

Grundtræk af udbredelsen af gravehvepsene i Fennoskandien og Danmark

(Hymenoptera Aculeata, Sphecidae)

af OLE LOMHOLDT

(With a summary: Essentials of the distribution of Sphecidae
in Fennoscandia and Denmark)

Forfatteren har gennem en årrække studeret faunaen af gravehvepse (Sphecidae) i Sverige, Norge, Finland og Danmark med henblik på en samlet fremstilling af denne families systematik og faunistik i »Fauna Entomologica Scandinavica«. Dette arbejde har tilvejebragt en del interessante oplysninger om denne faunas sammensætning. Baggrunden for nærværende oversigtsartikels tilblivelse er, ifølge sagens natur, litteraturstudier, museumsbesøg samt lån af samlinger. Egne indsamlinger i området har haft mindre betydning, selv om for faunaen nye arter ikke blot er konstateret i Danmark (Lomholdt 1971, 1973), men også i Finland (Åland), dog kun for en enkelt arts vedkommende.

Med gravehvepse forbindes vel af de fleste arter af slægterne *Ammophila*, *Bembex* (i videste forstand) og *Philanthus*. Disse slægter omfatter store og kraftigt byggede, stærkt farvede arter, der træffes ynglende på sandede, stærkt soleksponerede lokaliteter. Men netop i Danmark og endnu mere udpræget i det nordlige Fennoskandien forekommer et meget betydeligt antal »små og sorte« arter, der yngler i trøsket træ, hule plantestængler eller i forladte larvegange af især træhvepse, borebiller og træbukke, men herom senere.

Familien Sphecidae, der vel omfatter et par tusinde arter, er udbredt med store artsantal og en meget vid morfologisk og biologisk variation i tropiske og subtropiske klimater, og her gerne på aride eller semiaride biotopstyper. I troperne finder man også de mest »primitive« former, både i morfologisk og biologisk henseende. Disse arter er ofte af betydelig størrelse (3–5 cm) og robusthed og minder i mange henseender om gravehvepsenes nærmeste slægtninge blandt vejhvepsene (Pompilidae) og visse Scolioidea. Bevæger man sig mod nord, aftager artsantallet kraftigt. I det mediterrane

Udbredelsen af gravehvepse i Fennoskandien og Danmark

område forekommer vel godt 400 arter, i Frankrig ca. 300, men allerede i Nordtyskland er artsantallet faldet til 136 og i England til 103. I nedenstående oversigt er artsantallet i de nordiske lande angivet.

Danmark	122 arter (species)
Sverige	148 arter (species)
Norge	94 arter (species)
Finland	146 arter (species)
Total	172 arter (species)

Sammenholdes disse tal med artsantallene i tilgrænsende områder som f. eks. Nordtyskland (Schleswig-Holstein) og Karelen (120 arter), bemærkes følgende: 1) I modstrid med den almindelige tendens til faldende artsantal mod nord, viser det sig, at både Sverige og Finland huser betydeligt flere arter end Danmark. 2) Artsantallet i Norge er påfaldende lavt. Ad 1). Årsagen til den rige repræsentation i Sverige og Finland skal ses i sammenhæng med en betydelig indflydelse af arter, der er indvandret fra østlige og syd-østlige områder med et mere udpræget kontinentalt klima, og med stabile, tørre og varme perioder i arternes aktivitetsperiode. Disse arter kan opdeles i to, også i biologisk henseende forskellige grupper, nemlig de, der har hovedudbredelse i den boreale nåleskovszone, der strækker sig gennem det centrale Rusland (og videre gennem Sibirien og Nordamerika) og de, der er tilknyttet steppe- og ørkenområderne i Østeuropa og det sydlige Asien. Til førstnævnte gruppe hører i overvejende grad arter, der yngler i dødt træ o. lign. (arboricole arter), hvorimod »steppearterne« så langt overvejende er jordboende (terricole) eller snyltende former. Ad 2). De oceaniske klimaforhold i især Vestnorge og tildels også i Danmark betyder ustabile ynglebetingelser for gravehvepse. Det ofte meget tidskrævende arbejde i forbindelse med redebygning og byttefangst forstyrres ofte i perioder med kulde og nedbør. Dette resulterer i nedsat reproduktion og dermed reducerede muligheder for at overleve i de pågældende områder.

ARTSSAMMENSÆTNING OG -FORDELING

Som basismateriale for analysen af artsfordelingen i Fennoskandien og Danmark er anvendt artsantallet i de distrikter, hvori hele området er opdelt (se Rozkošný, 1973), og på grundlag heraf er nedenstående kort udarbejdet. Med tilnærmelse er isoporier (linier gennem områder med samme artsantal) dernæst konstrueret (kort 1). Det må straks bemærkes, at kortet

kun må betragtes som en meget grov tilnærmelse, idet visse distrikter har været foretrukne indsamlingsområder i lange perioder, hvorimod andre i meget høj grad har været negligeret af samlere. Det er således højst påfaldende, at artsantallet i Sydsjælland (SZ) er 17 mod 101 i Nordøstsjælland (NEZ). Sådanne »huller« forekommer også i Sverige, Norge og Finland. På trods af disse usikkerhedsmomenter giver kortet et udtryk for, med hvilken hastighed artsantallet aftager mod nord og nordvest gennem området. Derimod giver kortet ingen information om, hvorledes faunaen i de enkelte distrikter er sammensat. Til belysning heraf er udbredelseskort for enkelte arter sammenlignet. Der er dog kun taget hensyn til almindelige arter, hvis udbredelsesgrænser inden for området er nogenlunde velkendt. Dersom grænserne for disse arters udbredelse sammentegnes, kan »faunaprovinser« afgrænses, dog med betydelig usikkerhed. Kort 2 viser resultatet af en sådan regionalisering og må kun betragtes som en arbejdshypotese. Det fremgår, at områdets topografi især i Sverige og Norge afspejles af

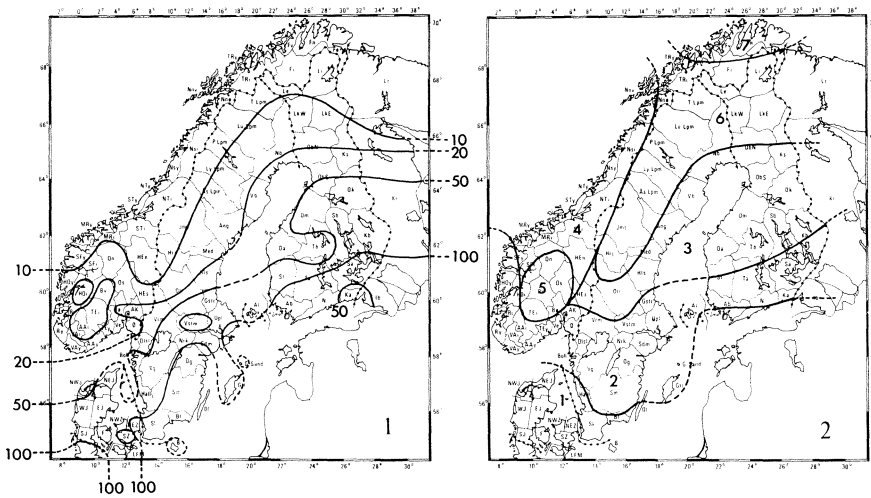


Fig. 1. Kort 1. Isopories for de tilnærmede antal gravehvepse-arter i Norden. I SZ er artsantallet påfaldende lavt (17), hvilket skyldes manglende indsamlinger. Det samme gør sig gældende i B, Vstm, Oa og Tb. Kort 2. Faunaprovinser i Norden baseret på udbredelsen af arter af Sphecidae. Se iøvrigt teksten.

