

# Konkurrenz zwischen der einheimischen und der eingeschleppten Hornisse *Vespa crabro* und *Vespa velutina*: ein Vergleich potenziell relevanter lebensgeschichtlicher Merkmale

ALESSUNDRUCINI,<sup>1,\*</sup>†  FEDERICOCAPPA,<sup>1,†</sup>

IACOPOPETROCELLI,<sup>1,†</sup> IRENEPEPICIELLO,<sup>1</sup>

LAURABORTOLOTTI<sup>2</sup> und RITACERVO<sup>1</sup>  <sup>1</sup>Dipartimento di Biologia, Università di Firenze, Firenze, Italien und <sup>2</sup>CREA - Unità di ricerca di apicoltura e bachicoltura, Bologna, Italien

**Zusammenfassung.** 1. Invasive gebietsfremde Arten stellen eine große Bedrohung für die biologische Vielfalt dar. Zusätzlich zu Prädation und Parasitismus können einheimische Arten unter Konkurrenz leiden, wenn invasive gebietsfremde Arten eine ähnliche ökologische Nische besetzen.

2. Diese Studie konzentrierte sich auf die potenzielle interspezifische Interaktion zwischen zwei Hornissen: der asiatischen gelbbeinigen Hornisse, *Vespa velutina*, einer invasiven gebietsfremden Art, die vor kurzem in Europa angekommen ist, und der einheimischen europäischen Hornisse, *Vespa crabro*. Die beiden Arten teilen sich eine ähnliche ökologische Nische, und *V. velutina* breitet sich rasch in Europa aus, was darauf schließen lässt, dass *V. crabro* unter der Konkurrenz leiden könnte.

3. Unter kontrollierten Laborbedingungen wurden zwei lebensgeschichtliche Merkmale untersucht, die zu einem Wettbewerb zwischen den beiden Arten führen könnten: (i) die Fähigkeit der Arbeiterinnen, Nahrungsquellen zu finden, und ihre Flexibilität bei der Nutzung dieser Quellen (durch Tests zur Auswahl einzelner Nahrungsmittel und Erkundungstests); und (ii) die Widerstandsfähigkeit der Arbeiterinnen gegen Krankheitserreger (durch Tests zur Immunabwehr).

4. Die Ergebnisse zeigen, dass sich die trophischen Präferenzen beider Arten stark überschneiden, wobei die Honigbiene eine deutliche Präferenz für andere Insektenbeute und Nichtbeuteproteine aufweist. Beim Erkundungsverhalten der beiden Arten wurden keine Unterschiede festgestellt. Schließlich war die konstitutive antibakterielle Aktivität bei Arbeiterinnen der einheimischen Art größer als bei Arbeiterinnen der invasiven Hornisse.

5. Diese Laborstudie liefert eine erste Bewertung der Faktoren, die den Wettbewerb zwischen den Arbeiterinnen zweier Hornissenarten beeinflussen, unter kontrollierten Bedingungen und schlägt einen Rahmen vor, um das Ausmaß des Wettbewerbs und die Auswirkungen der eingeführten *V. velutina* auf die einheimische *V. crabro* in freier Wildbahn zu bewerten.

**Schlüsselwörter:** Verlust der biologischen Vielfalt, Immunität, interspezifischer Wettbewerb, invasive gebietsfremde Arten, Vespidae, gelbbeinige Hornisse.

## Einführung

Im "Zeitalter der Globalisierung" hat der zunehmende Handel zu biologischen Invasionen geführt (Meyerson & Mooney, 2007; Hulme, 2009), die schwerwiegende Folgen haben.

Korrespondenz: Alessandro Cini, Centre for Biodiversity and Environment Research, University College London, Gower Street, London WC1E 6BT, U.K. E-Mail: [cini.ales@gmail.com](mailto:cini.ales@gmail.com)

\*Aktuelle Adresse: Zentrum für Biodiversitäts- und Umweltforschung, University College London, Gower Street, London WC1E 6BT, UK.

†Diese Autoren haben gleichermaßen zu dieser Arbeit beigetragen.

ökologische und wirtschaftliche Auswirkungen auf der ganzen Welt. Invasive gebietsfremde Arten (IAS) sind in der Tat eine der größten Bedrohungen für die einheimische Tierwelt, die menschliche Gesundheit und die Lebensmittelsicherheit/-produktion (Clavero & Garcia-Berthou, 2005; Crawl *et al.*, 2008; Pejchar & Mooney, 2009; Butchart *et al.*, 2010; Vilà *et al.*, 2010, 2011), mit damit verbundenen wirtschaftlichen Auswirkungen, die jedes Jahr auf Hunderte von Milliarden Dollar (US) geschätzt werden (Pimentel *et al.*, 2005; Pyšek & Richardson, 2010). Insbesondere die Einschleppung und Ausbreitung von invasiven Arten gilt als eine der



