

Duftakkumulation bei Prachtbienen (Euglossini): Mechanismen, Muster, offene Fragen

Thomas Eltz

1. Einleitung

Olfaktorische Reize spielen eine herausragende Rolle im Leben vieler Insekten, speziell bei der intraspezifischen Kommunikation (CARDÉ & BAKER 1984, WINSTON 1992, HÖLLDOBLER 1995, AYASSE et al. 2001). In den meisten Fällen handelt es sich bei den Signalsubstanzen um eigenproduzierte Sekrete und somit um echte Pheromone. Die Männchen der neotropischen Prachtbienen (Apidae: Euglossini) besitzen die ungewöhnliche Eigenschaft, flüchtige Chemikalien zu sammeln, die von einer Vielzahl floraler und nicht-floraler Quellen abgegeben werden (DRESSLER 1982, WILLIAMS 1982, ROUBIK & HANSON im Druck). Diese Duftstoffe werden nicht mit der Nahrung aufgenommen, sondern in speziellen Hinterbeintaschen eingehörselt. Die Verwendung der Substanzen durch die Männchen sowie die ultimativen Ursachen des Duftstoffsammelns sind weitgehend ungeklärt, ein Zusammenhang mit der innerartlichen Duftkommunikation ist hypothetisch (LUNAU 1992, ROUBIK & HANSON im Druck).

Prachtbienen sind enge Verwandte von Hummeln und Honigbienen (Apinae) und mit fünf Gattungen und ca. 250 Arten in den Wäldern Zentral- und Südamerikas verbreitet. Herausragend ist die Bedeutung der duftstoffsammelnden Männchen als Bestäuber neotropischer Pflanzen. Allein 700 Orchideenarten, das sind ca. 10 % der neotropischen Flora, werden ausschließlich und hochspezifisch durch Prachtbienenmännchen bestäubt (DRESSLER 1982, ROUBIK & HANSON im Druck), und es wird vermutet, daß die Euglossophilie maßgeblich zur Diversifikation der beteiligten Orchideengruppen (v.a. Catasetinae, Stanhopeinae) beigetragen hat (HILLS et al. 1972, KESTER et al. 1984). Zahlreiche Vertreter der Gesneriaceae, Araceae, Euphorbiaceae, Solanaceae und Arecaceae sind ebenfalls euglossophil (VOGEL 1966, WILLIAMS & DRESSLER 1976, ARMBRUSTER 1989, GRACIE 1993, SAZIMA et al. 1993, KNUDSEN et al. 1999). Der zugrundeliegende Mechanismus, das Duftstoffsammeln, wurden detailliert erstmals von Prof. Stefan VOGEL beschrieben (VOGEL 1963, 1966) und ist heute in seinen Grundzügen verstanden: Die Männchen sammeln Düfte analog zur „Enfleurage“ der Parfümindustrie. Zuerst applizieren die Bienen eine in ihren Labialdrüsen produzierte Mischung langkettiger Fettsäurederivate (v. a. Acetate, Diacetate und Ester) auf die duftende Oberfläche. Diese „Labialdrüsenlipide“ lösen die Duftstoffe und dienen als unpolares Trägermittel (WILLIAMS & WHITTEN 1983, WHITTEN et al. 1989). Das Duftöl wird nun mit Tarsalbürsten an den Vorderbeinen

aufgewischt und auf die Hintertibien übertragen (VOGEL 1966, KIMSEY 1984). Letztere sind stark vergrößert und enthalten den eigentlichen Duftstoffbehälter, eine dicht von Haaren durchzogenen Einstülpung des Exoskeletts.

Bei den Duftstoffen handelt es sich i.d.R. um einfache und bicyclische Monoterpene, Sesquiterpene sowie aromatische Kohlenwasserstoffe (WILLIAMS & WHITTEN 1983, ELTZ et al. 1999). Düfte der euglossophilen Orchideen sind oft recht einfache Gemische aus nur 3-10 unterschiedlichen Komponenten (WHITTEN et al. 1986, GERLACH & SCHILL 1991, KAISER 1993), die Bouquets anderer euglossophiler Pflanzen können komplexer sein (Sazima et al. 1993). Im Gegensatz zu den Pflanzen, die meist absolut auf die Bestäubung durch Prachtbienen angewiesen sind, besteht auf Seiten der Bienen vermutlich keine extreme Abhängigkeit. Euglossinen sammeln Duftstoffe auch an einer Vielzahl nicht-floraler Quellen, z.B. an Totholz, verrottenden Früchten, Baumwunden, Harz, Exkrementen (LUNAU 1992, WHITTEN et al. 1993) oder gar an Pestizid-imprägnierten Hauswänden (ROBERTS et al. 1982, ROUBIK 1989). Die relative Bedeutung nicht-floraler Quellen ist unbekannt.

Mittlerweile wurden aus Blütendüften über 40 Komponenten isoliert, die, künstlich hergestellt und in chemisch reiner Form exponiert, Prachtbienenmännchen anlocken und von diesen aktiv gesammelt werden (DODSON et al. 1969, WILLIAMS & DODSON 1972, ACKERMAN 1989, G. GERLACH, M. WHITTEN & T. ELTZ unveröffentlicht). Dabei besitzen manche Komponenten, wie 1,8-Cineol, das in einem Wald in Panama innerhalb von fünf Tagen 433 Individuen aus 35 Arten anlockte, hochpotente Breitbandwirkung, während andere Komponenten nur wenige Individuen einzelner Arten ködern. Das Spektrum der attraktiven Komponenten ist zwischen den Arten z.T. unterschiedlich, schwankt aber oft ebenso stark im saisonalen Verlauf und zwischen Lokalitäten (JANZEN et al. 1982, ACKERMAN 1983, PEARSON & DRESSLER 1985, ROUBIK & ACKERMAN 1987, ACKERMAN 1989, ARMBRUSTER 1993).

Was machen Prachtbienenmännchen mit den Duftstoffen und wie evoluierte das Duftstoffsammeln? Die Antwort auf diese Frage ist nicht nur aus verhaltensbiologischer Sicht interessant, sondern hätte Einfluß auf unser Verständnis der Diversifikation euglossophiler Pflanzen sowie der Ökologie tropischer Bestäubungssysteme. Die Mehrzahl der Erklärungsansätze, die in Tabelle 1 zusammengefaßt sind, nehmen an, daß die Duftstoffe im Rahmen der Paarungsbiologie zum Einsatz kommen. Kopulationen finden in kleinen Territorien statt, im Zentrum derer die Männchen Sitzwarten an Zweigen oder Stämmen im Unterwuchs des Waldes beziehen. Die Männchen zeigen dort ein charakteristisches Schauverhalten („display“), bestehend aus Serien von kurzen Schwebflügen und damit alternierenden Erkundungsflügen (KIMSEY 1980, STERN 1991, STERN & DUDLEY 1991, ELTZ et al. im Druck). Meist sind die Tiere bei diesem Verhalten solitär, an begünstigten Stellen findet man jedoch manchmal Aggregationen von Männchen (KIMSEY 1980, PERUQUETTI 2000). In einem Käfigversuch fanden (SCHEMSKE & LANDE 1984) eine erhöhte territoriale Aktivität, wenn die Männchen Zugang zu Duftstoffen hatten. Eine Freisetzung der

Duftstoffe während des Schauverhaltens konnte allerdings bisher nicht nachgewiesen werden (ELTZ et al. 1999), genauso wenig wie eine Markierung der Sitzwarten mit körpereigenen Sekreten, wie sie bei anderen Apiden beobachtet wird (EICKWORT & GINSBERG 1980, DUFFIELD et al. 1984, AYASSE et al. 2001). Paarungen wurden im Freiland selten dokumentiert und lieferten bisher keine Hinweise auf eine Verwendung der Duftstoffe (DODSON 1966, KIMSEY 1980).

Im Folgenden stelle ich Teile meiner eigenen Untersuchungen über die Morphologie, Chemoökologie und das Verhalten der Euglossini vor. Die Ergebnisse lassen kein abschließendes Urteil bezüglich der Evolution des Duftstoffsammelns zu, erlauben aber eine Neubewertung der bestehenden Hypothesen (Tabelle 1).

Tab. 1: Hypothesen zur Evolution des Duftstoffsammelns bei männlichen Prachtbienen in der Reihenfolge ihres Erscheinens.