Fig. 1. Map 1. Isopories for the approximate numbers of Sphecidae-species in the North. In SZ only 17 species are found, probably due to low collecting activity. Numbers of species in B, Vstm, Oa and Tb are also unexpectedly low. Map 2. Faunal provinces in the North based on the distribution of Sphecidae. See text for further information.

Udbredelsen af gravehvepse i Fennoskandien og Danmark

grænsernes forløb, hvilket forhåbentlig ikke vil undre. De syv provinser, der blev resultatet, kan kort karakteriseres på følgende måde:

1. Vesteuropæisk. Udpræget atlantisk klima. Baltisk i Finland. Løvfældende løvskov.
2. Sydborealt, vestrussisk. Baltisk overgangszone. Sydligt nåleskovsbælte.
3. Mellemborealt. Nordgrænsen i Sverige følger stort set 15° C juli isotermin. Hovedsagelig omfattende områder med flere end 1300 solskinstimer i april–september.
4. Vestnorsk. Atlantisk. Hovedsagelig omfattende områder med mere end 1000 mm årlig nedbør og 1200 eller færre solskinstimer i april–september.
5. Centralnorsk højland. Lav-alpint. Sparsom eller manglende træagtig vegetation.
6. Nordborealt. Nordligt nåleskovsområde.
7. Alpint. Uden skov. Færre end 1100 solskinstimer i april–september. Middeltemperatur i juli: $11-12^{\circ}$ C.

Igen med udgangspunkt i almindeligt forekommende arter er disses repræsentation i de syv regioner studeret under hensyntagen til deres klassifikation som faunaelementer efter de af de Lattin (1967) anvendte kriterier. I nedenstående tabel 1 er kun taget hensyn til mediterrane elementer (arter, der under sidste istid må formodes at have »overvintret« i det mediterrane område). Indflydelsen af mediterrane faunaelementer ses at aftage tydeligt mod nord. I 4 og 5 (det vestlige Norge) er andelen af disse elementer dog iøjnefaldende stor. Alternerende med denne tendens gør de østlige faunaelementer sig gældende. Til yderligere underbyggelse af disse tendenser er der i skemaet ovenfor angivet den procentvise andel af arboricole arter.

En væsentlig del af de arter, der østfra er indvandret til Fennoskandien og Danmark, er som kort omtalt ovenfor, tilknyttet det trans-palaearktiske nåleskovsbælte, taigaen, og det er fra denne gruppe, tilskuddet af arter med en arboricol livsform i høj grad kommer. Denne andel er generelt høj i Norden, med maksimum i det nordligste Norge og Finland (provins 7). Det lave antal i provins 2 er kun i ringe grad behæftet med usikkerhed på grund af det gode kendskab til faunaen netop i dette område. Tilstedeværelsen af stabile klimaforhold i yngleperioden især i Mellemsverige, på Gotland, Åland og i Sydfinland giver gode livsbetingelser for både de tørke- og varmekrævende »steppearter« og for arterne af mediterrane oprindelse.

Til belysning af, om de konstruerede faunaprovinser kan betragtes som værende udtryk for diskrete samfund (associationer), er Sørensens similaritetskvotient anvendt: $QS = 2c/(a + b)$. Denne kvotient (mener flere for-

TABEL 1. Artssammensætning i Norden og tilgrænsende områder. E. England; SH, Schleswig-Holstein. Forklaring i teksten.

TABLE 1. Composition of species in the North and adjacent areas. Explanation in text.

Områder (Districts)	Antal arter (No. of species)	% mediterrane arter (% Mediterranean species)	% arboricole arter (% arboreal species)
E	103	66	50
SH	136	66	43
1	155	72	48
2	153	69	37
3	122	69	50
4	27	81	41
5	47	77	40
6	72	64	50
7	9	55	79

fattere) lægger forholdsvis stor vægt på antallet af de fælles arter (der jo stammer fra begge de sammenlignede faunaer), hvorfor relativt store forskelle i to faunaers sammensætning vil fremtræde stærkere, end f. eks. Jaccard's indeks: $QJ = c / [(a + b) - c]$ giver udtryk for. I disse indices er $a =$ antallet af arter i den større fauna, $b =$ antallet af arter i den mindre, og $c =$ antallet af fælles arter for de to områder. Det er blevet anført, at både QS og QJ lægger for stor vægt på relativt sjældent forekommende arter, men hvis sjældne arter er relativt lige hyppigt forekommende i de sammenlignede faunaer, bliver hensynet til disse det samme som til de almindeligere arter. Af Trellis-diagrammet (Fig. 2), hvor de største koefficienter så vidt muligt er arrangeret parallelt med diagonalen, udledes, at faunaen ikke synes at danne velafgrænsede samfund. Der forekommer således ingen diskontinuiteter. Sammenholdt med kort 1 ses, at faunaen af Sphecidae ganske enkelt bliver fattigere mod nord og nordvest gennem Fennoskandien.

Arboricole former

Den gradvis tiltagende andel af arboricole arter mod nord gennem Europa må sikkert ses som udtryk for disses større tilpasning til og succes i relativt kølige områder. Desuden vil en arboricol livsform hos den ene af to nært beslægtede arter være medvirkende til mindsket konkurrence mellem arterne. Familien Sphecidae må opfattes som værende primært terricol, og evnen til at konstruere reder i træ o. lign. må givetvis opfattes som et avanceret træk, der sandsynligvis er udviklet flere gange i løbet af evolutionen.

Udbredelsen af gravehvepse i Fennoskandien og Danmark

En arboricol livsform findes højt udviklet hos især Pemphredoninae og Crabronini. Hos disse former kan spores en konvergent udvikling, specielt i de legemsdele der er direkte involveret i redekonstruktionen. Mandiblerne, der anvendes ved udgravningen af reden, er ofte særdeles kraftigt udviklet og forsynet med korte, kraftige tænder og skarpe skærerande. Hos enkelte former (*Passaloecus* og *Trypoxylon*), der ofte findes redebyggende i hule plantestængler, er mandiblerne modificeret og tilpasset transport og bearbejdning af det materiale (flydende harpiks og vådt ler, henholdsvis), der anvendes ved konstruktionen af celleadskillelserne og lukningen af den færdigprovierede rede. Det er endvidere karakteristisk for de arboricole arter, at de lange gravebørster på fortarserne mangler eller er stærkt reducerede. Veludviklede gravebørster må regnes til grundudstyret for familien og findes bibeholdt hos de terricole arter, dog med få undtagelser, især hos de snyltende former (*Nysson*). Som sagt udgøres en stor del af de arboricole former af repræsentanter for Pemphredoninae (*Pemphredon*, *Ceratophorus*, *Passaloecus*, *Stigmus*, *Spilomena* samt *Psenulus* og *Mimumesa*), men også blandt Crabronini (*Crossocerus*, *Ectemnius*, *Rhopalum* og til en vis grad også *Lestica*) findes adskillige arboricole arter. Et påfaldende træk ved artsrepræsentationen af disse i Danmark og Fennoskandien er, at et meget stort antal arter er praktisk talt ensfarvet sorte, hvorimod de terricole arter al-