Auswirkungen lässt sich durch die direkten Auswirkungen

Krankheitserreger wirken

der einheimischen Arten (Mooney & Cleland, 2001; Tompkins *et al.*, 2003; Gurevitch & Padilla, 2004; Clavero & Garcia-Berthou, 2005; Salo *et al.*, 2007). Die Einführung gebietsfremder Räuber und Parasiten/Pathogene außerhalb ihres natürlichen geografischen Verbreitungsgebiets kann neue ökologische Zusammenhänge schaffen, in denen die Anpassungsreaktionen einheimischer Beutetiere und Wirte möglicherweise nicht erfolgreich sind (Tompkins *et al.*, 2003; Strauss *et al.*, 2006; Salo *et al.*, 2007). In der Tat scheinen gebietsfremde Raubtiere und Parasiten relevante Auswirkungen auf heimische Arten zu haben (Kats & Ferrer, 2003; Gurevitch & Padilla, 2004; Salo *et al.*, 2007; Roy *et al.*, 2012; Nazzi & Le Conte, 2016).

Ein großer Effekt, der im Allgemeinen schwieriger vorherzusagen und zu bewerten ist, hängt mit dem Wettbewerb zusammen, der durch ökologische Wechselwirkungen zweiter Ordnung (z. B. indirekte Ausbreitung und Übertragung von Krankheitserregern oder Parasiten) oder durch den Wettbewerb um Raum und andere Ressourcen zwischen der invasiven Art und den einheimischen Arten (Ausbeutungswettbewerb; Reitz & Trumble, 2002; Duyck *et al.*, 2004) vermittelt wird. Das letzte Szenario tritt häufig auf, wenn die eingeführten invasiven Arten eine ökologische Nische besetzen, die derjenigen einer einheimischen Art sehr ähnlich ist (Prinzip des Konkurrenzausschlusses; Hardin, 1960). Beispiele für die ökologische Verdrängung und den Rückgang einheimischer Arten aufgrund von Nutzungskonkurrenz treten sowohl bei Pflanzen- als auch bei Tierarten, sowohl bei Wirbeltieren als auch bei wirbellosen Tieren, immer häufiger auf (Holway, 1999; Brown *et al.*, 2002; Duyck *et al.*, 2004; Gherardi & Cioni, 2004; Bevins, 2008; Strubbe & Matthysen, 2009; Vilà *et al.*, 2011). Nutzungskonkurrenz durch invasive Arten wird in der Tat als einer der Hauptfaktoren für die räumliche Verlagerung von Wirbellosen angesehen (Reitz & Trumble, 2002).

Das Verständnis der potenziellen lebensgeschichtlichen Merkmale, die dazu führen, dass einheimische und eingeführte Arten miteinander konkurrieren, ist daher wichtig, wenn wir die Konkurrenz und damit den Verlust der einheimischen biologischen Vielfalt verstehen, bewerten und verhindern bzw. verringern wollen.

Wir untersuchten die potenziellen lebensgeschichtlichen Merkmale, die den Wettbewerb zwischen zwei Hornissenarten beeinflussen: der einheimischen Europäischen Hornisse *Vespa crabro* Linnaeus, 1758 (Hymenoptera: Vespidae) und der kürzlich eingeschleppten invasiven *Vespa velutina* Lepetier, 1836 (Hymenoptera: Vespidae), auch bekannt als Gelbbeinige Hornisse.

*Vespa velutina* ist eine invasive Hornissenart, die ursprünglich aus Südostasien stammt (Monceau *et al.*, 2014a). Ihr Vorkommen wurde erstmals 2004 in Südfrankreich festgestellt (Haxaire *et al.*, 2006); seitdem hat sich die Art rasch in Frankreich und Europa ausgebreitet (Villemant *et al.*, 2006, 2011a; Rome *et al.*, 2009; Robinet *et al.*, 2016). Derzeit ist *V. velutina* in verschiedenen europäischen Ländern (z. B. Spanien, Portugal, Italien, Belgien und dem Vereinigten Königreich; Monceau *et al.*, 2014a, Robinet *et al.*, 2016) und auch in Gebieten zu finden, die nicht an die Invasionsfront angrenzen [z. B. die Balearen (S. Mar Leza, pers. Mitt.) und die Region Venetien in Italien (Bortolotti & Cervo, 2016)]. Auf der Grundlage von Klimaeignungsmodellen wurde das potenzielle Invasionsrisiko der Art (Villemant *et al.*, 2011a) für den größten Teil des europäischen Territoriums geschätzt.

Die größte Bedrohung geht von *V. velutina* für die Imkerei aus, da die Gelbbeinige Hornisse ein spezialisierter Räuber von

Honigbienen ist (Monceau *et al.*, 2014a). Diese Prädation kann im Sommer und Herbst intensiv sein und stellt eine weitere Bedrohung für die Honigbienenpopulationen dar, die in ganz Europa aufgrund mehrerer Faktoren bereits einen bemerkenswerten Rückgang verzeichnen (Goulson *et al.*, 2015). Zusätzlich zu den wirtschaftlichen Auswirkungen auf die Imkerei,

Die invasive Hornisse hat auch potenziell erhebliche ökologische Auswirkungen, da sie eine Vielzahl von Insektenarten erbeutet (Spradbery, 1973; Matsuura & Yamane, 1990), von denen einige (einschließlich Honigbienen) wertvolle Ökosystemdienstleistungen wie die Bestäubung erbringen, sowie potenzielle Auswirkungen auf die menschliche Gesundheit (Monceau *et al.*, 2014a), da eine Vergiftung mit *V. velutina* schwere allergische oder toxische Reaktionen hervorrufen kann, die zu Organversagen und Tod führen (Liu *et al.*, 2015).