	Hypothese	Autor
1	Mm benutzen Duftstoffe direkt als Lockstoff für Ww	(VOGEL 1966)
2	Mm benutzen Duftstoffe als Grundlage eines Lockstoffs, fügen aber eigene Komponenten hinzu	(VOGEL 1966)
3	Mm benutzen die Duftstoffe um andere Mm zu gemeinsamen Balzplätzen („leks“) zu locken.	(DODSON 1975, PERUQUETTI 2000)
4	Mm resorbieren die Duftstoffe in die Hämolymphe und wandeln sie in spezifische Lockstoffe für Ww um, die über Kopfdrüsen abgegeben werden	(WILLIAMS & WHITTEN 1983)
5	Duftstoffe sind Eignungsabzeichen der Mm und werden von Ww vor oder während der Kopulation evaluiert	(SCHEMSKE & LANDE 1984, WHITTEN et al. 1989)
6	Mm übergeben Duftstoffe während der Paarung an Ww, die sie beim Nestbau verwenden (mikrobizide Wirkung)	(ROUBIK 1989)
7	Die Duftstoffe dienen den Mm selbst als Schutz vor Freßfeinden/Parasiten	(ROUBIK 1989)

2. Morphologie des Duftstoffsammelns

VOGEL (1966) lieferte bereits eine detaillierte Beschreibung des Aufbaus der Hintertibie von *Euglossa* basierend auf histologischen Schnittpräparaten. Hier werden erstmals rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen der Tibialmorphologie präsentiert, die einen besseren räumlichen Eindruck vermitteln. Meine Befunde bei *E. tridentata* bestätigen größtenteils Vogels Beobachtungen, der mit der nahe verwandten *E. cordata* arbeitete. Wo klare Homologien vorliegen, verwende ich Vogels Terminologie (beim ersten Auftreten in „“).

Die Hintertibie wird nahezu vollständig von einer dünnwandigen, cuticulären Einstülpung des Exoskeletts ausgefüllt, dem „Duftstoffbehälter“ (Db), der über einen Doppelkanal mit der Außenwelt kommuniziert (Abb.1). Abgesehen vom Kanalansatz ist der Duftstoffbehälter allseits von Hämolymphe umgeben und ohne festen

Kontakt zum tibialen Exoskelett. Im Beininneren ist die Einstülpung von einer einschichtigen Epidermis bedeckt, die bei lichtmikroskopischer Betrachtung nicht von jener unterschieden werden kann, die die Innenwände der äußeren Beinkapsel auskleidet (basierend auf Semidünnschnitten, die hier nicht gezeigt werden). Die Oberfläche des Duftstoffbehälters ist durch vielfache Faltung stark vergrößert. Im Inneren des Behälters gehen von der cuticulären Membran zudem in regelmäßigen Abständen hohle, verzweigte Haare ab, die auf das Zentrum des vom Behälter gebildeten Hohlraums zulaufen, an ihren Enden verwachsen und so die charakteristische, schwammartige Struktur des Gebildes bedingen (Abb. 1). Die Form und Dichte der Haare variiert in Abhängigkeit von der genauen Position im Behälter. Am häufigsten ist ein tannenbaumartig gewirteltes Haar, das bei *E. tridentata* in Abständen von 30 bis 60 μm weite Bereiche des Behälters auskleidet (Abb. 2).

Die Verbindung des Duftstoffbehälters mit der Außenwelt ist komplex. Außen an der Tibie verläuft entlang ihres dorsalen Firsts eine zweiteilige, von Haaren besetzte Vertiefung (Abb. 3). Der größere, distale Teil, die „große Pfanne“, wird oberflächlich von lanzettförmig abgeflachten Haaren abgedeckt, die einer Furche am unteren Rand

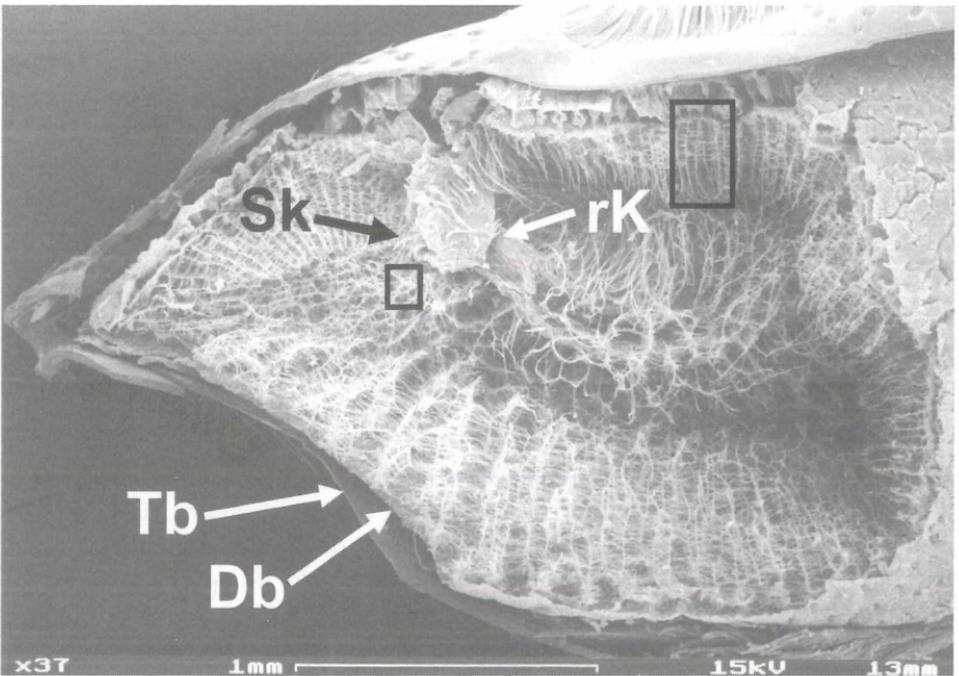


Abb. 1: Blick in den Duftstoffbehälter (Db) der linken Hintertibie von *Euglossa tridentata*. Teile der Beinkapsel (Tb) sowie des Duftstoffbehälters (Db) wurden entfernt. Pfeile markieren die Position der inneren Mündungen der beiden Kanalteile (Sk=Spaltkanal; rK=runder Kanal). Der Kanal selbst ist verdeckt. Die Rechtecke markieren die Ausschnitte aus Abb. 2.

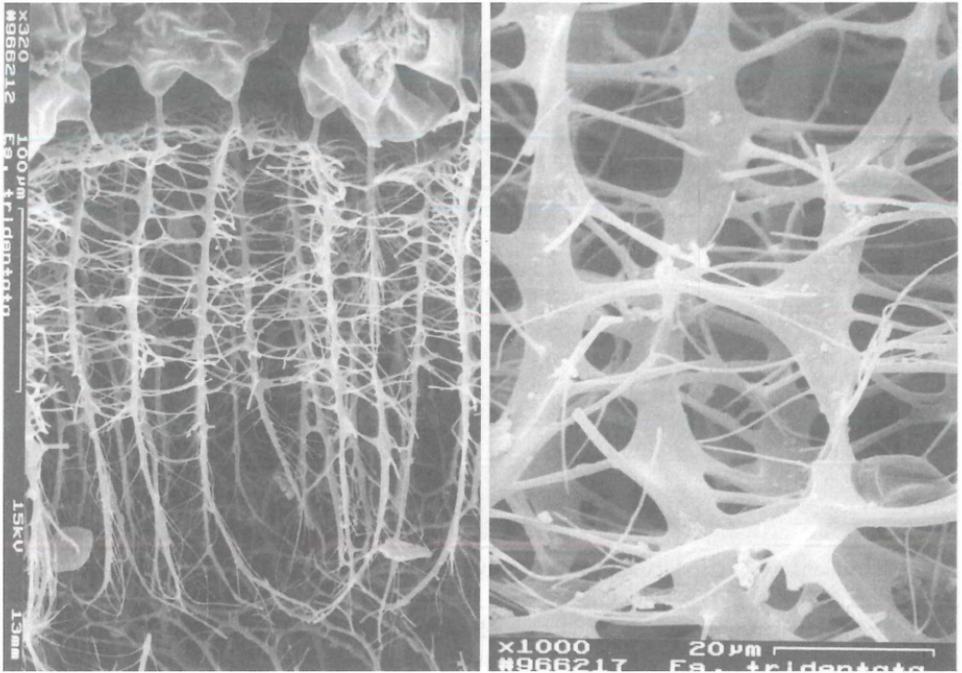


Abb. 2: Haare im Inneren des Duftstoffbehälters (Db) von *E. tridentata*. Links der die Wände des Großteils des Behälters auskleidende Typ, rechts das dichte und stark verwachsene Geflecht im Mündungsbereich des Spaltkanals (Sk).

der großen Pfanne entspringen. Unter diesen Deckhaaren verläuft in gleicher Richtung ein dichtes Geflecht viel dünnerer und z. T. fein gefiederter Haare (Abb. 3). Beim Sammeln wird das Lipid-Duftstoffgemisch auf der großen Pfanne abgeladen.