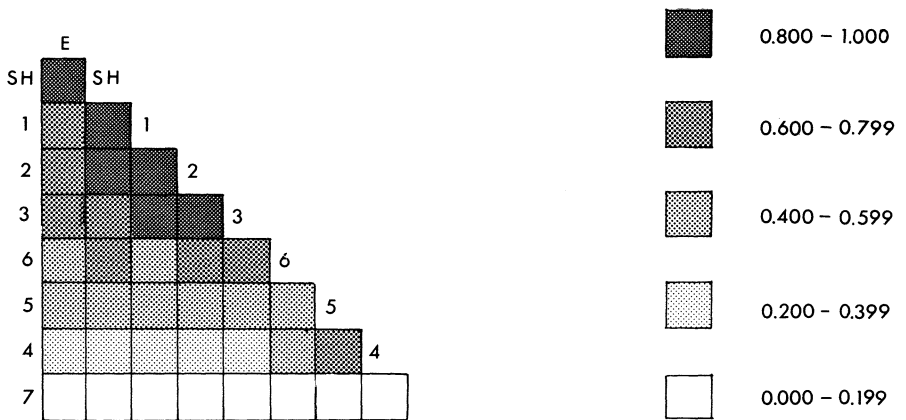


Fig. 2. Trellis diagram, hvor Sørensen's similaritetskvotient (QS) er anvendt ved sammenligning af faunaerne dels i de syv faunaprovinser (kort 2), dels med tilgrænsende områder. Der forekommer ingen diskontinuiteter i diagrammet.

Fig. 2. Using Sørensen's quotient of similarity (QS), a Trellis diagram is constructed. The seven faunal provinces (Map 2) are compared mutually and with adjacent areas. No discontinuities are found.

mindeligvis er udstyret med gule og/eller røde farvetegninger (Merisuo, 1943).

Ikke mindre end 48 0/0 (82 arter) af arterne i den fennoskandiske og danske fauna forekommer også i det østligste Asien, og af disse er langt de fleste, 76 0/0 (62 arter) fundet i Japan. 56 0/0 (46 arter) er arboricole i deres livsform, og af disse kan 72 0/0 (33 arter) karakteriseres som egentlige taigaarter, der enten hovedsagelig findes ynglende i nåletræ og/eller anvender nåletræsharpiks som bygningsmateriale.

Taigaiske arter er altså sådanne, der er tilknyttet det trans-palaearktiske nåleskovsbælte. Hovedparten af disse tilhører ellers sibiriske faunaelementer, og har i Fennoskandien en udpræget østlig eller nordøstlig udbredelse (tilhørende udbredelsestyperne 3, 4 eller 6). Kun få af disse arter er repræsenteret i den danske fauna. En meget væsentlig del af de i alt 17 arter med en holarktisk udbredelse er arboricole (82 0/0), men deres forekomst er ofte udpræget disjunkt. Dette kan skyldes flere ting. 1). Det centrale Sibirien er ikke særlig velundersøgt med hensyn til disse arter. 2). Arter, der i sidste mellemistid havde en kontinuerlig udbredelse fra Atlanterhavet i vest til Stillehavet i øst, kan i følgende istid være blevet opdelt i to (eller flere) populationer (Sydeuropa – Østasien – Nordamerika). To spredningstyper kan erkendes hos sådanne arter, idet udpræget ekspansive arter kan have reetableret en kontinuerlig udbredelse, hvorimod forholdsvis stationære arter er forblevet i nærheden af udbredelsescentrene. 3). Holarktiske arter kan ofte være særdeles vanskelige at erkende som sådanne, idet samme art kan være beskrevet under forskellige navne i f. eks. Europa og Nordamerika. Fremtidige undersøgelser af typemateriale vil utvivlsomt afsløre flere fælles arter for den palaearktiske og den nearktiske region.

Terricole former

Faunaen af disse udgøres i Fennoskandien og Danmark hovedsagelig af sydlige faunaelementer, men den relative indflydelse fra andre udbredelsescentre er meget vanskelig at gøre rede for (sibiriske faunaelementer), idet faunasammensætningen igennem de syd-russiske steppeegne som sagt kun er meget ufuldstændigt kendt. Kazenas (1972) og Gussakowski (1952) har dog ydet meget værdifulde bidrag til kendskabet til faunaen i disse områder, og Tsuneki har gennem adskillige år ydet uvurderlige bidrag til kendskabet til især den japanske, men også den mongolske fauna. Hovedsagelig på grundlag af disse afhandlinger kan det godtgøres, at en meget betydelig andel af de terricole arter er vidt udbredt gennem Asiens steppe- og ørkenområder, dog sjældent så langt mod øst som de arboricole arter.

Udbredelsen af gravehvepse i Fennoskandien og Danmark

»Subtaigaiske« arter er udbredt i en zone syd for og parallelt med taiga-bæltet, og udgøres hovedsagelig af terricole arter, men mange i løvtræ og hule plantestængler ynglende tilhører også denne udbredelsestype. At en del terricole arter i den fennoskandiske og danske fauna er udbredt fra eremiale centre (ørkener) er utvivlsomt, men som sagt tidligere: det er uhyre vanskeligt at konkludere ud fra de meget få oplysninger, der er tilgængelige om faunasammensætningen i det sydlige Sibirien. De undersøgelser, der er foretaget af Kazenas (l. c.) omkring Alma-Ata i det sydøstligste Kazakhstan, kunne dog, sammenholdt med resultaterne fra dr. Kazab's ekspedition til Mongoliet (Tsuneki, 1971a,b, 1972a,b), tyde på tilstedeværelsen af mongolo-eremiske og turano-eremiske faunaelementer i den fennoskandiske og danske fauna. *Podalonia luffi* Saunders kunne være et eksempel på et turano-eremisk element, og *Crabro mæklini* A. Morawitz et mongolo-eremisk.

Mange arter med subtaigaisk udbredelse forekommer ofte (ligesom det er tilfældet hos de taigaiske) disjunkt i dels Europa, dels i Østasien, og det kan i de fleste tilfælde være vanskeligt at afgøre, om det drejer sig om ekspansive arter af mediterranean type, eller om arterne er spredt fra to (eller flere) centre. Her tænkes specielt på de mange *Crossocerus* og *Ectemnius*-arter, der er fælles for de europæiske og østasiatiske faunaer (Leclercq, 1954). Med hensyn til de arboricole løvskovsarter forklares den disjunkte udbredelse ved mangelen på løvskov over meget store strækninger i Centralasien. For disse arters vedkommende eksisterer der altså gode muligheder for underartsdannelse i de to områder, hvilket i langt mindre udstrækning er tilfældet hos de ekspansive arboricole taiga-arter. Gode eksempler på underartsdannelse findes hos *Crossocerus* (*Blepharipus*, *Cuphopterus* og *Acanthocrabro*) og *Rhopalum*.