Aufgrund der Konkurrenz um eine ähnliche ökologische Nische kann *V. velutina* auch eine Bedrohung für die einheimischen Hornissenarten darstellen. Die Europäische Hornisse, *V. crabro*, ist neben der Orientalischen Hornisse, *V. orientalis*, eine der beiden in Europa heimischen Hornissenarten. Die Art ist in ganz Europa verbreitet, im Gegensatz zu *V. orientalis*, die nur in den südlichen Ländern vorkommt. Europäische Hornissen haben einen sehr ähnlichen Lebenszyklus wie die Gelbschenkelhornisse (Matsuura & Yamane, 1990; Matsuura, 1991; Takahashi *et al.*, 2004; Monceau *et al.*, 2014a) (siehe Material und Methoden).

Ähnlichkeiten in den lebensgeschichtlichen Merkmalen führen zu mehreren Dimensionen des potenziellen Wettbewerbs zwischen der invasiven und der europäischen Art (Monceau *et al.*, 2015a). Der Wettbewerb um gemeinsame Ressourcen kann in zwei Hauptphasen des Hornissenlebenszyklus auftreten: bei der Koloniegründung (Frühjahr; Matsuura, 1991) und beim Wachstum der Kolonie (Spätsommer/Herbst; Matsuura, 1991). Während der Koloniegründung könnten die Gründerinnen der beiden Arten um Nistplätze konkurrieren (Edwards, 1980; Matsuura & Yamane, 1990; Matsuura, 1991), aber aufgrund der unterschiedlichen Nistgewohnheiten (siehe Material und Methoden) könnte die Konkurrenz um Nistplätze nur bei einer sehr hohen Populationsdichte von *V. velutina* relevant werden.

In der Phase des Koloniewachstums konkurrieren die

Arbeiterinnen der beiden Arten möglicherweise um zwei wichtige Aufgaben: die Nahrungssuche und die Abwehr von Krankheitsübertragungen.

Die Nahrungsbedürfnisse der erwachsenen Hornissen und ihrer Larven sind unterschiedlich, wobei sich die Erwachsenen hauptsächlich von Kohlenhydraten und die Larven von Proteinen ernähren (Raveret Richter, 2000). Die Fressfeinde sammeln hauptsächlich im Sommer und Herbst Eiweißquellen, um die sich entwickelnde Brut zu ernähren (Spradbery, 1973; Edwards, 1980). Das Sammeln von Proteinen nimmt während der Aufzucht der Geschlechtsorgane, insbesondere der Gynäen, zu, da diese mehr proteinhaltige Nahrung benötigen, um ihre Fettspeicher aufzubauen (Spradbery, 1973; Edwards, 1980; Monceau *et al.*, 2015a), wie dies auch bei anderen sozialen Wespen der Fall ist, bei denen die Qualität und Quantität der Fettkörper den Ernährungszustand und insbesondere die Proteinaufnahme während der Larvenentwicklung widerspiegelt (Hunt, 2007; Daugherty *et al.*, 2011). Sowohl *V. crabro* als auch

*V. velutina* ernährt sich von einer breiten Palette von Arthropoden (Spradbery, 1973; Matsuura & Yamane, 1990), wobei sie in Bienenstöcken Honigbienen bevorzugt (Matsuura & Yamane, 1990; Matsuura, 1991; Baracchi *et al.*, 2010; Monceau *et al.*, 2013a, 2014a, 2015a). Ihre ähnlichen Ernährungsgewohnheiten und die sich teilweise überschneidenden Phänologien deuten darauf hin, dass die beiden Arten wahrscheinlich um Nahrung konkurrieren (Monceau *et al.*, 2014a, 2015a). Es ist jedoch weitgehend unbekannt, inwieweit sich die Nahrungsspektren der beiden Arten überschneiden und ob sie in ähnlicher Weise auf dem Kontinuum zwischen Spezialisten und Generalisten angesiedelt sind. Tatsächlich wird berichtet, dass *V. velutina* sich auf die Beute von Honigbienen spezialisiert hat (Tan *et al.*, 2007, 2012), aber sowohl die Gelbbeinige Hornisse als auch die Europäische Hornisse sollten wahrscheinlich als Halbgeneralisten eingestuft werden (Matsuura, 1991; Monceau *et al.*, 2013b). Unter diesem Gesichtspunkt könnte jedes Merkmal, das die Effizienz bei der Nahrungssuche, -verarbeitung und -aufnahme erleichtert oder steigert

einen Vorteil für die eine Art gegenüber der anderen verschaffen. So unterscheiden sich beispielsweise Verhaltensmerkmale wie Kühnheit und Erkundungstrieb, von denen angenommen wird, dass sie bei der Koloniegründung eine wichtige Rolle spielen, zwischen den Gründerinnen der beiden Arten, was die Invasion von *V. velutina* begünstigt und es ihr möglicherweise ermöglicht, *V. crabro* zu verdrängen (Monceau *et al.*, 2015b).