Der kleinere Teil der Vertiefung, der „Napf“, schließt proximal an die große Pfanne an (Abb. 5, 6), ist aber strukturell von dieser völlig verschieden. Bis zu 50 μm breite, spatelförmige Chitinschuppen entwachsen der Umrandung der Vertiefung und bedecken den Napf in mehreren dachziegelartig angeordneten Schichten.

Die Große Pfanne und der Napf stehen über einen stark sklerotisierten Doppelkanal mit dem Duftstoffbehälter in Verbindung (Schema in Abb. 4). Der Doppelkanal besteht aus zwei parallel verlaufenden, strukturell sehr verschiedenen Röhren, die auf ihrer gesamten Länge über einen englumigen Längsspalt miteinander in Verbindung stehen. Die größere, distale Röhre (rK = „runder Kanal“) ist annähernd kreisrund, glattwandig und mündet außen am proximalen Ende der großen Pfanne. Ihre Öffnung wird dort von einigen besonders breiten, spatelförmigen Deckhaaren abgedeckt (s. Abb. 6).

Die schmalere Röhre (Sk = „Spaltkanal“) ist entlang ihrer Längsachse stark gefaltet, englumig und wird auf ihrer gesamten Länge von abgeflachten, lanzettlichen

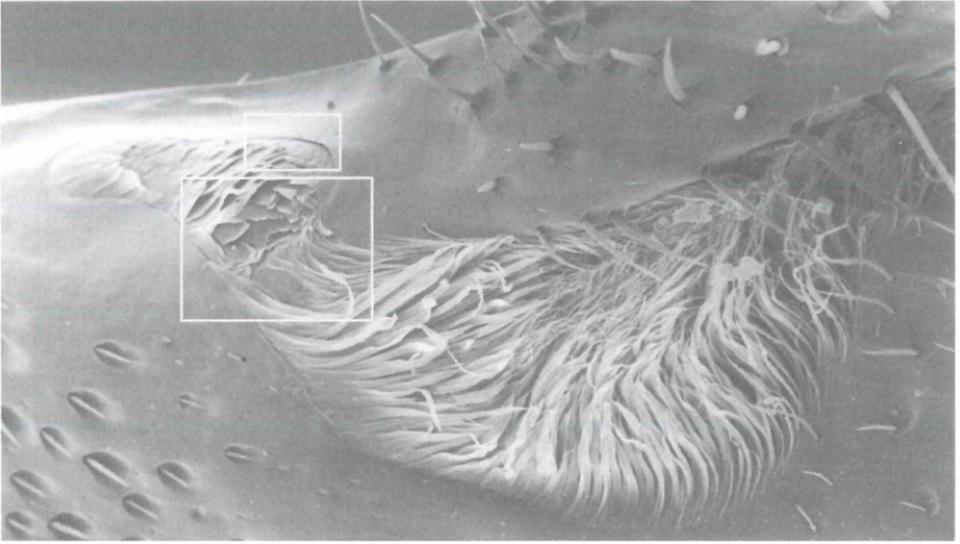


Abb. 3: Außenansicht der dorsolateralen, haarbestandenen Vertiefung der linken Hintertibie von *E. tridentata*. Die Duftstoffe werden beim Sammeln auf die distale „große Pfanne“ aufgetragen. Der apikale, schuppige „Napf“ (N) dient womöglich der Duftfreisetzung. Vergl. Schema in Abb. 4. Die Rechtecke markieren die Ausschnitte in den Abb. 5 und 6.

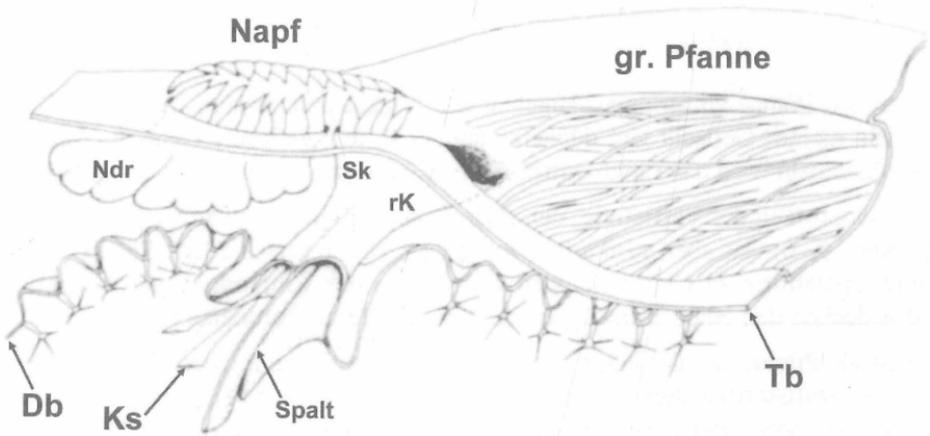


Abb. 4: Schematische Darstellung des Übergangsbereichs zwischen Duftstoffbehälter und Außenwelt von *E. tridentata*. Db=Wandung des Duftstoffbehälters; Sk = Spaltkanal; rK = runder Kanal; Ks=Kanalschuppen; Ndr = Napfdrüse; Tb = tibiales Exoskelett (Sektion).

Haaren („Kanalschuppen“, Ks) durchwachsen. Diese Haare treten an ihrer äußeren Mündung nach außen und treten dort mit den übrigen Napfschuppen in Verbindung (Abb. 5). Letztere entwachsen einer kleinen cuticulären Einstülpung (Ndr), die bei

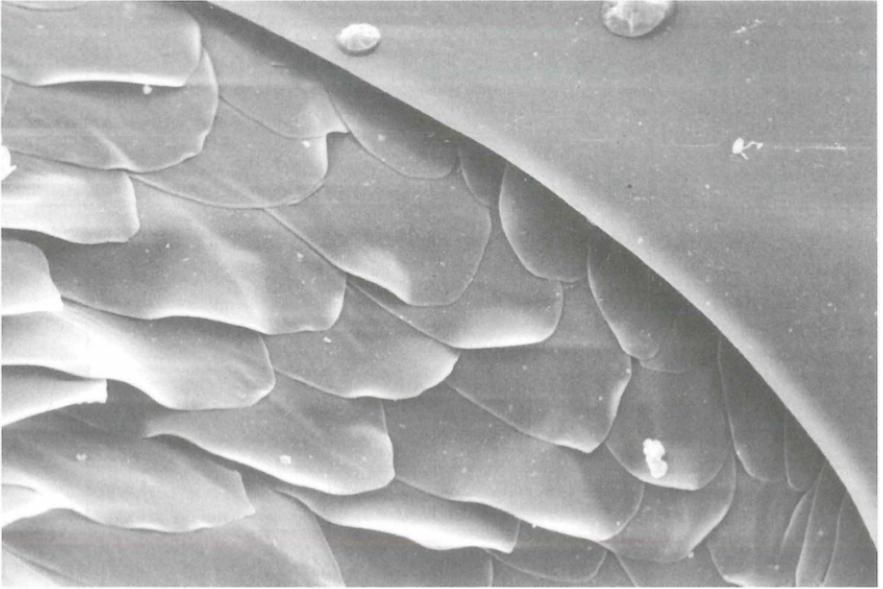


Abb. 5: Oberste Schicht der schuppenförmigen Haare von *E. tridentata*, die den gesamten Napf bedecken. Ein Teil dieser Schuppen entwächst dem eigentlichen Duftstoffbehälter (über den Spaltkanal), die Mehrzahl jedoch der „Napfdrüse“.

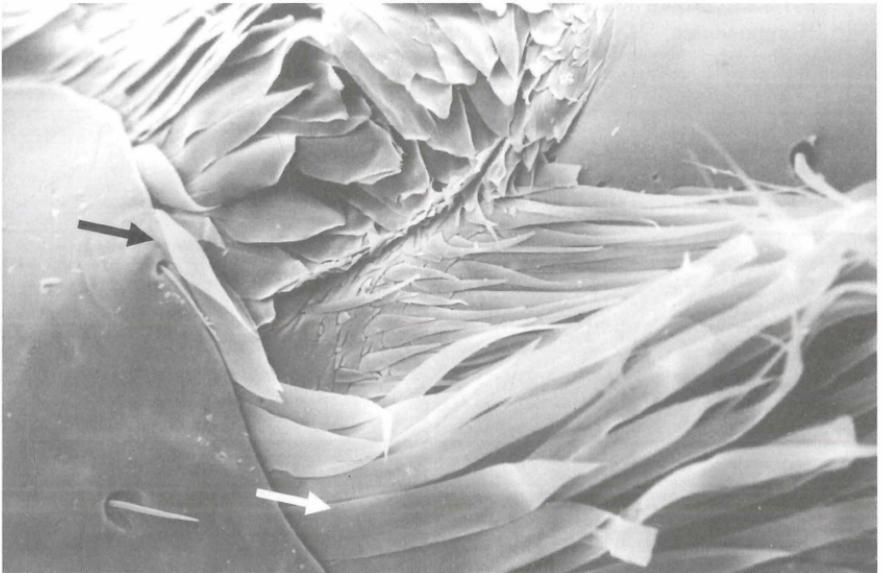


Abb. 6: Übergangsbereich zwischen Napf und großer Pfanne von *E. tridentata*. Die Pfeile markieren die ungefähre Lage der äußeren Mündungen von Spaltkanal (schwarz) und rundem Kanal (weiß). Man beachte die breiten, spatelförmigen Haare, die die Öffnung des runden Kanals wie ein Deckel verschließen.