EKSEMPLER PÅ UDBREDELSESTYPER

På udbredelseskortene er områder, hvor arterne med rimelighed kan siges at være almindeligt forekommende, farvet sort. Enkeltfund er markeret med en udfyldt cirkel. Kortene kan kun betragtes som grove skøn over arternes udbredelse, idet en arts udbredelsesområde varierer og dels ikke kan markeres ved en grænse, dels kan det kun vanskeligt lade sig gøre på grundlag af det trods alt temmelig fragmentariske materiale at aftegne udbredelsesgrænserne med større nøjagtighed. Det må også erindres, at menneskeskabte biotoper, som f. eks. grusgrave, brandbælter, haver og parkanlæg, men også brændestabler, stråtage og træhuse er af stor betydning for gravehvepsenes muligheder for at etablere sig i et område. Dette har især stor

effekt i marginalområderne for arternes udbredelse, hvor naturlige biotoper enten ikke findes eller er uegnede på grund af klimatiske forhold. Der tænkes her især på de stærkt ændrede mikroklimatiske forhold. Arboricole arter har således gode muligheder for at opretholde lokale populationer ovenfor skovgrænsen og langt mod nord i Fennoskandien, hvor de meget hyppigt findes ynglende i forladte larvegange af f. eks. borebiller og træbukke i vægge i soleksponerede bjælkehuse. *Pemphredon montanus* Dahlbom er et blandt flere eksempler på dette. Det har længe været kendt, at den terricole *Crossocerus elongatulus* van der Linden i Nordeuropa har skiftet habitat, og her findes ynglende i hulrum i soleksponeret murværk. Et lignende skift er foretaget af *Diodontus tristis* van der Linden (Haeseler, 1972), og disse arter kan, sammen med f. eks. *Crossocerus distinguendus* A. Morawitz, flere *Passaloecus* og *Pemphredon*-arter, *Psenulus concolor* Dahlbom og *Trypoxylon figulus* L., i det mindste i nordlige marginalområder for arternes udbredelse, opfattes som synanthrope.

Arter som f. eks. *Crossocerus imitans* Kohl og *Podalonia luffi* Saunders har udpræget littorale og stærkt isolerede forekomster på Vesteuropas flyvesandskyster. Førstnævnte forekommer ikke i Fennoskandien og er i Danmark kun truffet på Skallingen i Vestjylland (WJ). *P. luffi* findes sandsynligvis sporadisk langs hele den jyske vestkyst, langs Hallands og Skånes klitkyster samt på Bornholm (Dueodde) og Gotland. For begge arter gælder imidlertid, at de sandsynligvis må opfattes som tilhørende den eremiale fauna i det sydlige Rusland (Kazenas, l. c.), og at forekomsterne i Sverige og Danmark måske kan betragtes som termophile senglaciale relikter. *Sphex maxillosus* Fabricius og *Tachysphex fulvitaris* Costa (forekomst på hhv. Gotland og Fårön, og i Skåne og på Öland) er primært udbredt i Middelhavsområdet, ligeledes med sandsynlig reliktføremkomst i Sverige – adskillige hundrede kilometer nord for de nærmeste forekomster i Central- og Sydeuropa.

Den øvrige fauna af gravehvepse i Fennoskandien og Danmark kan inddeles i følgende udbredelsestyper:

1. Udpræget sydligt og sydvestligt udbredte arter med nordligste forekomst i Danmark, Sydsverige samt eventuelt i det sydligste Finland (faunaprovins 1). Hertil hører arter som f. eks. *Mellinus sabulosus* Fabricius, *Cerceris quinquefasciata* Rossi, *Crossocerus confusus* Schultz og *Ectemnius sexcinctus* Fabricius (kort 3).
2. Sydfra indvandrede arter ligeledes af mediterrane type, hvis nordgrænse forløber gennem det sydlige Norge, Mellemsverige og videre gennem det

Udbredelsen af gravehvepse i Fennoskandien og Danmark

centrale Finland (faunaprovins 1 + 2). Hertil et meget stort antal arter, hvoraf blot kan nævnes *Cerceris arenaria* L., *Mellinus arvensis* L., *Podalonia viatica* L. og *Entomognathus brevis* van der Linden (kort 4). Samme udbredelsestype rummer også mere ekspansive arter, der mod nord er udbredt nord om Bottenviken, og derfor også omfatter faunaprovins 3. Hertil *Trypoxylon figulus* L., *Ectemnius continuus* Fabricius og *Ammophila sabulosa* L. (kort 5). Sidstnævnte arter er i Sverige nord for Svealand koncentreret i et bælte langs kysten (områder med relativt varmere, tørrere og mere solrigt klima).

3. Udpræget østlige arter, der overvejende er indvandret til Sverige fra Finland, og som ikke, eller kun i enkelte tilfælde er truffet i Danmark (faunaprovins 2). Hertil mange kontinentale arter, som f. eks. *Ectemnius dives* Lep. & Brullé og *rubicola* Duf. & Perr., *Astata boops* Schrank, *Psenulus fuscipennis* Dahlbom, og *Crossocerus monstrosus* Dahlbom (kort 6).

4. Nordligt boreale arter med sydgrænse i Fennoskandien. Hertil: *Crabro mæklini* A. Morawitz, *Pemphredon flavistigma* Thomson og *Gorytes neglectus* Handlirsch (faunaprovins 6, kort 7). Disse er meget udpræget dis-

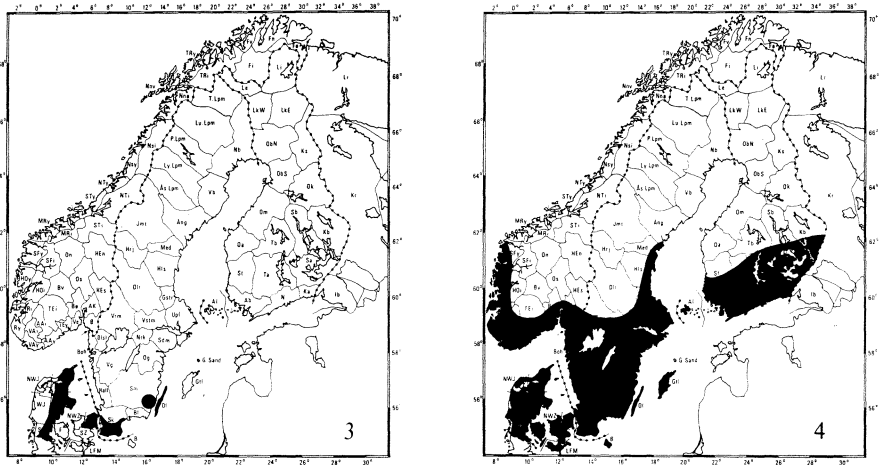


Fig. 3. Kort 3. Udbredelsen af *Cerceris quinquefasciata* Rossi. Arten forekommer sandsynligvis i hele Danmark. Kort 4. *Podalonia viatica* L. er en meget almindelig art, der forekommer overalt, hvor jordbunden er sandet. Arten forekommer i Fennoskandien oftest langs elvene.