Eine zweite große Herausforderung für das Überleben von Kolonien und die Verbreitung von Arten stellt der Druck durch Krankheitserreger dar. Soziale Insektenkolonien sind ein bevorzugtes Ziel für Parasiten- und Krankheitserregerinfektionen, da sie in der Regel aus einer großen Anzahl eng verwandter Individuen bestehen, die häufig miteinander interagieren, was die Verbreitung von Parasiten und Krankheitserregern unter den Kolonimitgliedern begünstigt (Cremer *et al.*, 2007). Darüber hinaus schafft das konstante innere Milieu, das in einem Nest einer sozialen Insektenart aufrechterhalten wird, um die Entwicklung der Brut zu fördern, optimale Bedingungen für das Wachstum von Krankheitserregern und Parasiten (Cremer *et al.*, 2007). Die Fähigkeit, Pathogeninfektionen zu widerstehen, ist daher ein entscheidendes Merkmal für den ökologischen Erfolg einer Art und zur Vorhersage ihres invasiven Potenzials (Traniello *et al.*, 2002; Lee & Klasing, 2004; Prenter *et al.*, 2004; Nadolski, 2013).

Die Rolle des Pathogendrucks bei der Entstehung biologischer Invasionen wird immer noch diskutiert, da invasive Arten entweder von der Abwesenheit spezialisierter Pathogene profitieren (die so genannte "Feindfreilassungshypothese" (Colautti *et al.*, 2004; Liu & Stiling, 2006) oder unter dem Vorhandensein von Pathogenen leiden, mit denen sie sich nicht gemeinsam entwickelt haben (Prenter *et al.*, 2004). Die Hypothese der "Evolution der erhöhten Konkurrenzfähigkeit" besagt, dass invasive Arten weniger Prädation und Parasitierung ausgesetzt sind als sympatrische einheimische Arten und daher Ressourcen von Verteidigung und Immunität auf Wachstum und Fruchtbarkeit umverteilen können, wodurch sie eine höhere Fitness erreichen (Lee & Klasing, 2004; Liu & Stiling, 2006; Manfredini *et al.*, 2013). Eine höhere individuelle antibakterielle Aktivität könnte für die Kolonie nicht nur im Falle reproduktiver Individuen, sondern auch im Falle steriler Arbeiterinnen von Vorteil sein. An den Hotspots der Futtersuche sind die Arbeiterinnen Krankheitserregern ausgesetzt (Durrer & Schmid-Hempel, 1994) und können neue Infektionen in die Kolonie einschleppen (Cremer *et al.*, 2007); ein stärkeres Immunsystem der Arbeiterinnen könnte daher die Effizienz der Kolonie bei der Futtersuche erhöhen und es den invasiven Hornissen ermöglichen, die einheimischen Arten zu verdrängen.

Hier haben wir die potenzielle Konkurrenz von *V. velutina* und *V. crabro* in diesen beiden Kontexten. Zunächst untersuchten wir, ob sich die Arbeiter der beiden Arten auf individueller Ebene in zwei Merkmalen unterscheiden, die sich auf das Auffinden und die Ausbeutung von Ressourcen auswirken könnten: (i) Kühnheit und Erkundungstendenzen, die wahrscheinlich mit der Fähigkeit der Art korrelieren, Nahrungsquellen schnell zu finden und auszubeuten; und (ii) die Vorliebe für verschiedene Nahrungsmittel, was wertvolle Informationen über die Nahrungsflexibilität der beiden Arten liefern könnte, um zu verstehen, wo sie im Kontinuum der Spezialisten/Generalisten einzuordnen sind, und um die Wahrscheinlichkeit zu bewerten, dass sie um

Nahrung konkurrieren. Anschließend verglichen wir die Immunitätsfähigkeit von *V. velutina* und *V. crabro*-Arbeiter durch eine immunologische Herausforderung, indem die individuelle antibakterielle Aktivität der beiden Arten als Stellvertreter verwendet wird.

Durch die Konzentration auf individuelle lebensgeschichtliche Merkmale unter kontrollierten Laborbedingungen, bei denen Störvariablen wie die Koloniegröße und der Brutbestand kontrolliert werden können, bietet dieser Beitrag einen ersten Einblick in die möglichen Faktoren, die den Wettbewerb zwischen diesen beiden Hornissenarten beeinflussen, und schlägt vor

einen Rahmen, den künftige Studien nutzen könnten, um das Ausmaß der Konkurrenz und die Auswirkungen der eingeschleppten gelbbeinigen Hornissen auf einheimische Hornissenarten in freier Wildbahn zu bewerten.