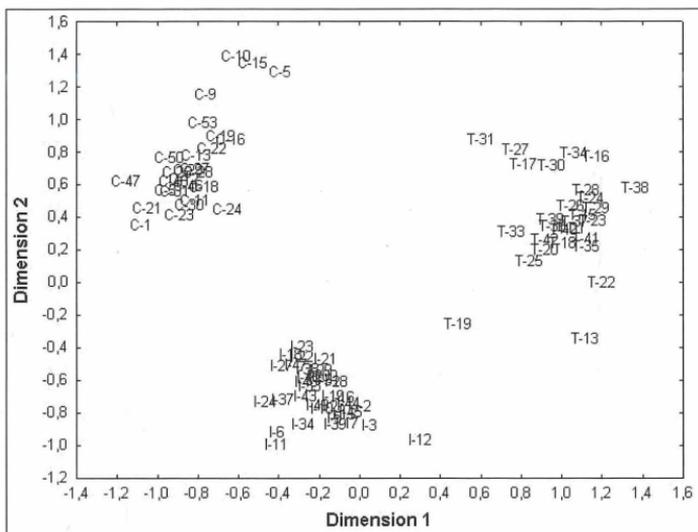


Abb. 7: Ähnlichkeit/Unähnlichkeit der Duftinhalte von Männchen dreier *Euglossa*-Arten von Barro Colorado Island, Panama (C=*Euglossa cognata*; T=*E. tridentata*; I=*Euglossa imperialis*) als zweidimensionale Darstellung einer Multidimensionalen Skalierung (MDS), basierend auf dem quantitativen Steinhaus-Index. Die Berechnungen fußen auf einem im Vergleich zu ELTZ et al. (1999) erweiterten Satz von Individuen und berücksichtigen auch Unterschiede der relativen Mengenanteile verschiedener Komponenten.

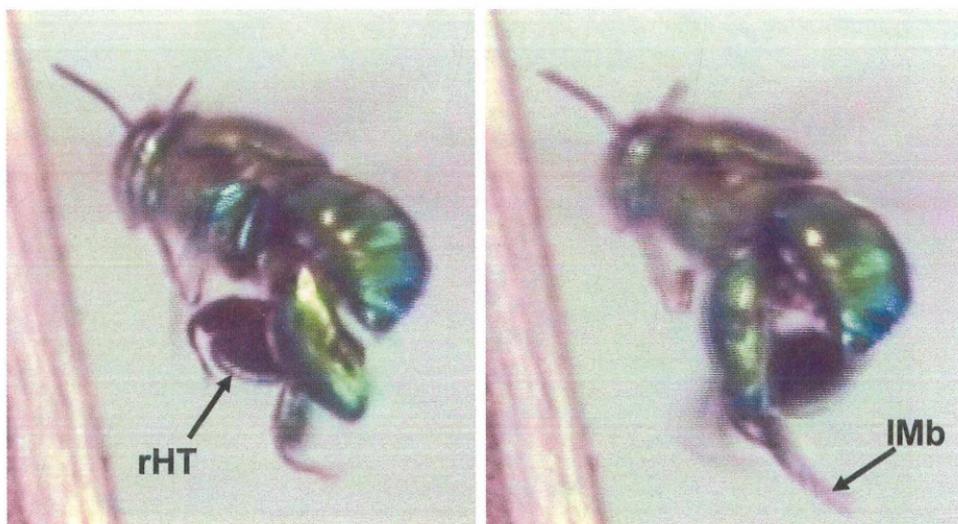


Abb. 8: Zwei Einzelbilder einer Videosequenz der typischen Beinbewegung während des territorialen Schauverhaltens einer männlichen *Euglossa hemichlora*. rHT = rechte Hintertibie; IMb = linkes Mittelbein. Nähere Erläuterungen im Text.

E. tridentata im Unterschied zu *E. cordata* (s. VOGEL 1966) vollkommen von Kanal und Duftstoffbehälter getrennt ist. Die Cuticula ist hier dicker und weniger flexibel als die des Behälters. Ihr liegt ein einschichtiges Epithel großlumiger Zellen mit moderat basophilem Cytoplasma auf. Ob dieses Epithel sekretorische Funktion besitzt („Napfdrüse“ sensu VOGEL 1966) oder ob es sich schlicht um die Überreste trichogenen Gewebes handelt ist unbekannt.

Die Mündungen der beiden Kanalteile sind räumlich getrennt (s. Pfeile in Abb. 1): Während sich der runde Kanal (rK) distal in eine weitgehend haarfreie Blase öffnet, mündet der Spaltkanal (Sk) proximal im Bereich des dichtesten Geflechts (Abb. 2).

Die genaue Funktionsweise der beschriebenen Strukturen liegt noch weitgehend im Dunklen. Wie Experimente mit getrockneten Bienen zeigen, kann die Duftstoffaufnahme passiv erfolgen (VOGEL 1966, eigene Beobachtungen). VOGEL (1966) postulierte, daß die durch Faltung und Haarbesatz bedingte große innere Oberfläche des Duftstoffbehälters einen kapillaren Sog bewirkt, der das Duftstoff/Lipid-Gemisch durch den runden Kanal eintreten läßt. Dabei stellt sich jedoch folgende Frage: Wo entweicht die Luft, die auch bei lebenden Bienen den größten Teil des Behälters ausfüllt? Es ist unwahrscheinlich, daß dies über den englumigen, dicht mit Haaren besetzten Spaltkanal geschieht. Ich vermute stattdessen, daß der runde Kanal vor allem dem Austreten der Luft dient. In diesem Szenario würde die Duftstoff-Flüssigkeit nicht als den gesamten runden Kanal ausfüllende kapillare Säule in den Behälter eintreten, sondern in Form eines die Kanalwandungen hinab laufenden Oberflächenfilms. Ein solcher könnte durch den spärlichen, z. T. der Kanalwandung anliegenden Haarbesatz erleichtert werden. Eine andere Möglichkeit ist, daß bei der Duftstoffaufnahme auch der enge, schlitzförmige Spalt eine Rolle spielt, der vom runden Kanal ausgeht. Dieser Spalt ist von außen nach innen durchgängig und endet distal an einer Längsfalte des Reservoirs, die bei Farbstoff-Duftöl-Experimenten stark angefärbt wird (eigene Beob.). Ein gleichzeitiger Austritt der Luft durch den runden Kanal wäre in diesem Szenario möglich. Auch die Form und Ausrichtung der Haare im Mündungsbereich des runden Kanals steht im Einklang mit einer kaminartigen Entlüftungsfunktion. Die dort bei allen untersuchten Individuen gebildete haarfreie Blase verhindert vermutlich ein Verstopfen der Öffnung durch anstehendes Duftöl.

Auf welche Weise könnte eine (noch hypothetische) Freisetzung der Duftstoffe erfolgen? VOGEL (1966) vermutete, daß die Abgabe ebenfalls passiv über den Spaltkanal und die Chitinschuppen des Napfes erfolgt. Dabei baut der haardurchwachsene Spaltkanal ein kapillares Kontinuum (Dochtwirkung) zwischen Duftstoffbehälter und Napf auf und ermöglicht so ein Aufsteigen des Duftöls bis zum Ort der Emission (Napfschuppen). Obwohl von Vogel nicht explizit ausgeführt, bedeutet dies letztlich, daß ein kapillares Kontinuum zwischen großer Pfanne und Napf mit Umweg über den Duftstoffbehälter besteht, das seinerseits kontinuierlich in Richtung Napf ansteigende kapillare Kräfte voraussetzt. Letztere Voraussetzung wird

möglicherweise durch die Morphologie des Organs erfüllt, die eine zunehmende Oberflächenreduzierung (energieärmer Zustand) des Duftöls zum Napf hin ermöglicht. Diese Interpretation setzt allerdings eine weitgehende funktionale Trennung von rundem Kanal und Spaltkanal voraus. An den Chitinschuppen des Napfes würde es schließlich zu einem „Anstehen“ des Lipid-Duftstoffgemisches kommen und die dort befindliche Duftstoffe könnten sich verflüchtigen. Da die Lipide nicht oder nur wenig flüchtig sind, wäre dem kapillaren Aufstieg jedoch rasch ein Ende gesetzt und jede weitere Duft-Freisetzung käme nur durch eine Diffusion der Duftstoffe zustande.