Fig. 3. Map 3. Distribution of *Cerceris quinquefasciata* Rossi. The species probably occurs all over Denmark. Map 4. *Podalonia viatica* L., a very common species, occurring in sandy localities. In Fennoscandia usually along rivers.

junkt udbredte nordligt palaearktiske arter, med populationer i f. eks. Ural, Kaukasus, det indre Mongoli og Japan.

5. Arter med et ofte disjunkt udbredelsesmønster, der i Fenneskandien omfatter Danmark og det sydlige Sverige plus eventuelt det sydlige Norge på den ene side, og det sydøstligste Finland på den anden. Indvandringen er sandsynligvis foregået ad to veladskilte veje, dels fra syd og sydvest via Danmark til Sverige, dels fra øst og sydøst til Finland (og eventuelt Åland). *Philanthus triangulum* Fabricius, *Cerceris ruficornis* Fabricius, *Oxybelus argentatus* Curtis, *Crossocerus palmipes* L. og *Mimesa rufus* Panzer tjener som gode eksempler. Det kan i mange tilfælde være vanskeligt at adskille sådanne arter fra arter af udbredelsestype 2. At den i Finland forekommende *Oxybelus argentatus bouwmani* Verhoeff ikke kendes fra de øvrige nordiske lande støtter den antagelse, at arten har indvandret ad (mindst) to veje (kort 8).

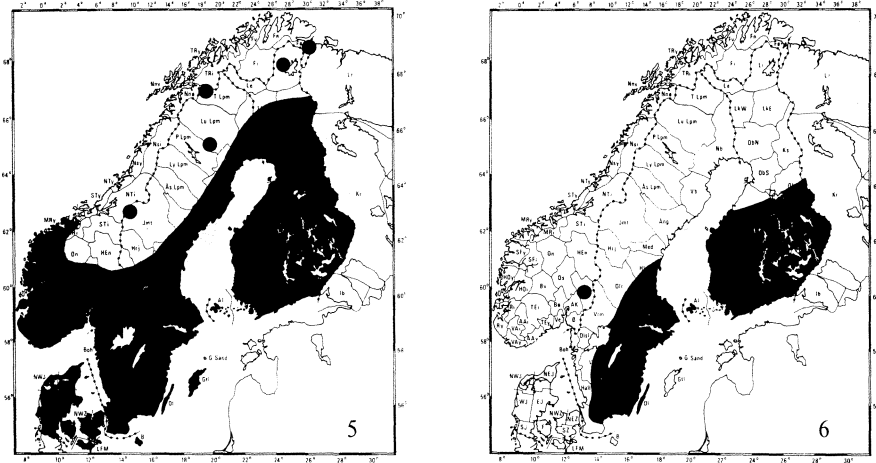


Fig. 4. Kort 5. Udbredelsesmønsteret for *Ectemnius continuus* Fabricius. Arten har en holarktisk udbredelse og forekommer i hele Europa. En udpræget ekspansiv art af mediterranean type. Kort 6. *Psenulus fuscipennis* Dahlbom, et udpræget østligt element i den fennoskandiske fauna. Arten er mod øst udbredt til Stillehavet og følger den sydlige del af taiga-bæltet.

Fig. 4. Map 5. Distribution-pattern of *Ectemnius continuus* Fabricius. The species has a holarctic distribution and occurs all over Europe. A pronounced expansive species of Mediterranean type. Map 6. *Psenulus fuscipennis* Dahlbom, a typical eastern element in the Fennoscandian fauna. The species is distributed towards the east to the Pacific Ocean, following the southern part of the taiga.

Udbredelsen af gravehvepse i Fennoskandien og Danmark

Udbredelsesmønsteret for de meget nærstående arter *Nysson trimaculatus* Rossi og *N. niger* Chevrier i Fennoskandien og Danmark er bemærkelsesværdig ved, at arterne intetsteds forekommer sammen (sympatrisk). *Trimaculatus* har en sydlig udbredelse i Sverige og det sydøstligste Norge. Den forekommer desuden i Nordøstsjælland og på Öland. *Niger* er almindeligt forekommende i hele det sydlige Finland samt på Åland, og er en enkelt gang konstateret på Gotland (kort 9). Arterne forekommer derimod sympatrisk over store områder i Mellemeuropa, især mod øst, hvorfor en opfattelse af disse som underarter må forkastes. Udbredelsesmønsteret i Norden kan enten skyldes, at arterne er lidet ekspansive, eller at indvandringen er foregået relativt sent fra hhv. sydvest og sydøst.

6. Arter med boreomontan disjunkt udbredelse. Disse tilhører sibiriske eller mongolske faunaelementer, og er i Fennoskandien primært forekommende i Finland. Enkelte er desuden udbredt i Mellemsverige og/eller det centralnorske højland. Den øvrige udbredelse af disse arter i Europa om-

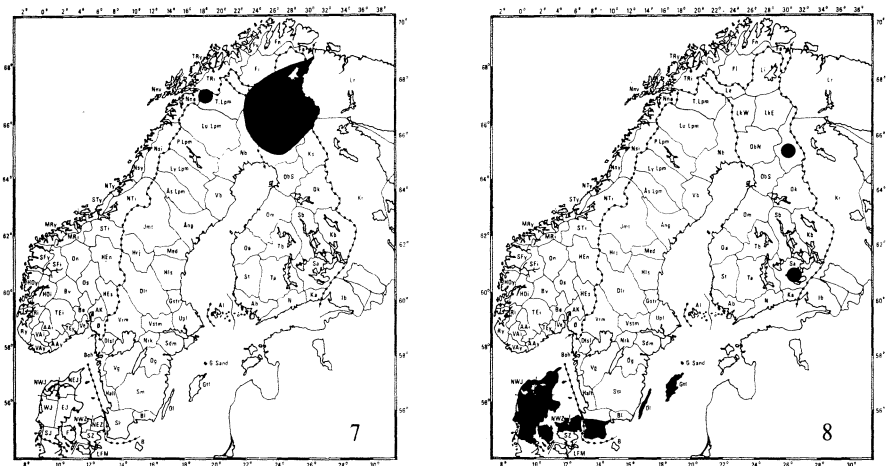


Fig. 5. Kort 7. Udbredelsen af *Crabro mæklini* A. Morawitz dækker i Fennoskandien kun det nord-østligste Lapland. Enkeltfund fra Abisko. Arten forekommer disjunkt i Sibirien og Mongoliet. Kort 8. Udbredelsen af *Mimesa rufus* Panzer. Indvandringen kan tænkes at have foregået ad to veje. Arten er i øvrigt vidt udbredt i Europa og Centralasien.

