

**Rainer Radtke**

# Die Kleptoparasitische Neotropische Biene *Lestrimelitta limao*

Verhalten und chemische Kommunikation bei Raubzügen  
auf Nester anderer stachelloser Bienen

**Doktorarbeit / Dissertation**

## **Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek:**

Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek: Die Deutsche Bibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.d-nb.de/> abrufbar.

Dieses Werk sowie alle darin enthaltenen einzelnen Beiträge und Abbildungen sind urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung, die nicht ausdrücklich vom Urheberrechtsschutz zugelassen ist, bedarf der vorherigen Zustimmung des Verlanges. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Bearbeitungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen, Auswertungen durch Datenbanken und für die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronische Systeme. Alle Rechte, auch die des auszugsweisen Nachdrucks, der fotomechanischen Wiedergabe (einschließlich Mikrokopie) sowie der Auswertung durch Datenbanken oder ähnliche Einrichtungen, vorbehalten.

Copyright © 1994 Diplom.de  
ISBN: 9783832405458

**Rainer Radtke**

# **Die Kleptoparasitische Neotropische Biene *Lestrimelitta limao***

**Verhalten und chemische Kommunikation bei Raubzügen auf Nestern anderer stachelloser Bienen**



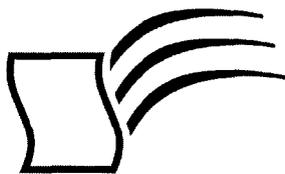
---

Rainer Radtke

# **Die Kleptoparasitische Neotropische Biene *Lestrimelitta limao***

*Verhalten und chemische Kommunikation  
bei Raubzügen auf Nester anderer stachelloser Bienen*

**Dissertation  
an der Eberhard-Karls-Universität Tübingen  
Juli 1994 Abgabe**



***Diplomarbeiten Agentur***  
Dipl. Kfm. Dipl. Hdl. Björn Bedey  
Dipl. Wi.-Ing. Martin Haschke  
und Guido Meyer GbR

Hermannstal 119 k  
22119 Hamburg

agentur@diplom.de  
www.diplom.de

ID 545

Radtke, Rainer: Die Kleptoparasitische Neotropische Biene *Lestrimelitta limao*: Verhalten und chemische Kommunikation bei Raubzügen auf Nester anderer stachelloser Bienen / Rainer Radtke - Hamburg: Diplomarbeiten Agentur, 1997  
Zugl.: Tübingen, Universität, Dissertation, 1994

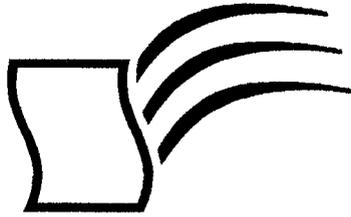
---

Dieses Werk ist urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersetzung, des Nachrucks, des Vortrags, der Entnahme von Abbildungen und Tabellen, der Funksendung, der Mikroverfilmung oder der Vervielfältigung auf anderen Wegen und der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, bleiben, auch bei nur auszugsweiser Verwertung, vorbehalten. Eine Vervielfältigung dieses Werkes oder von Teilen dieses Werkes ist auch im Einzelfall nur in den Grenzen der gesetzlichen Bestimmungen des Urheberrechtsgesetzes der Bundesrepublik Deutschland in der jeweils geltenden Fassung zulässig. Sie ist grundsätzlich vergütungspflichtig. Zuwiderhandlungen unterliegen den Strafbestimmungen des Urheberrechtes.

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in diesem Werk berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Die Informationen in diesem Werk wurden mit Sorgfalt erarbeitet. Dennoch können Fehler nicht vollständig ausgeschlossen werden, und die Diplomarbeiten Agentur, die Autoren oder Übersetzer übernehmen keine juristische Verantwortung oder irgendeine Haftung für evtl. verbliebene fehlerhafte Angaben und deren Folgen.