## Materialien und Methoden

### *Biologie der Arten*

*Vespa velutina* und *V. crabro* haben sehr ähnliche Lebenszyklen (Matsuura & Yamane, 1990; Matsuura, 1991; Takahashi *et al.*, 2004; Monceau *et al.*, 2015a). Einzelne Königinnen gründen ihre Kolonien im Frühjahr nach einer Überwinterungspause, die Kolonie wächst den ganzen Sommer über mit der Produktion von Tausenden von Arbeiterinnen, und im Spätsommer/Frühherbst werden neue Generationen von Geschlechtspartnern (d. h. Männchen und Gynäen) produziert. Die Paarung findet im Herbst statt, und eine neue Generation von begatteten Königinnen geht in den Winterschlaf (Matsuura & Yamane, 1990; Matsuura, 1991; Takahashi *et al.*, 2004; Monceau *et al.*, 2014a). Die Hauptunterschiede zwischen *V. velutina* und *V. crabro* liegen in der Länge des jährlichen Lebenszyklus, der bei der invasiven Art länger ist und von Februar/März bis November reicht, und in der Größe der Kolonie, wobei die Gelbbeinige Hornisse größere Nester baut, die durchweg eine höhere Anzahl von Individuen enthalten (Monceau *et al.*, 2015a). Während *V. crabro* ihr Nest in der Regel in engen Räumen wie Baumhöhlen baut (Edwards, 1980; Matsuura & Yamane, 1990), nistet *V. velutina* sowohl in engen als auch in offenen Räumen, wobei sie letztere offenbar bevorzugt (Monceau *et al.*, 2014a).

### *Probenahme und Aufzucht*

Die Arbeiterinnen von *Vespa velutina* und *V. crabro* schlüpften im Labor aus im Feld gesammelten Waben. *Vespa velutina*-Waben mit verschlossener Brut wurden in den Monaten Oktober und November 2015 in der Umgebung von Ventimiglia (Imperia, Ligurien, Italien) aus fünf Nestern gesammelt, die von örtlichen Imkern zusammengetragen wurden. Die Waben der *Vespa crabro* wurden in denselben Monaten in der Gegend um Florenz (Toskana, Italien) gesammelt, aus vier Nestern. Waben aus verschiedenen Nestern wurden beibehalten

bei  $26 \pm 2$  °C in getrennten Glaskäfigen ( $50 \times 50 \times 50$  cm). Die Arbeiterinnen wurden beim Schlüpfen eingesammelt, individuell mit einem Fleck auf dem Thorax mit Uni Posca® (Milano, Italien) markiert, wobei je nach Tag des Schlupfes und Herkunftsnest unterschiedliche Farben verwendet wurden, und in Gruppen von 10-15 I n d i v i d u e n in  $15 \times 15 \times 15$  cm große Glaskäfige mit Maschendrahtseite bei Raumtemperatur mit Wasser *nach Belieben* und Zucker als Nahrung überführt, bis Verhaltens- oder Immunversuche durchgeführt wurden. Am Ende der Versuche wurden alle Arbeiterinnen seziert, um ihren Arbeiterinnen-Phänotyp zu bestätigen, indem die Fettspeicher in ihrem Hinterleib überprüft wurden. Bei *V. velutina* können sich die Größe der Arbeiterinnen und der Gynäen weitgehend überschneiden, aber wie bei anderen Vespidenarten, die eine Winterdiapause durchlaufen, weisen die reproduktiven Gynäen gut entwickelte Fettkörper für die Überwinterung auf (Hanson & Olley, 1963; Spradbery, 1973; Perrard *et al.*, 2012), die auf der Innenseite ihrer Tergite und Sternite deutlich sichtbar sind, während Arbeiterinnen nur sehr geringe oder gar keine Fettdepots auf ihren Bauchsegmenten haben (Beani *et al.*, 2011; Cappa *et al.*, 2013). Zum Zeitpunkt der Verhaltensprüfung

Experimente oder Immunochallenge-Tests waren alle Arbeiterinnen beider Arten im Durchschnitt 8 Tage alt (*V. crabro*:  $8.620 \pm 5.454$ , Bereich 5 - 36; *V. velutina*:  $8.434 \pm 3.146$ , Bereich 5 - 20) und es gab keine signifikanten Altersunterschiede zwischen den beiden Arten (*t-Test*:  $t = 0.630$ ,  $P = 0.528$ ,  $n = 221$  vs. 252).