Für eine aktive (verhaltensbedingte) Förderung der Freisetzung gibt es bislang keine eindeutigen Hinweise. Als Mechanismen kämen Muskelkontraktionen (Tarsalstrecker) oder die Erzeugung von Vibrationen der Beinkapsel durch mechanische Reizung in Frage. Letzteres wird durch Verhaltensbeobachtungen nahegelegt, die auch eine weitere morphologische Besonderheit der männlichen *Euglossini* involvieren (s. Abschnitt 4).

3. Duftakkumulation

In der bislang einzigen umfassenden Untersuchung der Tibialinhalte individueller Männchen (ELTZ et al. 1999) fanden wir bei drei Arten der Gattung *Euglossa* von BCI große Unterschiede in der Duftstoffmenge und -komplexität: Die Spanne reichte von Individuen mit annähernd leeren Tibien bis zu solchen mit umfangreichen und hochkomplexen Duftmischungen (bis zu 50 verschiedene Komponenten, basierend auf GC/MS von Hexanextrakten der Hintertibien). Die Zusammensetzung der gesammelten Duftbouquets war beträchtlichen Schwankungen unterworfen, wobei die Unterschiede zwischen den Arten größer waren als die innerhalb der Arten (Abb. 7)(ELTZ et al. 1999).

Von großem Interesse ist die zeitliche Dynamik des Duftstoffsammelns, da einige der in Tabelle 1 aufgelisteten Hypothesen hierzu spezifische Vorhersagen machen. Handelt es sich um eine langfristige Akkumulation, die zu Duftphänotypen führt, die die Fouragiergeschichte der individuellen Männchen widerspiegelt, oder fluktuieren die Duftinhalte eher kurzfristig im Leben der Männchen? Werden die Düfte aus dem Sammelbehälter resorbiert, bzw. in diesem chemisch verändert? Um erste Anhaltspunkte zu diesen Fragen zu erhalten, fingen wir in Panama 50 Männchen von *Euglossa imperialis* an Duftstoffködern (Cineol) und setzten sie in einen geräumigen Flugkäfig. Nach 0, 5, 10 und 15 Tagen ohne Zugang zu Duftstoffen wurde jeweils ein Teil der Tiere entnommen und deren Hintertibien für Duftstoffanalysen extrahiert. Dabei wurde keinerlei Veränderung der Gesamtmenge der Duftstoffe im Verlauf der Zeit festgestellt. Ebenso zeigte sich keine systematische qualitative Veränderung der Duftzusammensetzung. Dies legt nahe, daß die Hintertibien in erster Linie Speichervorrichtungen sind, die eine hocheffiziente Konservierung der eingelagerten Düfte ermöglichen. Die hohe Speicherfähigkeit wird vermutlich durch ein Zusammenspiel von Morphologie des Duftstoffbehälters (hohe Kapillar-

kräfte, enge Austrittsöffnung) und den speziellen chemischen Eigenschaften der aus den Labialdrüsen stammenden Trägerlipide erreicht. Diese Speicherfähigkeit ermöglicht eine kontinuierliche und langfristige Akkumulation von Duftmischungen und steht möglicherweise in Zusammenhang mit der ungewöhnlichen Langlebigkeit der Prachtbienenmännchen (bis zu mehreren Monaten). Im Falle von *Euglossa cognata* fanden wir einen positiven Zusammenhang zwischen der eingelangerten Duftstoffmenge und dem individuellen Flügelschaden (Anzahl Kerben im Flügelrand), einem nachweislichen Altersindikator dieser Art (ELTZ et al. 1999).

4. Duftfreisetzung

Im Zusammenhang mit einer möglichen Duftstoffkommunikation stellt sich natürlich die Frage nach dem Mechanismus einer möglichen Exponierung der Duftstoffe. Eine auf Diffusion beruhende, rein passive und kontinuierliche Abgabe ist nach bisherigen Befunden (Abschnitt 3) unwahrscheinlich. Zumindest muß ein unterstützender, aktiver Mechanismus gefordert werden, der direkt ein Austreten der kapillar anstehenden Lipid/Duftstoff-Säule bewirkt. Im Verlauf von Käfigexperimenten mit Männchen von *Euglossa hemichlora* und *E. tridentata* wurde während des territorialen Schauverhaltens eine regelmäßig auftretende Beinbewegung beobachtet, die mit der Duftfreisetzung in Verbindung stehen könnte. Video-Einzelbildanalysen von 15 dieser Bewegungen von *E. hemichlora* führten zu folgender Beschreibung und Interpretation:

Kurz nach dem Auffliegen von der Answartze zu Beginn eines Schwebfluges wird eines der Hinterbeine (auf Abb. 8 das rechte) unterhalb des Körpers weit nach vorne geschwenkt. Dabei ist die Innenseite der Hintertibie (Duftstoffsammelbein) dem Körper zugewandt, deren Außenseite (und damit der Großteil der behaarten Vertiefung) weist nach unten und vom Körper weg. Hat das Hinterbein seine Maximalposition (Abb. 8 links) erreicht - der Metatarsus befindet sich in etwa unterhalb der Tegulae - setzt eine entgegengesetzte Bewegung des kontralateralen Mittelbeins ein (auf Abb. 8 das linke). Dieses wird in einer sehr raschen und bei 25 Bilder/s nicht mehr klar aufzulösenden Bewegung zwischen der Körperunterseite der Biene und dem nach vorne geschwenkten Hinterbein hindurchgestreckt. An seiner Maximalposition befindet sich die Spitze des Mittelbeins in etwa unterhalb der Spitze des Abdomens (Abb. 8 rechts). Im weiteren Verlauf kehren beide Beine wieder in ihre Normalpositionen zurück. Diesen Bewegungsablauf wurde ausschließlich während des Territorialverhaltens der Männchen und sonst zu keiner Zeit beobachtet.

Bei der Interpretation der Bewegung ist die besondere Morphologie der beteiligten Mitteltibien der männlichen Euglossini zu berücksichtigen. Ein großer Bereich der äußeren Oberfläche der Mitteltibien der Männchen (und nur der Männchen) aller Euglossinen-Arten ist mit einem dichten Teppich kurzer, spiralg-hakenförmiger Haare bestanden. Bei der Gattung *Euglossa* sind am basalen Ende dieser Samtfläche („velvet area“) zusätzlich ein bis drei Büschel („tufts“) längerer Haare eingelassen, deren Anordnung, Form und Größe wichtige Merkmale bei der Artbestim-

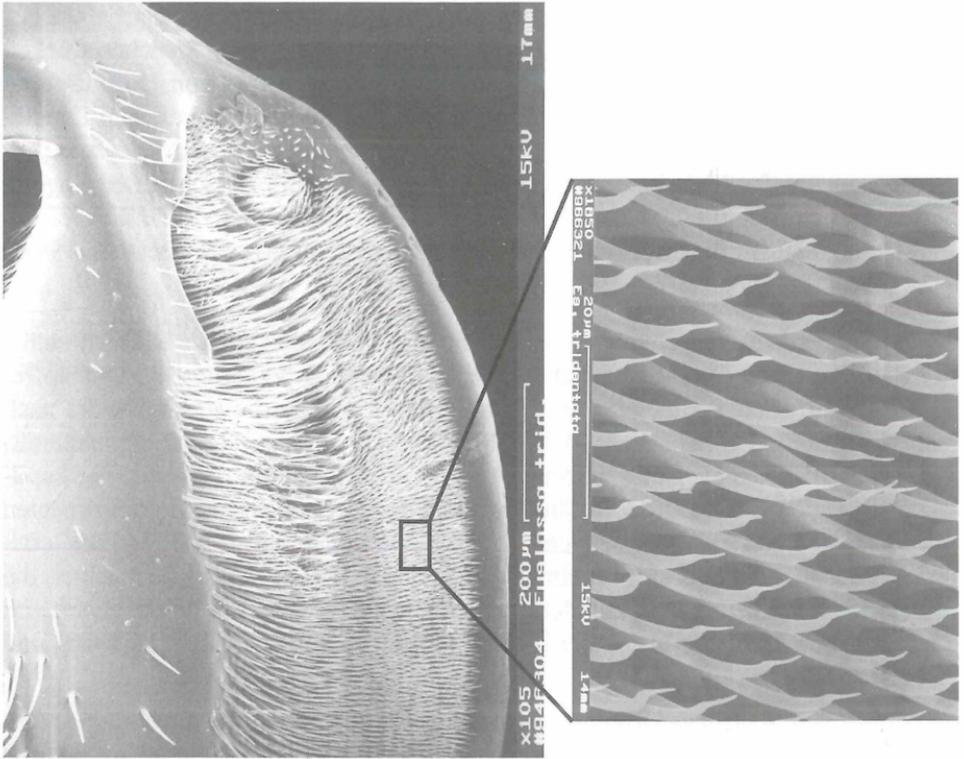


Abb. 9: Apikale Hälfte der linken Mitteltibie von *Eglossa tridentata* mit dem bei allen Eglossinen-Männchen in ähnlicher Form vorhandenen Haarbesatz. Der Ausschnitt zeigt die spiralgigen Haare der sog. „velvet area“ (sensu DRESSLER, 1982).