Dipl. Kfm. Dipl. Hdl. Björn Bedey, Dipl. Wi.-Ing. Martin Haschke & Guido Meyer GbR  
Diplomarbeiten Agentur, <http://www.diplom.de>, Hamburg  
Printed in Germany



**Diplomarbeiten Agentur**

## **Wissensquellen gewinnbringend nutzen**

**Qualität, Praxisrelevanz und Aktualität** zeichnen unsere Studien aus. Wir bieten Ihnen im Auftrag unserer Autorinnen und Autoren Wirtschaftsstudien und wissenschaftliche Abschlussarbeiten – Dissertationen, Diplomarbeiten, Magisterarbeiten, Staatsexamensarbeiten und Studienarbeiten zum Kauf. Sie wurden an deutschen Universitäten, Fachhochschulen, Akademien oder vergleichbaren Institutionen der Europäischen Union geschrieben. Der Notendurchschnitt liegt bei 1,5.

**Wettbewerbsvorteile verschaffen** – Vergleichen Sie den Preis unserer Studien mit den Honoraren externer Berater. Um dieses Wissen selbst zusammenzutragen, müssten Sie viel Zeit und Geld aufbringen.

<http://www.diplom.de> bietet Ihnen unser vollständiges Lieferprogramm mit mehreren tausend Studien im Internet. Neben dem Online-Katalog und der Online-Suchmaschine für Ihre Recherche steht Ihnen auch eine Online-Bestellfunktion zur Verfügung. Inhaltliche Zusammenfassungen und Inhaltsverzeichnisse zu jeder Studie sind im Internet einsehbar.

**Individueller Service** – Gerne senden wir Ihnen auch unseren Papierkatalog zu. Bitte fordern Sie Ihr individuelles Exemplar bei uns an. Für Fragen, Anregungen und individuelle Anfragen stehen wir Ihnen gerne zur Verfügung. Wir freuen uns auf eine gute Zusammenarbeit

### **Ihr Team der *Diplomarbeiten Agentur***

Dipl. Kfm. Dipl. Hdl. Björn Bedey –  
Dipl. Wi.-Ing. Martin Haschke —  
und Guido Meyer GbR —————

Hermannstal 119 k —————  
22119 Hamburg —————

Fon: 040 / 655 99 20 —————  
Fax: 040 / 655 99 222 —————

agentur@diplom.de —————  
www.diplom.de —————

Tag der mündlichen Prüfung:

29. Juli 1994

Dekan:

Prof. Dr. F. Götz

1. Berichterstatter:

PD Dr. D. Wittmann

2. Berichterstatter:

Prof. Dr. W. Engels



5 cm

Eingangsröhre eines Baumnests der kleptobiotischen Stachellosen Biene *Lestrimelitta limao*.  
Einige Räuberbienen fliegen die Öffnung der ca. 80 cm langen Röhre an.

Zeichnung: Frau M. Roser, Zoologisches Institut Tübingen

Am auffallendsten weichen in ihrer Lebensweise von allen übrigen vorliegenden Meliponen drei Arten ab, welche sich, anstatt selbst Blütenstaub und Honig einzutragen, durch Raub und Mord oder durch Hinterlist und Betrug von dem Fleisse ihrer Geschwisterarten zu erhalten wissen. Eine wegen ihres citronen-ähnlichen Geruchs von den portugiesischen Bewohnern Brasiliens *Abelha Limão* genannte *Melipona* (*Trigona limão* Smith), von glänzend schwarzer Farbe, hat sich des Blumenbesuches so völlig entwöhnt, dass ihre saugenden Mundtheile zu winzigen Rudimenten verkümmert sind. Anstatt den Honig mühsam Tröpfchen für Tröpfchen im Grunde der Blumen aufzusuchen und aufzusaugen, überfällt sie in Scharen räuberisch die Wohnungen anderer Bienen und beraubt sie der Früchte ihres Fleisses, sie erbricht und entleert ihre Honigtöpfe und ihre jüngeren Brutzellen und nimmt bisweilen auch vollständig Besitz von ihrem Bau, indem sie die rechtmäßigen Herren vertreibt oder tödtet. Ihre Oberkiefer, deren sie sich als Angriffswaffe bedient, haben sich in Anpassung an diese Lebensweise zu enormer Grösse und Kräftigkeit entwickelt.

Aus: Fritz Müller - Werke, Briefe und Leben. Stachellose brasilianische Honigbienen. Band I, Gesammelte Schriften, Arbeiten aus den Jahren 1844-1879, S.497. Hrsg.: Dr. Alfred Möller, Gustav Fischer Verlag, Jena, 1915.