Fig. 5. Map 7. The distribution-area of *Crabro mæklini* A. Morawitz only covers the most north-eastern parts of Lapland. A single record from Abisko in Torne Lapmark. The species has additional populations in Siberia and Mongolia. Map 8. Distribution of *Mimesa rufus* Panzer. The species probably invaded the area along two tracks. A widely distributed species in Europe and Central Asia.

fatter nåleskovszonen i Alperne og eventuelt Pyrenæerne samt større eller mindre områder i det nordvestlige Rusland. Enkelte har en meget vid udbredelse i taigaen, mod øst ofte til Kamschatka, Kina og det nordlige Japan. Udbredelsesmønsteret minder således meget om type 4, hvis arter dog ikke er disjunkt udbredt i nord-sydgående retning i Europa. Hertil hører: *Crabro ingricus* F. Morawitz, der dog ikke er fundet i Fennoskandien, men i egnene omkring Ladoga (Ib og Kr), *C. lapponicus* Zetterstedt, *Crossocerus assimilis* Smith, *Passaloecus borealis* Dahlbom (holarktisk) og *brevilabris* Beaumont og *Nysson mimulus* Valkeila (kort 10).

7. »Endemiske« arter. Gåseøjnene skyldes, at arterne, der indtil videre kun er beskrevet fra Fennoskandien, med overvejende sandsynlighed også må forekomme f. eks. i det nordvestlige Rusland eller Ural. Nedennævnte to arter er hjemmehørende i den mellemboreale nåleskovszone (faunaprovins 3). *Pemphredon fennicus* Merisuo adskiller sig markant fra samtlige andre palaearktiske arter af slægten, og på grundlag af den ydre morfologi viser

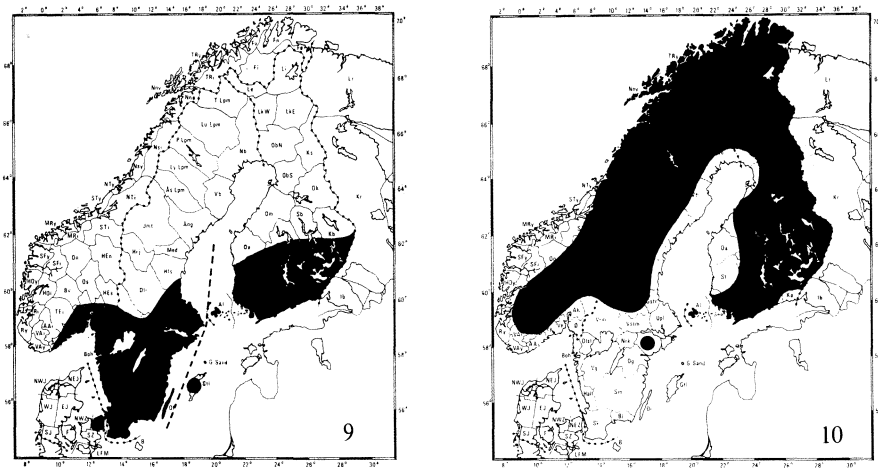


Fig. 6. Kort 9. Udbredelsen af de to nært beslægtede »parasitiske« arter, *Nysson trimaculatus* Rossi (til venstre) og *N. niger* Chevrier. Allopatrien kan måske tilskrives karakter konvergens, idet *trimaculatus* bliver gradvis mørkere mod nord. Kort 10. Udbredelsen af *Crabro lapponicus* Zetterstedt. Arten har en boreo-montan disjunkt udbredelse i Europa.

Fig. 6. Map 9. Distribution of the two closely related »parasitic« species, *Nysson trimaculatus* Rossi (to the left) and *N. niger* Chevrier. The allopatry might be caused by character convergence, *trimaculatus*, being gradually darker towards the north. Map 10. Distribution of *Crabro lapponicus* Zetterstedt. The species has a boreo-montane disjunct distribution in Europe.

Udbredelsen af gravehvepse i Fennoskandien og Danmark

den et meget nært slægtskabsforhold til *P. nearcticus* Kohl fra Nordamerika. Arten kendes desværre kun i de to typeeksemplarer, der stammer fra distrikterne Ok i det nordøstlige Finland og Ly. Lpm. i det nordvestlige Sverige. De karakterer, der adskiller de to arter, er vanskelige at definere, og de to taxa kan måske opfattes som to, geografisk meget vidt adskilte underarter. *Crossocerus lundbladi* Kjellander er nært beslægtet med *C. distinguendus* A. Morawitz og *C. elongatulus* van der Linden og forekommer spredt, hovedsagelig i faunaprovins 3, både i Finland og Sverige.

To arter af slægten *Spilomena* (*curruca* Dahlbom og *expectata* Valkeila) samt *Belomicrus borealis* Forsius er desuden udelukkende beskrevet fra Norden. Slægten *Belomicrus* er i den palaearktiske region hovedsagelig forekommende i Middelhavsområdet. Gussakowski (l. c.) har dog beskrevet en lang række arter fra Rusland, men *borealis* synes ikke at stemme overens med nogen af disse. *Spilomena expectata* lader sig kun vanskeligt adskille fra *S. beata* Blüthgen (Central- og Sydeuropa), og kan måske betragtes som tilhørende samme art. Se dog Valkeilas argumentation (1961).

GEOGRAFISK VARIATION I RELATION TIL FOREKOMSTEN AF UNDERARTER

Morfologisk variation

Intraspecifik geografisk variation inden for det godt 1.25 mill. km² store område, der dækkes af Fennoskandien og Danmark, er især iøjnefaldende med hensyn til arternes morfologi. Adskillige af de sort/gult tegnede arter, der har en vid udbredelse i området, opviser en oftest gradvis reduktion af den gule farvetegning mod nord og nordvest, men i visse tilfælde også fra kystområderne til højlandet. Denne variation er selvsagt ikke begrænset til Norden alene, men kan ofte følges gennem hele artens udbredelsesområde. Ved beskrivelsen af en sådan variation stilles man gang på gang over for spørgsmålene: Er variationen 1) genetisk, og i så fald kontinuerlig eller diskontinuerlig, eller 2) ikke-genetisk betinget? Kun ganske få forsøg er blevet gjort i retning af at beskrive den morfologiske variation, og i alle tilfælde synes formålet at have været etablering af underarter (Verhoeff, 1948 og Eck, 1973). Når sådanne underarter beskrives som endemiske i Norden, begynder man at tvivle på deres værdi. Eck (l. c.) beskriver således ikke færre end tre endemiske underarter af *Cerceris arenaria* L. fra Fennoskandien og Danmark, hvoraf den ene, *C. arenaria gotlandica* Eck angives som endemisk på Gotland og Fårön. *C. arenaria erlandsoni* Eck angives at forekomme i Danmark, Skåne, Halland og Blekinge, og *C. arenaria arenaria* L. kun fra Sverige (Sm., Öl., Ög., Vg., Sdm., Upl. og Dlr.). Endnu en underart,

C. arenaria incognita Eck angives at forekomme i Mellemeuropa mellem Nordø- og Østersøkysterne og de tyske Mittelgebirge samt i Polen. Desværre har Eck ikke haft lejlighed til at studere det finske materiale af arten, hvilket sandsynligvis ville have givet basis for beskrivelsen af endnu en endemisk underart. Om variationerne i den gule farvetegning hos *Cerceris arenaria* skal diskuteres ud fra forekomsten af kliner (kontinuerlig variation), eller om arten optræder i, hvad man kunne kalde »mikrospecies« (økologiske racer), er et spørgsmål om variationernes adaptive værdi. Har det været/er det af selektionsmæssig positiv værdi at udvikle mørkere former (melanistiske individer) mod nord? Mange vil sikkert svare bekræftende. Det kunne derfor være til stor nytte eksperimentelt at vise, i hvor høj grad denne farvevariation er influeret af klimatiske (fugtigheds- eller temperaturmæssige) faktorer, og i hvor høj grad den er genetisk betinget. Reinig (1937) refererer et forsøg af Schlottke (1926), i hvilket pupper af *Habrobracon juglandis* Ashmead (Hymenoptera, Braconidae) klækkedes i laboratoriet ved forskellige temperaturer. Imagines blev analyseret for graden af mørke farvetegningers udbredelse, og af resultatet ses, at mørke individer kun klækkes ved relativt lave temperaturer. Selv om der ikke kan generaliseres ud fra dette ene forsøg, kan det ikke udelukkes, at temperaturen har en vis betydning for farvevariationen gennem en arts udbredelsesområde.