mung sind (DRESSLER 1982, Abb. 9). Die Funktion dieser Oberflächenstrukturen ist bislang unbekannt und steht nicht im Zusammenhang mit dem bekannten Putzverhalten (KIMSEY 1984, eigene Beobachtungen) oder dem Kopulationsverhalten (ELTZ et al. im Druck) der Männchen. Vielmehr vermute ich, daß ihre eigentliche Funktion im Zusammenhang mit der beschriebenen Beinbewegung zu sehen ist. Bei dieser wird die Mitteltibie so an der Hintertibie vorbeigeführt, daß eine Berührung der Samtfläche mit der ebenfalls dicht mit Haaren bestandenen Innenfläche der Hintertibie wahrscheinlich ist. Die hohe Geschwindigkeit der Stoßbewegung, die bei 25 Bildern/Sekunde nicht mehr exakt aufzulösen ist, verhindert genauere Aussagen zum Zusammentreffen der Beine. Es entsteht jedoch der Eindruck einer Streifbewegung. Die Innenseite der Hintertibie der Männchen von *E. hemichlora* und *E. tridentata* ist mit kurzen Haaren bestanden, die alle mehr oder weniger entgegen der Stoßrichtung ausgerichtet sind. Das Zusammentreffen der beschriebenen „Reibflächen“ der beiden Beine könnte zu Deformationen der Beinkapsel führen, die sich auf den Duftstoffbehälter überträgt und ein Austreten der Duftstoff-Flüssigkeit bewirkt. Möglicherweise erzeugt das Übereinanderstreifen der Haarflächen

hochfrequente Vibrationen, deren Schwingung sich auf die Wandungen des Spaltkanals und die in ihm befindlichen Haare überträgt und, vielleicht durch Resonanzeffekte, die dort anstehende Flüssigkeit austreibt. Ziel der Vibrationen könnten auch direkt die dem Napf aufliegenden, dicht gepackten Chitinschuppen sein, die möglicherweise durch die mechanischen Schwingungen aktiv aufgelockert würden, was ein Nachfließen des Duftöls zur Folge hätte. Genauere Untersuchungen mittels einer Hochgeschwindigkeitskamera sind geplant, um den genauen Ablauf der Beinbewegung zu erfassen. Falls die Streifbewegung tatsächlich eine Duftstoffabgabe bewirkt, so ist diese trotzdem relativ gering. Die beobachteten *hemichlora*-Männchen hatten nach bis zu 10-tägiger Territorialaktivität ohne Duftstoffzugang immer noch beträchtliche Duftstoffvorräte (ELTZ et al. im Druck).

5. Diskussion

Düfte spielen im Leben vieler Bienenarten eine herausragende Rolle (AYASSE et al. 2001). Die Männchen vieler Apidae und Anthophoridae setzen im Zuge ihres Reproduktionsverhaltens eine große Vielfalt flüchtiger Komponenten frei. In der Regel handelt es sich bei diesen Düften um eigenproduzierte, exokrine Sekrete und somit, falls diese der Kommunikation zwischen Individuen dienen, um echte Pheromone. Obwohl eindeutige Beweise meist fehlen, wird den beteiligten Substanzen oft die Funktion von Sexuallockstoffen zugeschrieben. Chemisch gesehen sind diese Verbindungen, die hauptsächlich von den Labial- und Mandibeldrüsen produziert werden, äußerst variabel. Interessanterweise wurden in Kopfextrakten verschiedener Hummelarten (*Bombus* sp.) neben zahlreichen anderen aliphatischen Kohlenwasserstoffen auch Terpenoide wie Geraniol, Citronellol, Geranylacetat, Farnesen, und Farnesol nachgewiesen (DUFFIELD et al. 1984), die zum Teil in Duftbouquets von Blüten und auch in den Tibiaextrakten der Euglossinen-Männchen vorkommen. Diese Übereinstimmungen lassen einen evolutionären Zusammenhang vermuten und unterstützen die von VOGEL (1966) geäußerte Hypothese, daß bei Euglossinen die exogenen „vegetabilischen Duftöle“ an die Stelle körpereigener Düfte getreten sind. Interessanterweise stellen die Euglossini nicht das einzige Bienen-Beispiel der Evolution einer solchen sekundären „Duftergänzung“ dar. Männchen der nordamerikanischen *Anthophora abrupta* kauen mit ihren Mandibeln an Blättern von Pastinak (*Pastinaca sativa*, Apiaceae) und sammeln den austretenden, duftenden Saft in spezialisierten Haarbüscheln am Labrum („labral mustaches“). Nachfolgend werden die gesammelten Substanzen, anscheinend zusammen mit Sekreten der Mandibeldrüsen, zum Duftmarkieren von Objekten entlang der Flugbahnen der Männchen genutzt (NORDEN & BATRA 1985).

Die Frage nach der eigentlichen Funktion der Duftstoffe im Leben der Euglossini ist nach wie vor ungeklärt und kann auch hier nicht schlüssig beantwortet werden. Einige der hier dargestellten Befunde lassen jedoch eine neue Bewertung der in der Einleitung aufgelisteten Hypothesen zu:

1. Die Männchen benutzen die Duftstoffe direkt als Sexuallockstoff für Weibchen (VOGEL 1966): Die intraspezifische Variabilität der Duftbouquets der drei *Euglos-*

sa-Arten ist geringer als die interspezifische (s. 3.). Die Düfte könnten also theoretisch eine Arterkennung erlauben und besitzen somit eine voraussetzende Eigenschaft eines Sexuallockstoffes. Die während des Schauverhaltens ausgeführte Beinbewegung (s. 4.) stellt einen möglichen aktiven Mechanismus der Duftfreisetzung dar. Allerdings werden während des Territorialverhaltens der Männchen unter Käfigbedingungen, wenn überhaupt, nur sehr geringe Duftstoffmengen freigesetzt.

2. Die Männchen benutzen die Duftstoffe als Grundlage eines Sexuallockstoffes, fügen aber eigenproduzierte Komponenten hinzu (VOGEL 1966): Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß einzelne Komponenten des Labialdrüsensekrets, das beim Duftstoffsammeln in die Tibien befördert wird, auch Signalwirkung besitzen. Die chemischen Analysen der Tibialextrakte ergaben bislang aber keine Hinweise auf zusätzliche, in den Hintertibien produzierte Substanzen (s. 3.). Die relativ hohe Variabilität der eigentlichen Duftstoffe (Terpenoide, Aromaten) zwischen Individuen einer Art machen eine Eigenproduktion dieser Komponenten zudem unwahrscheinlich. Das Vorhandensein von drüsenartigen Strukturen in den männlichen Hintertibien von *Euglossa* steht im scheinbaren Widerspruch zu diesen Befunden (s. 2.)

3. Männchen benutzen die Duftstoffe um andere Männchen der selben Art zu gemeinsamen Balzplätzen (leks) zu locken (DODSON 1975): Verhaltensbeobachtungen an im Käfig gehaltenen Männchen von *Euglossa tridentata* und *hemichlora* erwecken den Eindruck, daß territoriale Euglossinen-Männchen kein Interesse an der Anwesenheit anderer Männchen haben (KIMSEY 1980, STERN 1991, eigene Beob.). Die Interaktionen an den Territorien waren immer antagonistisch. Falls Männchen durch die Duftstoffe zu den Territorien anderer Männchen gelockt werden, so ist dies vermutlich eher ein unerwünschter Nebeneffekt einer (noch immer hypothetischen) Duftstoff-Freisetzung (s. aber PERUQUETTI, 2000).