#### *Verhaltensprüfungen: Erkundungstendenz und Fütterungspräferenz*

*Tests zu Kühnheit und Erkundung.* Um das Erkundungsverhalten der Arbeiterinnen von *V. velutina* und *V. crabro* zu bewerten, haben wir zwei Verhaltensmerkmale (Kühnheit und Erkundung) gemessen, die bereits bei Königinnen der beiden Arten untersucht worden waren (Monceau *et al.*, 2015b). Die beiden Merkmale wurden gleichzeitig mit einer Freilandapparatur gemessen, die von der von Monceau *et al.* (2015b) verwendeten modifiziert wurde. Die Apparatur bestand aus einer Versuchsarena, die aus einer quadratischen, undurchsichtigen Akklimatisierungsbox ( $15 \times 15 \times 15$  cm) bestand, die über eine Falltür (Durchmesser 3 cm) mit einer Seite einer rechteckigen, durchsichtigen Testbox ( $32 \times 24 \times 16$  cm) verbunden war, die virtuell in 24 gleichwertige Abschnitte ( $8 \times 8 \times 8$  cm) unterteilt war. Jeder Teil der Apparatur wurde zwischen den Versuchen sorgfältig mit 96 %igem Ethanol gewaschen. Jede Arbeiterin (*V. velutina*,  $N = 22$ ; *V. crabro*,  $N = 21$ ) wurde vor dem Versuch 5 Minuten lang in der undurchsichtigen Box gehalten, um sich zu akklimatisieren; dann wurde die Falltür geöffnet, damit die Hornisse die Testbox 10 Minuten lang frei erkunden oder in die undurchsichtige Box als Rückzugsort zurückkehren konnte.

In Anlehnung an Monceau *et al.* (2015b) haben wir zwei Verhaltensweisen direkt (in Echtzeit) gemessen: (i) die Latenzzeit bis zum ersten Verlassen der Akklimatisierungsbox nach dem Öffnen der Falltür, die als Maß für die Kühnheit verwendet wurde (d. h. je niedriger der Wert, desto kühner das Individuum), und (ii) die Anzahl der besuchten Abschnitte, die als Maß für die Erkundung verwendet wurde (maximale Punktzahl = 24). Die Versuche wurden in der Mitte des Tages durchgeführt, von 11.00 bis 15.00 Uhr, wenn die Arbeiterinnen am aktivsten sind (A. Cini & F. Cappa, pers. Beob.). Jeweils eine Arbeiterin jeder Art wurde zur gleichen Zeit in einem von zwei identischen Freilandapparaten getestet.

*Versuche zur Nahrungspräferenz.* Um die Nahrungspräferenz und die Nahrungsflexibilität der Arbeiterinnen von *V. velutina* und *V. crabro* für verschiedene Nahrungsquellen zu bewerten, wurden Versuche zur Nahrungswahl durchgeführt. Einzelne Arbeiterinnen (*V. velutina*,  $N = 123$ ; *V. crabro*,  $N = 118$ ) wurden vor den Versuchen eine Stunde lang ohne Nahrung gehalten; dann wurde jede Arbeiterin in einen transparenten Kunststoffkäfig ( $20 \times 15 \times 14$  cm) gebracht und 10 Minuten lang akklimatisiert. Am Ende der Eingewöhnungszeit wurden verschiedene Futterquellen durch eine Schiebeschale ( $9 \times 3$  cm) in den Käfig eingeführt. Die Futterquellen wurden in kleinen zylindrischen Plastikbechern (Durchmesser 2,5 cm, Höhe 1 cm) auf dem Tablett an einem Ende des Käfigs präsentiert. Jede Futterquelle war 0,5 cm von der/den anderen entfernt. Die Arbeiterinnen wurden dann 10 Minuten lang beobachtet, und die Zeit, die sie mit dem Füttern/Manipulieren jedes Nahrungsmittels verbrachten, wurde direkt aufgezeichnet. Es wurden vier Versuche durchgeführt, drei mit

Eiweißködern und einer mit Zuckerködern. Jede Arbeiterin wurde nur einmal eingesetzt. In einem ersten Versuch wurde die Vorliebe der Arbeiterinnen für ein bestimmtes Beutetier, *Apis mellifera*-Honigbienen (die als tote, durch Einfrieren getötete Individuen präsentiert wurden), im Vergleich zu allgemeinen Proteinquellen untersucht: Gehacktes

Fleisch gegenüber Fisch (Thunfisch aus der Dose). Anschließend untersuchten wir die Vorliebe der Arbeiterinnen für die beiden eiweißhaltigen Nichtbeutetiere (Fleisch gegenüber Fisch) und für Honigbienen-Sammlerinnen im Vergleich zu einem anderen potenziellen Beutetier, der Papierwespe *Polistes dominula* (dargestellt als tote Individuen, die durch Einfrieren getötet wurden) - die Nester von *P. dominula* werden im Spätsommer/Frühherbst von *V. crabro* geplündert (R. Cervo, pers. Beob.), und sie gehört zu einer Gattung, die Teil der Nahrung einer anderen Hornisse, *Vespa tropica*, ist (Matsuura, 1991). Sowohl *A. mel-lifera* als auch *P. dominula* wurden im Feld (in der Umgebung von Florenz) bei der Nahrungssuche gesammelt. Schließlich untersuchten wir die Vorliebe der Arbeiterinnen für verschiedene Kohlenhydratquellen: Honig, Bienenbonbons (Saccharose und Maissirup, 3:1) und Trauben. Wir wählten Weintrauben als potenzielle Kohlenhydratquelle, weil europäische Hornissen und andere soziale Wespen häufig auf Trauben auf Nahrungssuche gesehen werden und sie in der Tat eine wichtige Rolle in der Ökologie von Hefestämmen zu spielen scheinen, die an der Herstellung von fermentierten Getränken beteiligt sind (Stefanini *et al.*, 2012, 2016). Die vier Versuche wurden zwischen 11.00 und 15.00 Uhr in einer zufälligen Reihenfolge durchgeführt. Die Probengrößen waren wie folgt (für *V. velutina* bzw. *V. crabro*): Fleisch, Fisch, Honigbiene:  $N = 31$  und  $N = 31$ ; Fleisch, Fisch: *V. velutina*,  $N = 30$  und  $N = 30$ ; Honigbiene, *Polistes* sp:  $N = 30$  und  $N = 33$ ; Honig, Honigbiene, Kandiszucker, Trauben:  $N = 30$  und  $N = 28$ .