En gradvis (så vidt vides) reduktion af gule farvetegninger mod nord gennem en arts udbredelsesområde forekommer hos adskillige Sphecidae, her skal blot nævnes: *Ectemnius lituratus* Panzer, *Crossocerus dimidiatus* Fabricius, *Cerceris rybyensis* L., *Gorytes quadrifasciatus* Fabricius og *Nyson interruptus* Fabricius.

Med hensyn til, om de af Verhoeff (l. c.) opstillede underarter af *Oxybelus argentatus* Curtis, der er forekommende i Fennoskandien og Danmark, er at betragte som geografiske underarter, stiller sagen sig noget anderledes. Oplysninger om artens økologiske og morfologiske variation i relation til geografisk udbredelse synes at tyde på, at arten har udviklet distinkte »typer« i Fennoskandien og Danmark. *O. argentatus argentatus* Curtis er tilknyttet flyvesandsområder med meget sparsom vegetation (den hvide klit). Den kendes fra Hollands og Belgiens kyster, Englands og Frankrigs kanalkyst, samt fra Central- og Østeuropa. I Danmark er forekomsten knyttet til de nordligste og nordøstligste distrikter. Fra Sverige kendes fund fra Halland og Skåne. Byttet udgøres, så vidt vides, udelukkende af *Thereva annulata* Fabricius (Diptera, Therevidae), der ligeledes er tilknyttet flyvesandsområder. *O. argentatus aculeatus* Thomson har en ret isoleret forekomst og kendes kun fra det sydvestlige Danmark (plus Anholt!) og det sydlige

Udbredelsen af gravehvepse i Fennoskandien og Danmark

Sverige (Skånes syd- og sydøstkyst) samt Gotland. *O. argentatus gerstaeckeri* Verhoeff er meget sporadisk forekommende i Central- og Østeuropa samt i det sydøstlige Sverige incl. Öland. Den synes at undgå klitterræn. *O. argentatus bouwmanni* Verhoeff kan være meget vanskelig at adskille fra *gerstaeckeri* og er udelukkende beskrevet fra indlandslokaliteter i Holland og det sydlige Finland (hvor ingen andre underarter synes at forekomme). Det er sandsynligt, at *bouwmanni* ikke anvender *Thereva annulata* som larvefoder, men problemerne omkring vurderingen af ovennævnte taxa er langt fra løst på tilfredsstillende måde. Noget tyder på, at ingen af formerne forekommer sympatrisk, men yderligere undersøgelser, og især indsamling af yderligere materiale af denne, desværre ret sjældne art, er i høj grad påkrævet.

Økologisk variation

Gravehvepsenes valg af byttedyr bestemmes delvis af redens placering, idet denne konstrueres inden jagten indledes. Få arter transporterer deres paralyserede bytte mere end 20-50 meter, men inden for denne radius vil der normalt eksistere tilstrækkelige foderemner til opretholdelsen af en population. Dette gælder især de bladlusindsamlende arter. Kun en enkelt art i den nordiske fauna, *Philanthus triangulum* – biulven – er specialiseret til jagt på en enkelt art, honningbien. Byttepræferensen for de øvrige arter er stærkt varierende, fra prædation på arter af samme slægt (*Lestica subterranea* Fabricius, der anvender *Crambus*-arter (Lepidoptera, Crambidae) og *Nysson*-arterne, der forholdsvis specifikt lever som foderparasitter hos arter af gravehvepseslægterne *Argogorytes*, *Gorytes* og *Dienoplus*), til jagt på arter af flere familier eller endog ordener. Sidstnævnte gruppes fleksibilitet kan komme til udtryk i variationen af byttet i relation til artens geografiske forekomst. *Lindenius albilabris* Fabricius anvender overvejende arter af tægefamilien Miridae (blomstertæger) som larvefoder, men Adlerz (1903, 1910) beskriver populationer nær artens nordligste forekomst i Sverige (Sundsvall i Medelpad), der udelukkende opsøger Diptera, f. eks. af familierne Chloropidae (fritfluer), Empididae (dansefluer) og Dolichopodidae (styltefluer). Få mil syd for dette område fandtes arten at proviantere med en blanding af Miridae og små fluer. I Östergötland angives arten udelukkende at anvende Heteroptera. En nøjere beskrivelse af dette forhold gennem artens udbredelsesområde mangler, og de foreløbige undersøgelser, der refereres af Leclercq (l. c.) giver oplysninger om meget spredte iagttagelser, og kun fra Europa.

SUMMARY

Essentials of the distribution of Sphecidae of Fennoscandia and Denmark. (Hymenoptera).

The composition of species within the area is analyzed, largely on basis of museum material. A complete systematic survey of the family will appear in »FAUNA ENTOMOLOGICA SCANDINAVICA«.

Map 1 shows the approximate number of species throughout the countries. The »holes« represent insufficiently investigated areas. By comparing distribution-maps of several species seven faunal provinces are constructed (Map 2). These are defined as follows:

1. Western European. Atlantic climate. Deciduous forests.
2. Southern boreal, west Russian. Southern coniferous forest.
3. Central boreal. Northern limit in Sweden approximately follows 15° C July isotherm. Areas with more than 1300 sun-hours in April-September.
4. Western Norwegian. Atlantic climate. Areas with more than 1000 mm annual precipitation and 1200 or less sun-hours in April-September.
5. Central Norwegian. Low alpine. Scanty or missing arborescent vegetation. Less than 600 mm annual precipitation.
6. Northern boreal. Northern coniferous forest.
7. Alpine. Without forest. Less than 1100 sun-hours in April-September. Mean temperature in July: 11°-12° C.

Common species are classified as faunal elements, according to de Lattin (1967) (Table 1), but because of great problems in the identification of Siberian and Mongolian elements, only the number of Mediterranean species is listed. Towards the north and north-east the relative influence of »taiga-species« increases. These species are mainly arboreal and associated with coniferous forests.

In testing whether the constructed faunal provinces (associations) exist, Sørensen's quotient of similarity $QS = 2c/(a + b)$ is used, and the quotients are diagrammatically shown in Fig. 1. Judging from this the fauna of Sphecidae simply »dilutes« towards the north. Nevertheless, the provinces are usable in describing the distribution-types of the species.

Since the Sphecidae must be regarded as primarily soil-nesting (terrestrial) Hymenoptera, it is considered an advanced feature to develop arboreal nesting habits. Such habits seem to have been acquired independently in the Pemphredoninae and Crabronini, and convergent reductions and specializations are found in these taxa.