## Danksagung

---

Diese Arbeit wurde am Lehrstuhl Entwicklungsphysiologie und der Biologischen Forschungsstation der Universität Tübingen an der PUC-Universität in Porto Alegre, RS, Brasilien, angefertigt. Grundlage hierfür waren die Kooperationsabkommen zwischen der Universität Tübingen, der Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul und vor allem der PUC-RS. Sie wurden auf brasilianischer Seite maßgeblich durch die Präsidenten bzw. Direktoren dieser Einrichtungen initiiert und gefördert. Namentlich nennen möchte ich an dieser Stelle die Herren Professoren Dr. J.W. Thomé und M. Menegotto.

Prof. Dr. Wolf Engels danke ich für sein unermüdliches Engagement im Kooperationsabkommen und sein ständiges Interesse am Fortgang dieser Arbeit.

Priv.-Doz.Dr.rer.nat.habil. Dieter Wittmann danke ich für die vertrauensvolle Überlassung des Themas, die Betreuung der Arbeit, seine ständige Diskussionsbereitschaft, die vielen Anregungen und Ideen, seinen Einsatz bei Feldarbeiten und die Durchsicht des Manuskriptes.

Ganz herzlich bedanken möchte ich mich bei Irmão Prof. Norberto Rauch, Rektor der PUC-Universität in Porto Alegre, sowie bei Pro-Rektor Prof. Dr. Urbano Zilles und Irmão Parisotto.

Prof. Dr. Wittko Francke, Institut für Organische Chemie und Biochemie der Universität Hamburg, möchte ich für sein Interesse an meiner Arbeit und vielfältige Unterstützungen danken, seinen Mitarbeitern, Dr. Gunther Lübke und Dipl.- Chem. Timo Taghizadeh, für die zahlreichen GC/MS-Analysen und Synthesen von Duftstoffen der Räuberbienen und anderer Arten Stachelloser Bienen.

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Carminda da Cruz Landim, Rio Claro, SP danke ich für die Einladung an die Universidade Estadual Paulista (UNESP). Ein Teil der Arbeit wurde in Zusammenarbeit mit Francisco Aguilera Peralta am Instituto Nacional das Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus, AM, durchgeführt. Bei Prof. Dr. Warwick Estevam Kerr, Universidade Federal de Uberlândia, MG, bedanke ich mich für die anregenden Diskussionen.

Dr. Werner Spinner und Dr. Hans-Ruedi Wildermuth, Wetzikon, Schweiz, gilt mein ganz besonderer Dank für ihr nie erlahmendes Interesse an "den Räuberbienen" und ihr unermüdliches Ausharren, das nicht unwesentlich zum Erfolg der Freilandarbeiten beitrug.

Bei Eduardo Périco bedanke ich mich für die Mithilfe bei den Verhaltenstests und der Datenanalyse. Dr. Almut Kelber sei u.a. für die biokybernetischen Auswertungen gedankt. Bei Dr. Martina Sick bedanke ich mich für zahlreiche Diskussionen und ihre Mithilfe bei der Gestaltung der Endfassung dieser Arbeit.

Keinesfalls sollen alle die PUC-Angestellten vergessen werden, ohne deren ständige Bereitschaft, stets ungewöhnliche Wünsche zu erfüllen, die Durchführung dieser Arbeit in Rio Grande do Sul unmöglich gewesen wäre: Constantino Vaz, Flavio Glock-Soibelman und alle Elektroniker des IPCTs, der "prefeito" und "vice-prefeito" der PUC und ihre Mitarbeiter, insbesondere Carlos und seine Schreiner.

Besonderer Dank gilt denjenigen Bewohnern des Landesinnern von Rio Grande do Sul, die bei der Beschaffung der Nester und durch ihren Erfahrungsreichtum im Umgang mit Stachellosen Bienen entscheidende Hilfen geleistet haben.

Bedanken möchte ich mich bei allen deutschen und brasilianischen Mitarbeitern des Lehrstuhls Entwicklungsphysiologie in Porto Alegre und in Tübingen für die freundschaftliche Zusammenarbeit.

Bei meiner Mutter und meinem während der Fertigstellung dieser Arbeit verstorbenen Vater möchte ich mich herzlich für die Unterstützung und ihr Verständnis während des Studiums bedanken.

Ich danke Volker Arzt und Kurt Hirschel für ihr Interesse, die Ergebnisse meiner Arbeit über das Leben der Räuberbienen in einem Film der Serie "Phantastische Reisen in die Wirklichkeit", ZDF, 1993, darzustellen.