4. Die Männchen nehmen die in den Hintertibien angesammelten Duftstoffe ins Körperinnere (Hämolymphe) auf und wandeln sie metabolisch in spezifische Sexualpheromone um, die über Kopfdrüsen abgegeben werden (WILLIAMS 1982): Die Ergebnisse des Duftstoffentzugs-Experiments (s. 3.) zeigten keine Veränderungen von Duftstoffquantität und/oder Duftstoffqualität im Laufe der Zeit. Eine Resorption von Duftstoffkomponenten in die Hämolymphe ist deshalb unwahrscheinlich. Stattdessen kommt es möglicherweise zu einer selektiven Resorption der eigenproduzierten Labialdrüsenlipide („Lipidrecycling“, WHITTEN et al. 1989).

5. Die Duftstoffe dienen den Weibchen als Fitnessindikator bei der Partnerwahl und das Duftstoffsammeln evolvierte durch sexuelle Selektion (KIMSEY 1982): Die bisherigen Versuche, die Duftstoffabhängigkeit des Paarungserfolgs von Männchen experimentell im Flugkäfig nachzuweisen, schlugen fehl (ELTZ et al. im Druck). Die Menge und Komplexität der Duftstoffe individueller Männchen ist jedoch hochvariabel (s. 3.). Damit ist die für „female choice“ erforderliche Merkmalsvariabilität vorhanden. Vieles weist darauf hin, daß große Mengen komplexer Duft-

stoffgemische nur durch intensive und längerfristige Fouragieraktivitäten erworben werden können (Abschnitt 3). Falls die Fähigkeit individueller Männchen, Duftstoffquellen zu finden, diese auszubeuten und gleichzeitig zu überleben, variiert, und wenn diese Variation zudem erblich ist, dann könnte das Duftbouquet einen Indikator der genetischen Qualität der Männchen darstellen. Wenn auch die Präferenzen der Weibchen für bestimmte Duftstoffphänotypen erblich sind und indirekt selektiert werden, dann könnte das Duftstoffsammeln durch Sexuelle Selektion und „female choice“ evoluierten. Als hypothetischer Mechanismus der Sexuellen Selektion kämen genetische „indicator“- oder „handicap“- Modelle in Frage (ZAHAVI 1975, 1977). Durch das Duftstoffsammeln entstehen den Bienenmännchen sehr wahrscheinlich die von den „handicap“-Modellen geforderten hohen, die Überlebenschancen reduzierenden Kosten. Beim Fouragieren nach Duftstoffen verbrauchte Ressourcen und der mit der Fouragieraktivität einhergehende Räuberdruck sind mögliche Kostenfaktoren. Metabolisch aufwendig könnte auch eine Detoxifizierung von giftigen Duftstoffkomponenten sein (s.u.), die, zumindest in Spuren, während des Sammelvorgangs auch in das Körperinnere der Bienen gelangen müssen (z.B. über die Tracheen).

6. Die Duftstoffe werden den Weibchen während der Kopulation übergeben und von diesen beim Nestbau verwendet. Die Duftstoffe fungieren als Abwehrstoffe gegen Prädatoren und/oder verhindern eine Mikrobeninfektion der Brut (ROUBIK 1989): Videoaufzeichnungen von Kopulationen von *E. hemichlora* im Flugkäfig lieferten keinerlei Hinweise auf eine Duftstoffübergabe (ELTZ et al. im Druck). Die Morphologie und Anatomie der Hintertibie männlicher *Euglossa* scheint ungeeignet für eine zu diesem Zweck notwendige rasche und substantielle Duftstoffabgabe (s. 2.).

7. Die Duftstoffe dienen den Männchen selbst als Schutz vor Freßfeinden und/oder Parasiten (ROUBIK 1989): Viele der zum Ködern von Euglossinen verwendeten und von den Bienen gesammelten, reinen Komponenten sind „ätzend“, „reizend“ oder „giftig beim Verschlucken“. Mit Sicherheit sind sie für Beutegreifer, die ihre Opfer am Stück verschlingen wenig schmackhaft und könnten deshalb durchaus Schutzfunktion haben. Die Geschlechtsspezifität des Phänomens und die qualitative Artsspezifität der gesammelten Mischungen (s. 3) ist in diesem Zusammenhang jedoch wenig verständlich und legt nahe, daß ein möglicher Räuberschutz nicht die alleinige Ursache des Duftstoffsammelns ist.

Es ist durchaus möglich, ja wahrscheinlich, daß mehr als nur einer dieser Mechanismen für die Evolution des Duftstoffsammelns verantwortlich ist. Zum gegenwärtigen Zeitpunkt erscheint Hypothese Nr. 5 (Sexuelle Selektion, Fitness-Indikator) als Einzelhypothese am plausibelsten. Sexuelle Selektion durch „female choice“ (intersexuelle Selektion) kann die Ausbildung männlicher Ornamente fördern, deren Sinn einzig in der Indikation der genetischen Qualität ihres Trägers liegt (ANDERSSON 1994, KOKKO et al. 2002). Dabei garantieren nur hohe Kosten sowie eine konditionsabhän-

gige Ausprägung die Ehrlichkeit eines Indikator-Merkmals. Vielleicht werden gerade deshalb oft kumulative Merkmale von Weibchen evaluiert: Der über Jahre erlernte, vielstrophige Gesang mancher Singvögel oder der extreme Detailreichtum der Laubenvogel-Bauten zeugen sowohl vom Besitz eines herausragenden (und teuren) kognitiven Apparats, als auch von dessen erfolgreicher Nutzung im bisherigen Leben des Männchens (HASSELQUIST 1998, NOWICKI et al. 2000, MADDEN 2001). Euglossinen leben in einer kognitiv ganz besonders anspruchsvollen Nische: Als Trap-liner (ACKERMAN et al. 1982) müssen sie eine Vielzahl von in Raum und Zeit verstreuten Nahrungsressourcen lokalisieren können. Die geno- und phänotypische Eignung eines Männchens zeigt sich deshalb vielleicht am verlässlichsten in einem direkten Abbild seiner individuellen Fouragiergeschichte, seinem umfangreichen und komplexen Duft! Neben Fouragier- und Überlebensfähigkeit könnte im männlichen Duft auch ein weiteres Kriterium der Eignung kommuniziert werden: die Artzugehörigkeit. Letzteres könnte die Wahrscheinlichkeit von extrem nachteiligen Hybridpaarungen verringern und wählerischen Weibchen neben indirekten Fitnessvorteilen (hohe Qualität der Nachkommen) auch direkten Nutzen bringen (kein Verlust von Gameten bzw. Ressourcen durch Vermeidung von Hybridzeugungen). Welche Eigenschaft der männlichen Duftphänotypen (Vielfalt, Menge, Spezifität) letztlich von Weibchen selektiert wird, kann nur experimentell durch Manipulation der männlichen Düfte und direkte Erfassung des Fortpflanzungserfolges aufgeklärt werden.

Literatur

- ACKERMAN, J.D. (1983): Diversity and seasonality of male euglossine bees (Hymenoptera: Apidae) in Central Panama. *Ecology*, 64, 274-283.
- ACKERMAN, J.D. (1989): Geographic and seasonal variation in fragrance choice and preferences of male euglossine bees. *Biotropica*, 21, 340-347.
- ACKERMAN, J.D., MESLER, M.R., LU, K.L. & MONTALVO, A.M. (1982): Food-foraging behavior of male Euglossini (Hymenoptera: Apidae): vagabonds or trapliners? *Biotropica* 14, 281-289.
- ANDERSSON, M. (1994): *Sexual Selection* Princeton University Press, New Jersey.
- ARMBRUSTER, W.S. (1993): Within-habitat heterogeneity in baiting samples of male euglossine bees: possible causes and implications. *Biotropica*, 25 122-128.
- ARMBRUSTER, W.S.et.al. (1989): Pollination of *Dalechampia magnolifolia* (Euphorbiaceae) by male euglossine bees. *Amer. J. Bot.*, 76 1279-1285.
- AYASSE, M., PAXTON, R.J. & TENGO, J. (2001): Mating behavior and chemical communication in the order hymenoptera. *Annual Review of Entomology*, 46, 31-78.
- CARDÉ, R.T. & BAKER, T.C. (1984): Sexual communication with pheromones. In: *Chemical Ecology of Insects* (eds W.J. BELL & R.T. CARDÉ), pp. 355-376. Chapman and Hall, London New York.