A characteristic feature in the wood- and stem-nesting species of Fennoscandia and Denmark is that they constitute 82% of the species (17) showing a holarctic distribution-pattern (taiga-species). 48% (82 species) of the species in Fennoscandia and Denmark have an additional occurrence in north-eastern Asia. 56% (46 species) are arboreal and of these 72% (33 species) can be characterised as true taiga-species.

The fauna of soil-nesting species is mainly composed of southern fauna elements, but the relative influence from different eastern eremial distribution centres is rather difficult to determine. *Podalonia luffi* Saunders might be an example of a turanoeremial element (Kazenas, 1972; Tsuneki, 1971a), and *Crabro maeklini* A. Morawitz a mongoloeremial element (Tsuneki, 1972a).

Udbredelsen af gravehvepse i Fennoskandien og Danmark

Man-made habitats especially in northern marginal areas, may positively affect the establishment of local populations. Several species of *Pemphredon*- and *Passaloecus*-, *Crossocerus elongatulus* van der Linden and *Cr. distinguendus* A. Morawitz, *Psenulus concolor* Dahlbom and *Trypoxylon figulus* L. are examples here of.

The possibility exists that *Crossocerus imitans* Kohl, *Podalonia luffi* Saunders, *Sphex maxillosus* Fabricius and *Tachysphex fulvitaris* Costa should be regarded as post-glacial thermophilous relicts in Fennoscandia and Denmark. The remainder of the fauna of Sphecidae might be classified into the following distribution-types.

1. Southern and south-eastern species occurring in province 1 (map 3).
2. Southern, more expansive species, occupying the provinces 1 + 2 (map 4). Most of the Nordic species belong to this group.
3. Even more expansive, southern species, distributed north of the Gulf of Bothnia (Bottenviken), the distribution area covering the provinces 1,2 + 3 (map 5).
4. Species having invaded Fennoscandia from the east, distributed mainly in province 2. (map 6).
5. Species with a pronounced northerly distribution, their southern distribution-limit runs through Fennoscandia, occupying province 6 (map 7).
6. Species with a distinct disjunct distribution in Fennoscandia and Denmark. These species probably invaded the area along two tracks, from the south and south-west, and from the east and south-east, respectively (map 8).
7. *Nysson niger* Chevrier and *N. trimaculatus* Rossi does not occur sympatrically in the north, even if they do so in several localities in Europe (map 9). The two very closely related species probably invaded from south-east and south-west, respectively.
8. Species with a boreo-montane disjunct distribution in Europe. These primarily occur in the central mountainous regions of Fennoscandia (map 10).
9. »Endemic« species. The quotation marks indicate that the species, from a zoogeographical point of view, probably have an additional occurrence in western Russia. *Pemphredon fennicus* Merisuo is interesting by showing much greater morphological affinities to *P. nearcticus* Kohl than to any palaeartic species.

It is a common feature in the Sphecidae of Fennoscandia and Denmark that yellow-coloured species show a more or less gradual reduction of the yellow markings towards the north. These variations encouraged Eck (1973) to describe three sub-species of *Cerceris arenaria* L. The taxonomical value of these seems to be rather obscure.

The sub-species of *Oxybelus argentatus* Curtis described by Verhoeff (1948) are, indeed, more interesting. Future investigations on differences in choice of e. g. habitat and prey may support the taxonomical status of the forms.

Choice of prey is greatly varying within the Sphecidae, some being adapted to hunting a single species, some to hunting several species of different orders. In a single case there seems to be a geographical variation as to choice of prey. *Lindenius albilaris* Fabricius normally hunts Miridae, but close to the northern distribution limit of the species in Sweden, it uses Diptera.

LITTERATUR

- Adlerz, G., 1903: Lefnadsförhållanden och instinkter inom familjerna Pompilidae och Sphegidae. *K. svenska Vetensk. Akad. Handl.*, 37: 39.
- Adlerz, G., 1910: Lefnadsförhållanden och instinkter inom familjerna Pompilidae och Sphegidae. *Ibid.*, 45: 43-46.
- Eck, R., 1973: Subspeziesunterscheide bei *Cerceris arenaria* (Hymenoptera, Sphecidae). *Ent. Abhandl. Dresden.*, 33: 187-204.
- Gussakowski, V. V., 1952: New and little-known species of Psammocharidae and Sphecidae (Hymenoptera) of W. Tadzhikistan (in Russian) *Trud. zool. Inst. Akad. Nauk SSSR, Moscow.*, 10: 199-288.
- Haeseler, V., 1972: Anthropogene Biotope (Kahlschlag, Kiesgrube, Stadtgärten) als Refugien für Insekten, untersucht am Beispiel der Hymenoptera Aculeata. *Zool. Jb. Syst.*, 99: 133-212.
- Kazenas, V. L., 1972: Sphecidae (Hymenoptera) of the South-East Kazakhstan (in Russian). *Trudy Vsesoy. Ent. Obshtsh.*, 55: 93-186.
- Lattin, G. de, 1967: Grundriss der Zoogeographie. Stuttgart.
- Leclercq, J., 1954: Monographie systématique, phylogénétique et zoogéographique des Hyménoptères Crabroniens. (Thesis). Liege.
- Lomholdt, O., 1971: Nye og sjældne gravehvepse i Danmark. *Ent. Meddr.*, 39: 122-126.
- 1973: Nye og sjældne Hymenoptera aculeata fra Danmark. *Ibid.*, 41: 105-114.
- Merisuo, A. K., 1943: Die im Holz und im Boden nistenden finnischen Raubwespen, ihre Nesttype und Provianttiere. *Annls ent. fenn.*, 9: 219-260.
- Reinig, W. F., 1937: Melanismus, Albinismus und Rufinismus. Ein Beitrag zum Problem der Entstehung und Bedeutung tierischer Färbungen. Leipzig.
- Rozkošný, R., 1973: The Stratiomyioidea (Diptera) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna Entomologica Scandinavica*, 1: 1-140.
- Tsuneki, K., 1971a: Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kazab in der Mongolei. Sphecidae I-II (Hymenoptera). *Acta zool. hung.*, 17: 139-217.
- 1971b: Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kazab in der Mongolei. Sphecidae III (Hymenoptera) *Ibid.*, 17: 409-453.
- 1972a: Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kazab in der Mongolei. Sphecidae IV-V (Hymenoptera) *Ibid.*, 18: 147-232.
- 1972b: Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kazab in der Mongolei. Sphecidae VI (Hymenoptera) *Ibid.*, 18: 381-416.
- Valkeila, E., 1961: Beiträge zur Kenntnis der nordeuropäischen Raubwespen (Hym., Sphecoidea). *Annls ent. fenn.*, 27: 141-146.
- Verhoeff, P. M. F., 1948: Systematische Verzeichnis der niederländischen *Oxybelus* – Arten (*Oxybelus* Latr., Hym. Sphec.). *Tijdschr. Ent.*, 89: 158-208.

Forfatterens adresse/Author's address:
 Zoologisk Museum, Universitetsparken 15,
 DK-2100 København Ø, Danmark.