Mein Brasilienaufenthalt wurde zunächst dankenswerterweise durch ein DAAD - Promotions-Stipendium finanziert. Später war ich als Mitarbeiter im DFG-Schwerpunkt-Programm "Chemische Ökologie - Verhaltensmodifizierende Naturstoffe" im Projekt "Räuberbienen", Leitung PD Dr. Wittmann, tätig. Für diese Förderung meiner Arbeit sei gedankt.

<b>1.</b>	<b>EINLEITUNG</b>	<b>1</b>
1.1	Lebensweise der Stachellosen Bienen	1
1.2	Chemische Kommunikation bei Stachellosen Bienen während Sammelflügen	1
1.3	Verlauf der Raubzüge von <i>Lestrimelitta limao</i>	2
1.4	Chemische Kommunikation bei den Räuberbienen und ihren Wirtsarten	3
1.5	Arbeitsprogramm	6
<b>2.</b>	<b>MATERIAL UND METHODEN</b>	<b>9</b>
2.1	Versuchsorte und -zeiten	9
2.2	Versuchstiere	9
2.3	Beobachtung und Aufzeichnung des Verhaltens der Räuber- und Wirtsbienen bei Überfällen und Nestverteidigung	10
2.4	Gewinnung der Duftproben, Duftstoffanalysen, Synthese der Reinsubstanzen	11
2.5	Biotests	12
2.5.1	Biotests an den Nesteingangsröhren	13
2.5.1.1	<i>L. limao</i>	13
2.5.1.2	Wirtsarten	14
2.5.2	Biotests in den Bienennestern	14
2.5.2.1	<i>L. limao</i>	14
2.5.2.2	Wirtsarten	15
<b>3.</b>	<b>ERGEBNISSE</b>	<b>18</b>
3.1	<b><i>Lestrimelitta limao</i></b>	<b>18</b>
3.1.1	Verhalten der Arbeiterinnen bei Raubzügen	18
3.1.1.1	Aktivitäten an der Nesteingangsröhre	18
3.1.1.2	Suchflüge von Kundschafterinnen	19
3.1.1.3	Inspektion am Wirtsnest	19
3.1.1.4	Rückflug zum Nest der Räuberbienen	19
3.1.1.5	Rekrutierung zum Raubzug	20
3.1.1.6	Lautäußerungen	22
3.1.1.7	Sterzeln	23
3.1.1.8	Walzenflug	26
3.1.1.9	Abflug der Räuberbienen vom Nest	28
3.1.1.10	Wiederholtes Rekrutieren	28
3.1.1.11	Führung des Pulks der Räuberbienen zum Wirtsnest	30
3.1.1.12	Ankunft des Pulks der Räuberbienen am Wirtsnest	30
3.1.1.13	Flüge zwischen Räuberbienen- und Wirtsnest	31
3.1.2	Verhaltensauslösende Signale bei Raubzügen	32
3.1.2.1	Signale bei der Rekrutierung im Nest	33
3.1.2.1.1	Chemische Signale	33
3.1.2.1.2	Akustische und akustisch-chemische Signale	33
3.1.2.2	Signale bei der Rekrutierung im Nesteingang	34
3.1.2.2.1	Charakterisierung der Disposition zum Raubzug	34
3.1.2.2.2	Signale, die den Ausflug zum Raubzug auslösen	37
3.1.3	Führung des Pulks zum Wirtsnest	39
3.1.4	Zusammenfassung	41
3.2	<b><i>Tetragonisca angustula</i></b>	<b>43</b>
3.2.1	Verhalten der Arbeiterinnen bei der Verteidigung des Nesteingangs	43
3.2.2	Chemische Auslöser bei der Rekrutierung zum Ausflug	44