#### Tests zur antibakteriellen Aktivität

Um die Fähigkeit von Hornissenarbeiterinnen der beiden Arten zu vergleichen, bakterielle Zellen aus ihrer Hämolymphe zu entfernen (d. h. bakterielle Clearance), wurden Arbeiterinnen beider Arten mit dem gramnegativen

Bakterium *Escherichia coli* injiziert, einem Immunauslöser, der üblicherweise zur Prüfung der antibakteriellen Aktivität bei Insekten verwendet wird (Yang & Cox-Foster, 2005; Manfredini *et al.*, 2010, 2013; Gätschenberger *et al.*, 2013; Cappa *et al.*, 2015; Polykretis *et al.*, 2016).

Wir haben uns für die Messung der bakteriellen Clearance als guten Indikator für die Immunität der Arbeiterinnen entschieden, da verschiedene Parameter, die mit der antimikrobiellen Immunantwort verbunden sind (z. B. Anzahl der Hämozyten, Phagozytose, Knötchenbildung, Phenoloxidase-Aktivität, Verkapselungsreaktion), bei der Immunität von Insekten korreliert zu sein scheinen (Gillespie *et al.*, 1997; Cotter & Wilson, 2002; Lambrechts *et al.*, 2004; Schmid-Hempel, 2005), und die Injektion von lebenden Bakterien bietet einen integrativen Überblick über die Aktivierung des Immunsystems eines Organismus (Charles & Killian, 2015). *Escherichia coli* kommt in *V. velutina* und *V. crabro* von Natur aus nicht vor, so dass wir sein Vorhandensein in unseren Hornissenarbeitern vor der künstlichen Infektion ausschließen konnten. Krankheitserreger wie *E. coli*, die wilde Insektenpopulationen nicht infizieren, werden häufig in Bioassays im Labor verwendet, um eine Immunreaktion auszulösen und die Produktion antimikrobieller Peptide zu induzieren (Gillespie *et al.*, 1997; Siva-Jothy *et al.*, 2005).

Um die infektiösen Bakterienzellen zu selektieren und den konkurrierenden Effekt durch andere mögliche Mikroorganismen zu minimieren, verwendeten wir den tetracyclinresistenten *E. coli*-Stamm XL1 Blue (Stratagene, La Jolla, Kalifornien). Die Bakterienkulturen wurden über Nacht aerob in Luria-Bertani (LB)-Komplexmedium (Miller, 1972) mit Tetracyclin in einer Konzentration von  $10 \mu\text{g ml}^{-1}$  bei  $37^\circ\text{C}$  in einem Schüttelinkubator gezüchtet. Nach dem Zentrifugieren wurden die Bakterien zweimal in phosphatgepufferter Kochsalzlösung (PBS) gewaschen, resuspendiert und mit PBS auf die gewünschte Konzentration verdünnt

( $\sim 1,5 \times 10^8$  Zellen  $\text{ml}^{-1}$ ). Die ungefähre Menge der Bakterienzellen in der Lösung wurde mit einem Hämocytozometer (Neubauer, Padova, Italien) bestimmt und durch Ausplattieren der Bakterienlösung auf LB-Agar (Verdünnungen  $10^{-6}$ ,  $10^{-7}$ ) und Zählen der koloniebildenden Einheiten (KBE), die über Nacht bei  $37^\circ\text{C}$  wuchsen, bestätigt. Jede Hornisse (*V. velutina*,  $N = 69$ ; *V. crabro*,  $N = 52$ ) wurde infiziert, indem  $1 \mu\text{l}$  des Inokulums, das  $\sim 1,5 \times 10^5$  Zellen enthielt, mit einer Hamilton™ (Bonaduz, Schweiz) Mikrospritze zwischen den zweiten und dritten Tergiten injiziert wurde (Yang & Cox-Foster, 2005). Vor der Injektion wurden die Arbeiterinnen in einem Kühlschrank abgekühlt (Temperatur  $4^\circ\text{C}$ ), um ihre Handhabung zu erleichtern. Nach der Infektion wurden die Arbeiterinnen in Gruppen von etwa 10 Tieren, getrennt nach Art und Herkunftskolonie, in Glaskäfige von  $15 \times 15 \times 15$  cm eingesetzt, die zuvor mit 96%igem Ethanol gespült worden waren und *ad libitum* Zuckerwürfel als Futter erhielten. Vierundzwanzig Stunden später, während derer die Hornissen unter kontrollierten Bedingungen gehalten wurden ( $20 \pm 2^\circ\text{C}$ , 55 % r.F.), wurde jede Arbeiterin nach dem Entfernen des Stachels und des Giftsacks in einen sterilen Plastikbeutel mit 10 ml PBS gegeben, um eine mögliche Verringerung der Keimzahl aufgrund des Vorhandenseins von antimikrobiellen Peptiden im Bienengift zu vermeiden (Baracchi *et al.*, 2011). Wir wählten den Zeitrahmen von 20 Stunden nach der bakteriellen Herausforderung, da dies ein weit verbreitetes Verfahren in Studien zur Insektenimmunität ist, da es einen Einblick in die schnelle Reaktion des Organismus auf eine mikrobielle Infektion bietet (Gillespie *et al.*, 1997; Siva-Jothy *et al.*, 2005; Charles & Killian, 2015). Jede Probe wurde dann mit einem Stomacher® (Worthing, West Sussex, U.K.) 400 Circulator bei 230 U/min für 10 Minuten bearbeitet, um den Hornissenkörper zu homogenisieren und die Hämolymphe und den Inhalt der inneren Organe im PBS zu extrahieren. Anschließend wurden  $0,1$  ml seriell verdünnte PBS-Suspensionen (Verdünnungen  $10^{-1}$ ,  $10^{-2}$ ) von jeder Probe auf LB-Festmedium mit Zusatz von Tetracyclin ( $10 \mu\text{g ml}^{-1}$ ) und über Nacht bei  $37^\circ\text{C}$  bebrütet. Die

