul P., Panziera D., Amiri E., Smaghe G., Schroeder D. & Chejanovsky N. 2020: Bee viruses: routes of infection in Hymenoptera. – *Frontiers in Microbiology* 11: 943.

Yordanova M., Evison S.E., Gill R.J. & Graystock P. 2022: The threat of pesticide and disease co-exposure to managed and wild bee larvae. – *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 17: 319.

Zurbuchen A. & Müller A. 2012: *Wildbienenenschutz – von der Wissenschaft zur Praxis*. – Zürich, Bristol-Stiftung, Bern, Stuttgart, Wien: 162 pp.