---

3.2.3	Verhalten der Arbeiterinnen bei der Verteidigung im Nest	47
3.2.3.1	Verkleben der Eindringlinge mit Harz	48
3.2.3.2	Benzaldehyd als Auslöser der Verteidigung mit Harz	49
3.2.4	Kontextabhängige Reaktion auf Benzaldehyd	50
3.2.5	Zusammenfassung	52
3.3	<b><i>Frieseomelitta trichocerata</i></b>	54
3.3.1	Verhalten der Arbeiterinnen bei der Verteidigung des Nests	54
3.3.2	Chemische Auslöser der Nestverteidigung	54
3.4	<b><i>Scaptotrigona bipunctata</i></b>	57
3.4.1	Verhalten der Arbeiterinnen bei der Verteidigung des Nests	57
3.4.2	Chemische Auslöser der Nestverteidigung	57
3.5	<b><i>Melipona rufiventris</i></b>	60
3.5.1	Verhalten der Arbeiterinnen bei der Verteidigung des Nests	60
3.5.2	Chemische Auslöser der Nestverteidigung	60
3.6	<b><i>Trigona williana</i></b>	62
3.6.1	Verhalten der Arbeiterinnen bei der Verteidigung des Nests	62
3.6.2	Chemische Auslöser der Nestverteidigung	62
3.7	<b><i>Plebeia emerina</i></b>	65
3.7.1	Verhalten der Arbeiterinnen bei der Nestverteidigung	65
3.7.2	Chemische Auslöser des Verteidigungsverhaltens	67
3.7.3	Zusammenfassung	77
3.8	<b><i>Plebeia wittmanni</i></b>	78
3.8.1	Verhalten der Arbeiterinnen bei der Nestverteidigung	78
3.8.1.1	Vorratssicherung bei <i>P. wittmanni</i>	79
3.8.2	Chemische Auslöser des Verteidigungsverhaltens	80
3.8.3	Chemische Signale bei der Beendigung eines Raubzugs	88
3.8.4	Zusammenfassung	91
4.	<b>DISKUSSION</b>	93
4.1	Biotests - Methodenkritik und Aussagekraft	93
4.2	Phasen eines Raubzugs	95
4.2.1	Suchflüge von Kundschafterinnen	95
4.2.2	Rekrutierung zum Raubzug und Ausflug	96
4.2.3	Walzenflug	96
4.2.4	Richtungsweisung zum Wirtsnest	97
4.3	Chemische Kommunikation bei Räuber- und Wirtsbienen	98
4.4	Disposition der Bienen für Reaktionen auf chemische Signale	99
4.4.1	Disposition in Abhängigkeit vom Alter und physiologischen Zustand	99
4.4.2	Disposition in Abhängigkeit von Verhaltenssequenzen	99
4.4.3	Kontextabhängige Bedeutung chemischer Signale	99
4.5	Citral - Hauptkomponente im Duftstoffbouquet der Räuberbienen	101
4.6	6-Methyl-5-hepten-2-on - Schlüsselsubstanz bei Raubzügen	103
4.7	Kleptoparasitismus	104
5.	<b>ZUSAMMENFASSUNG / SUMMARY / RESUMO</b>	105
6.	<b>LITERATUR</b>	117
7.	<b>ANHANG</b>	122

## 1. EINLEITUNG

### 1.1 Lebensweise der Stachellosen Bienen

Stachellose Bienen sind weltweit in den Tropen und Subtropen verbreitet. Sie sind hoch eusozial organisiert (Schwarz 1932, 1948; Moure 1946, 1951, 1961; Moure et al. 1958, Kerr & Maule 1964, Michener 1974, Wille 1979, Michener 1990, Camargo & Menezes Pedro 1992). Wie die Honigbienen (Gattung *Apis*) sammeln die Arbeiterinnen der einzelnen Arten Vorräte, die sie in ihren Nestern deponieren. Fast alle der weltweit ca. 500 beschriebenen Arten versorgen sich bei Blütenbesuchen mit Nektar und Pollen. Wenige *Trigona*-Arten aus den Neotropen sind obligat nekrophag. Sie decken ihren Proteinbedarf nicht mit Pollen, sondern mit Fleisch, das sie von verwesenden Tieren aufnehmen (Roubik 1982). Auf völlig andere Weise organisieren die Kleptoparasiten ihren Nahrungserwerb: Sie überfallen Nester anderer Stachelloser Bienen und rauben Honig, Pollen und Larvenfutter. Zudem erbeuten sie dabei Baumaterial. Aus Afrika ist die räuberisch lebende Spezies *Cleptotrigona cubiceps* bekannt (Portugal-Araújo 1958), in den Neotropen sind es sieben Arten der Gattung *Lestrimelitta* (Camargo & Moure 1989), die zur kleptobiotischen Lebensweise übergegangen sind. Am weitesten verbreitet und am besten untersucht ist *L. limao*.