- DODSON, C.H. (1966): Ethology of some bees of the tribe Euglossini (Hymenoptera: Apidae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, 39, 607-629.
- DODSON, C.H. (1975): Coevolution of orchids and bees. In: *Coevolution of animals and plants* (eds. L.C. GILBERT & P.H. RAVEN), pp. 91-99. University of Texas Press, Austin.
- DODSON, C.H., DRESSLER, R.L., HILLS, H.G., ADAMS, R.M. & WILLIAMS, N.H. (1969): Biologically active compounds in orchid fragrances. *Science* 164 1243-1249.
- DRESSLER, R.L. (1982): Biology of the orchid bees (Euglossini). *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13, 373-394.
- DUFFIELD, R.M., WHEELER, J.W. & EICKWORT, G.C. (1984): Sociochemicals of bees. In: *Chemical ecology of insects* (eds. W.J. BELL & R.T. CARDE), pp. 387-428. Chapman & Hall, London & New York.
- EICKWORT, G.C. & GINSBERG, H.S. (1980): Foraging and mating behavior in Apoidea. *Ann. Rev. Ent.*, 25, 421-446.
- ELTZ, T., WHITTEN, W.M., ROUBIK, D.W. & LINSENMAYER, K.E. (1999): Fragrance collection, storage, and accumulation by individual male orchid bees. *Journal of Chemical Ecology*, 25 157-176.
- ELTZ, T., ROUBIK, D.W. & WHITTEN, W.M. (in press): Fragrances, male display and mating behaviour of *Euglossa hemichlora* - a flight cage experiment. *Physiological Entomology*.
- GERLACH, G. & SCHILL, R. (1991): Composition of orchid scents attracting euglossine bees. *Bot. Acta* 104, 379-391.
- GRACIE, C. (1993): Pollination of *Cyphomandra endopogon* var. *endopogon* (Solanaceae) by *Eufriesea* spp. (Euglossini) in French Guiana. *Brittonia*, 45, 39-46.
- HASSELQUIST, D. (1998): Polygyny in great reed warblers: A long-term study of factors contributing to male fitness. *Ecology*, 79, 2376-2390.
- HILLS, H.G., WILLIAMS, N.H. & DODSON, C.H. (1972): Floral fragrances and isolating mechanisms in the genus *Catasetum* (Orchidaceae). *Biotropica*, 4, 61-76.
- HÖLDOBLER, B. (1995): The chemistry of social regulation: multicomponent signals in ant societies. In: *Chemical ecology* (eds T. Eisner & J. Meinwald). National Academy Press, Washington.
- JANZEN, D.H., DeVRIES, P.J., HIGGINS, M.L. & KIMSEY, L.S. (1982): Seasonal and site variation in Costa Rican euglossine bees at chemical baits in lowland deciduous and evergreen forest. *Ecology*, 63, 66-74.
- KAISER, R. (1993): *The scent of orchids - olfactory and chemical investigations*. Hoffmann La Roche, Basel.

- KIESTER, R., LANDE, R. & SCHEMSKE, D.W. (1984): Models of coevolution and speciation in plants and their pollinators. *American Naturalist* 124, 220-243.
- KIMSEY, L.S. (1980): The behaviour of male orchid bees (Apidae, Hymenoptera, Insecta) and the question of leks. *Anim. Behav.*, 28, 996-1004.
- KIMSEY, L.S. (1984): The behavioural and structural aspects of grooming and related activities in euglossine bees (Hymenoptera: Apidae). *J. Zool.*, 204, 541-550.
- KNUDSEN, J.T., ANDERSSON, S. & BERGMANN, P. (1999): Floral scent attraction in *Geonoma macrostachys*, an understory palm of the Amazonian rain forest. *Oikos*, 85, 409-418.
- KOKKO, H., BROOKS, R., McNAMARA, J.M. & HOUSTON, A.I. (2002): The sexual selection continuum. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 269 1331-1340.
- LUNAU, K. (1992): Evolutionary aspects of perfume collection in male euglossine bees (Hymenoptera) and of nest deception in bee-pollinated flowers. *Chemoecology*, 3, 65-73.
- MADDEN, J. (2001): Sex, bowers and brains. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 268, 833-838.
- NORDEN, B.B. & BATRA, S.W.T. (1985): Male bees sport black mustaches for picking up parsnip perfume (Hymenoptera: Anthophoridae). *Proceedings of The Entomological Society Of Washington*, 87, 317-322.
- NOWICKI, S., HASSELQUIST, D., BENSCH, S. & PETERS, S. (2000): Nestling growth and song repertoire sire in great reed warblers: evidence for song learning as an indicator mechanism in mate choice. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 267, 2419-2424.
- PEARSON, D.L. & DRESSLER, R.L. (1985): Two-year study of male orchid bee (Hymenoptera: Apidae: Euglossini) attraction to chemical baits in lowland south-eastern Peru. *Journal of Tropical Ecology* 1, 37-54.
- PERUQUETTI, R.C. (2000): Function of fragrances collected by Euglossini males (Hymenoptera: Apidae). *Entomologia Generalis*, 25, 33-37.
- ROBERTS, D.R., ALECRIM, W.D., HELLER, J.M., ERHARDT, S.R. & LIMA, J.B. (1982): Male *Eufrosia purpurata*, a DDT-collecting bee in Brazil. *Nature*, 297, 62-63.
- ROUBIK, D.W. (1989): *Ecology and natural history of tropical bees* Cambridge University Press, New York.
- ROUBIK, D.W. & ACKERMAN, J.D. (1987): Long-term ecology of euglossine orchid bees (Apidae: Euglossini) in Panama. *Oecologia*, 73, 321-333.
- ROUBIK, D.W. & HANSON, P.E. (in press): *Orchid bees: biology and field guide*. In: BIO [national biodiversity institute] Press, Heredia, Costa Rica

- SAZIMA, M., VOGEL, S., COCUCCI, A. & HAUSNER, G. (1993): The perfume flowers of *Cyphomandra* (Solanaceae): pollination by euglossine bees, bellows mechanism, osmophores, and volatiles. *Pl. Syst. Evol.* 187, 51-88.
- SCHEMSKE, D.W. & LANDE, R. (1984): Fragrance collection and territorial display by male orchid bees. *Anim. Behav.*, 32, 935-937.
- STERN, D.L. (1991): Male territoriality and alternative male behaviors in the euglossine bee, *Eulaema meriana* (Hymenoptera: Apidae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, 64, 421-437.
- STERN, D.L. & DUDLEY, R. (1991): Wing buzzing by male orchid bees, *Eulaema meriana* (Hymenoptera: Apidae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, 64, 88-94.
- VOGEL, S. (1963): Das sexuelle Anlockungsprinzip der Catasetinen- und Stanhopeen-Blüten und die wahre Funktion ihres sogenannten Futtergewebes. *Österr. Bot. Z.* 110, 308-337.
- VOGEL, S. (1966): Parfümsammelnde Bienen als Bestäuber von Orchidaceen und *Gloxinia*. *Österr. Bot. Z.* 113, 302-361.
- WHITTEN, W.M., WILLIAMS, N.H., ARMBRUSTER, W.S., BATTISTE, M.A., STREKOWSKI, L. & LINDQUIST, N. (1986): Carvone oxide: an example of convergent evolution in euglossine pollinated plants. *Syst. Bot.* 11, 222-228.
- WHITTEN, W.M., YOUNG, A.M. & STERN, D.L. (1993): Nonfloral sources of chemicals that attract male euglossine bees (Apidae: Euglossini). *J. Chem. Ecol.* 19, 3017-3027.
- WHITTEN, W.M., YOUNG, A.M. & WILLIAMS, N.H. (1989): Function of glandular secretions in fragrance collection by male euglossine bees. *J. Chem. Ecol.* 15 1285-1295.
- WILLIAMS, N.H. (1982): The biology of orchids and euglossine bees. In: *Orchid biology: reviews and perspectives* (ed J. ARDITTI), pp. 119-171. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- WILLIAMS, N.H. & DODSON, C.H. (1972): Selective attraction of male euglossine bees to orchid floral fragrances and its importance in long distance pollen flow. *Evolution*, 26, 84-95.
- WILLIAMS, N.H. & DRESSLER, R.L. (1976): Euglossine pollination of *Spathiphyllum* (Araceae). *Selbeyana* 1, 349-356.
- WILLIAMS, N.H. & WHITTEN, W.M. (1983): Orchid floral fragrances and male euglossine bees: methods and advances in the last sesquidecade. *Biol. Bull.* 164, 355-395.
- WINSTON, M.L. (1992): Semiochemicals and insect sociality. In: *Insect chemical ecology - an evolutionary approach* (eds B.D. ROITBERG & M.B. ISMAN), pp. 315-333. Chapman & Hall, New York.

- ZAHAVI, A. (1975): Mate selection - a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, 53, 205-214.
- ZAHAVI, A. (1977): The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *Journal of Theoretical Biology*, 67, 603-605.

Thomas Eltz
AG Sinnesökologie
Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf
Universitätsstr. 1
D-40225 Düsseldorf
eltz@uni-duesseldorf.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf](#)

Jahr/Year: 2003

Band/Volume: [2002](#)

Autor(en)/Author(s): Eltz Thomas

Artikel/Article: [Duftakkumulation bei Prachtbienen \(Euglossini\): Mechanismen, Muster, offene Fragen 11-30](#)