### 1.2 Chemische Kommunikation bei Stachellosen Bienen während Sammelflügen

Bei Stachellosen Bienen findet man wie bei anderen sozialen Insekten Duftstoffe, die in exokrinen Drüsen des Kopfs, Thorax und Abdomens synthetisiert werden (Lewis 1984, Blum 1985, Hölldobler & Wilson 1990). Für einige Duftstoffe konnte die Funktion als Signal bei der chemischen Kommunikation nachgewiesen werden. Die bisher bei Meliponinen identifizierten Substanzen sind hauptsächlich Kohlenwasserstoffe, Alkohole, Terpene, Carbonsäuren und Ester (Blum 1981, Engels et al. 1987, Francke et al. 1983, Wittmann et al. 1989). Entsprechend ihrer relativen Häufigkeit im Duftstoffbouquet werden sie als Haupt-, Neben-, und Spurenkomponten bezeichnet. Jede Art zeichnet sich durch ihr artspezifisches Duftstoffbouquet aus, das durch die Anzahl unterschiedlicher Duftstoffe und deren relativen Häufigkeit im Duftstoffbouquet charakterisiert ist.

Bei etwa 20 der rund 400 Arten neotropischer Stachelloser Bienen wurde bisher das Verhalten von Sammlerinnen bei der Richtungsweisung zu Futterquellen untersucht (Lindauer und Kerr 1958, Kerr et al. 1963, Kerr & Esch 1965, Kerr 1969, Kerr 1973, Michener 1974, Kerr et al. 1981). Bei einigen Arten der Gattungen *Cephalotrigona*, *Geotrigona*, *Melipona*, *Nannotrigona*, *Oxytrigona*, *Scaptotrigona* und *Trigona* (Kerr et al. 1963, Kerr & Rocha 1988, Roubik 1989) zeigte sich, daß Sammelbienen beim Rückflug von ergiebigen Trachtquellen zum Stock in Abständen von wenigen Metern wiederholt landen, um mit Sekreten ihrer Mandibeldrüsen Duftmarken an Pflanzen oder Steinen zu setzen. Nach der Rückkehr in den Stock rekrutieren sie weitere Sammlerinnen, die ausfliegen, den Anfang der Duftspur suchen

und dieser zur Trachtquelle folgen. Bei einigen als primitiv eingestuften Spezies fanden Lindauer und Kerr (1958) dagegen keine Hinweise auf eine Richtungsweisung zu den Futterquellen. Die rückkehrenden Sammlerinnen rekrutierten zwar andere Stockgenossinnen, diese kamen jedoch nicht gerichtet zum Zielort. Viele fanden sich nach längeren Suchflügen zwar dort ein, aber nicht nur dort, sondern auch an anderen Futterplätzen in unterschiedlicher Richtung und Entfernung vom Stock. Wieder andere Arten nehmen hinsichtlich der Genauigkeit der Richtungsweisung bzw. der Effizienz der Führung zum Zielort eine Zwischenstellung ein. Diese Arten legen keine Duftspuren am Boden. Lindauer und Kerr (1958) vermuten, daß die Sammlerinnen durch eine von der Führungsbiene im Flug abgegebenen Duftfahne oder durch optische Signale geleitet werden. Die Beobachtungen von Kerr (1969 u. pers. Mitt.) und Michener (1974) an *Partamona* stützen die Annahme der Existenz einer Duftfahne. Kundschafterinnen von *L. limao* rekrutieren Stockgenossinnen, die zu den zu überfallenden Nestern gerichtet und im Pulk fliegen. Über die Richtungsweisung und Führung der Räuberbienen zum Wirtsnest ist jedoch nichts bekannt.

Die für die Rekrutierung zu Sammelflügen ausschlaggebenden Stimuli sind bei all diesen Gruppen bisher wenig untersucht. Neben chemischen Signalen kommen hierfür auch taktile Reize, Vibrationen oder chemisch-taktile Reizkombinationen als Auslöser in Frage (Lindauer & Kerr 1960). Esch (1967) konnte bei *Melipona quadrifasciata* und einigen Arten der Trigonini zeigen, daß rekrutierende Sammlerinnen Laute unterschiedlicher Dauer erzeugen. Ob die Dauer der Laute bei *M. quadrifasciata* mit der Entfernung der Trachtquelle zum Stock korreliert, wird neuerdings wieder in Frage gestellt (Kirchner, pers. Mitt.).

### 1.3 Verlauf der Raubzüge von *Lestrimelitta limao*.

Die Beschreibung des Ablaufs von Überfällen basierte bis vor wenigen Jahren auf einzelnen Fallstudien (Schwarz 1948, Sakagami und Laroca 1963, Nogueira Neto 1970, Laroca & Orth 1984, Johnson 1987) und ist jetzt durch neuere Arbeiten (Radtke 1988, Sakagami et al. 1993) umfangreich dokumentiert: Raubzüge werden durch Kundschafterinnen initiiert, die ein geeignetes Nest für einen Überfall aufgespürt haben. In kurzer Zeit rekrutieren sie mehrere Hundert Stockgenossinnen, die sich nach dem Ausfliegen zunächst vor dem Nesteingang zu einer dichten Wolke fliegender Bienen versammeln, bis sie nach wenigen Minuten zum Wirtsnest abfliegen. Bei den meisten Wirtsarten dringen die Räuberbienen, ohne auf wirkungsvolle Gegenwehr zu stoßen, in das Nest ein. Sie übernehmen es ohne größere Kämpfe und beginnen kurz darauf, den Eingang des eroberten Nestes mit Baumaterial aus dem Nestinnern umzubauen und Wächter zu postieren. Diese hindern die rückkehrenden Sammlerinnen der Wirtsart daran, in das Nest einzufliegen. Die Räuberinnen öffnen Vorratstöpfle und Brutzellen und beginnen Baumaterial, Honig und Pollen in das eigene Nest zu transportieren. Raubzüge dauern zwischen ein und fünf Tage. Während diesem Zeitraum übernachtet ein Teil der am

Raubzug beteiligten Bienen im Wirtsnest. Manchmal siedeln die Räuberbienen auch in das eroberte Nest um.

#### 1.4 Chemische Kommunikation bei den Räuberbienen und ihren Wirtsarten

Bei *L. limao* spiegelt sich die Präsenz von Duftstoffen in der Namensgebung wider. Die ersten Namen für diese Räuberbienenart sind aus der Guarani-Tupí-Sprache Brasiliens aus dem 16. Jahrhundert überliefert. Sie weisen ebenso auf den Duft von Limonen hin wie der heute in Brasilien regional verwendete Populärname "limão canudo" (Friese 1931) und der wissenschaftliche Name *Lestrimelitta limao* (Smith 1863). Schon in den ersten Untersuchungen über Räuberbienen wiesen F. Müller (in A. Möller 1915), Ducke (1925) und Schwarz (1948) auf den starken Duft dieser Bienen hin und vermuteten einen Zusammenhang mit deren erfolgreichen Überfällen auf andere Bienenarten. Systematische Untersuchungen über die Bedeutung der Duftstoffe dieser Bienenart sind aber nicht durchgeführt worden.

So ist von einigen Vertretern der Trigonini bekannt, daß Kundschafterinnen dieser Arten zwischen Trachtquelle und Nest eine Duftspur legen, indem sie auf exponierten Landmarken landen und diese mit Drüsensekret markieren. Im Fall der Räuberbienen vermutet Steijskal (1962), daß die Kundschafterinnen von *L. limao* die Duftspur aus der Luft legen, indem sie im Flug vom Wirtsnest zum Räuberbienennest Dufttropfen "abwerfen".

Bislang war lediglich Citral, die Hauptkomponente des Mandibeldrüsensekretes von *L. limao*, bekannt (Blum 1966). Citral verleiht den Räuberbienen ihren charakteristischen limonenartigen Duft. Die Funktion dieses Terpens ist im Zusammenhang mit Raubzügen in den letzten Jahrzehnten kontrovers diskutiert worden. Nach Kerr (1951) durchsetzen die Räuberbienen das Wirtsnest mit Citral in so hoher Konzentration, daß die Wirtsbienen ihre arteigenen chemischen Signale nicht mehr wahrnehmen und damit ihr Nest nicht organisiert verteidigen können. Zudem nimmt Kerr an, daß Citral vor allem auf *Plebeia*-Arten "terrorisierend" wirkt, d.h., die Bienen verhalten sich völlig unkoordiniert, bis sie sich schließlich innerhalb des Nests zurückziehen. Citral wirkt also auch als Repellent. Desweiteren vermuteten Moure et al. (1958), Cruz (1962), Blum (1966), Cruz-Landim (1967) und Blum et al. (1970), daß die Räuberbienen selbst durch das im Wirtsnest abgegebene Citral weitere, nachfolgende Stockgenossinnen zum Wirtsnest anlocken.

Nogueira Neto (1970) schloß dagegen aus seinen Untersuchungen über Raubzüge auf Nester von *P. droryana*, *P. remota*, *Nannotrigona testaceicornis* und *Melipona quadrifasciata*, daß Citral nicht immer terrorisierend oder abschreckend wirkt. Zwar ziehen sich die *Plebeia*-Wirtsbienen innerhalb des Nests zurück, heimkehrende Sammlerinnen versuchen aber trotz des Geruchs der Räuberbienen in ihr Nest einzufliegen. Nach Nogueira Neto bleibt die Theorie von Kerr die Erklärung schuldig, weshalb der Geruch der Räuberbienen bei den Wirtsbienen so

unterschiedliche Reaktionen wie Abschreckung, keine Abschreckung, terrorisierende Wirkung, aber auch Angriff hervorrufen kann, und zwar innerhalb einer Art wie auch bei verschiedenen Arten.

Nogueira Neto hatte wie Müller (in Möller 1915), Schwarz (1948), Kerr (1951) und Sakagami & Laroca (1963) beobachtet, daß sich die *Plebeia*-Bienen innerhalb des Nests an geschützte Stellen zurückziehen, wo sie in der Gruppe das Ende des Raubzuges abwarten. Während Kerr (1951) hinter diesem Verhalten eine Repellentwirkung vermutet, geht Nogueira Neto davon aus, daß die überfallenen Bienen selbst eine "Rückzugsmeldung" ("retreat message") abgeben, die durch Vibrationen oder chemische Stimuli übermittelt werden könnte. Er schließt dies aus seiner Beobachtung, daß sich zwar alle Bienen des überfallenen Nests zurückziehen, obwohl nur wenige mit den Räuberbienen in direkten Kontakt ("Verbeißen") kommen, der ihren Rückzug auslösen könnte.

Neuere Untersuchungen zeigten, daß die Wirkung von Citral auf die überfallenen Bienen nicht verallgemeinert werden kann. In eigenen Arbeiten mit *Tetragonisca angustula* (Wittmann et al. 1990) wurde ebenso wie bei den Beobachtungen von Johnson (1987) deutlich, daß durch Citral bei bestimmten Wirtsarten sogar Nestverteidigung ausgelöst bzw. verstärkt werden kann. Johnson (1987) berichtet von einem Überfall der Räuberbienen auf ein Nest von *Trigona fulviventris*, bei dem Angreifer und Verteidiger jeweils über 1000 Bienen verloren. Dabei wurde die vehemente Verteidigung des Nestes durch Citral verstärkt, dessen Komponenten Geranial und Neral dem Alarmpheromon Nerol der überfallenen Art chemisch ähnlich sind.

Inwieweit andere Komponenten als die Hauptkomponente im Duftstoffbouquet der Räuberbienen das Verhalten der Wirtsbienen beeinflussen, ist bisher nicht untersucht worden. Erst die verbesserten Techniken auf dem Gebiet der Gaschromatographie und Massenspektroskopie schufen in den letzten Jahrzehnten die Voraussetzungen, Fragen zur chemischen Kommunikation, die Verhaltensbeobachtungen im Freiland und im Labor aufwarfen, in Biotests experimentell mit synthetischen Einzelsubstanzen und Gemischen anzugehen. Frühe Arbeiten von Luby et al. (1973) und Weaver et al. (1975) zeigten die Bandbreite an Verhaltensreaktionen, die in Biotests ausgelöst werden, wenn Duftstoffe am Nestingang von Stachellosen Bienen angeboten werden. Engels et al. stellten 1987 einen Biotest in Nestern vor.

Die Wirkung von Citral und anderen Duftstoffkomponenten, die von den Räuberbienen bei Überfällen eingesetzt werden, kann erst verstanden werden, wenn geklärt ist, wie diese Duftstoffe das Verhalten der jeweiligen Wirtsart beeinflussen. Sei es, daß der Duftstoff unmittelbar eine Reaktion bei den Wirtsbienen auslöst oder daß diese mit einem arteigenen chemischen Signal antworten.