Am folgenden Tag wurden die auf der Plattenoberfläche gewachsenen Kolonien gezählt, und die Anzahl der lebensfähigen Bakterien wurde als KBE pro Arbeiter ausgedrückt. Mindestens drei Kontrollhornissen pro Kolonie für jede Art (*V. velutina*,  $N = 12$ ; *V. crabro*,  $N = 12$ ) wurden mit  $1 \mu\text{l}$  PBS injiziert, homogenisiert und nach demselben Verfahren wie die mit *E. coli* infizierten Arbeiterinnen ausgeplattet, um sicherzustellen, dass keine anderen Bakterienstämme vorhanden sind, die auf unseren LB-Agarplatten mit zugesetztem Tetracyclin ( $10 \mu\text{g ml}^{-1}$ ) wachsen können.

Insgesamt wurden 121 Hornissen mit *E. coli* infiziert und ausgeplattet: 69

*V. velutina* Arbeiterinnen und 52 *V. crabro* Arbeiterinnen. Das Alter der Arbeiterinnen lag zwischen 3 und 14 Tagen nach dem Ausbruch, und aus jedem der acht Nester (vier für jede Art) wurden mindestens 10 Arbeiterinnen infiziert.

### Statistische Analyse

Um die Nicht-Unabhängigkeit der Daten zu berücksichtigen (d. h. Arbeiterinnen, die derselben Kolonie angehören), verwendeten wir einen Ansatz mit verallgemeinerten Schätzgleichungen (GEE), der das verallgemeinerte lineare Modell erweitert, um die Analyse korrelierter Beobachtungen,

wie z. B. geclusterte Daten, zu ermöglichen (Burton *et al.*, 1998), und der robust gegenüber Fehlspezifizierungen des Fehlerstrukturmodells und entspannter gegenüber Verteilungsannahmen ist (Overall & Tonidan-del, 2004; Hubbard *et al.*, 2010). Bei allen GEEs erfolgte die Modellauswahl auf der Grundlage des Kriteriums der "Quasi-Likelihood unter dem Unabhängigkeitsmodell" (QIC), indem die Modellparameter ausgewählt wurden, die den kleinsten QIC ergaben (Pan, 2001).

Wir bewerteten die Unterschiede in der Kühnheit und der Erkundungsaktivität zwischen den beiden Arten anhand der folgenden Modellparameter: Kühnheit oder Erkundungsaktivität als abhängige Variablen; Tweedie-Wahrscheinlichkeitsverteilung; Log-Link-Funktion; unabhängige Korrelationsmatrix; fester Effekt: Art; Subjekteffekt: Herkunftskolonie. Die Fütterungspräferenzen wurden für alle Experimente anhand der Zeit, die mit dem Fressen eines Köderartikels verbracht wurde, und der Latenzzeit bis zum ersten Köderartikel als abhängige Variablen bewertet. Im ersten Fall wurden die folgenden Modellparameter verwendet: Tweedie-Wahrscheinlichkeitsverteilung, Log-Link-Funktion, unabhängige Arbeitskorrelation, Spezies, Köder und deren Interaktion als feste Effekte, Herkunftskolonie und Individuum als Subjekteffekte. Im Falle der Latenz als abhängige Variable waren alle Parameter gleich, mit Ausnahme der Wahrscheinlichkeitsverteilung, die eine negative Binomialverteilung für das Honigbienen- versus Wespenexperiment und eine Gammaverteilung für alle anderen Experimente war. Der Einfluss der Spezies auf die antibakterielle Reaktion wurde unter Verwendung der logarithmisch transformierten KBE-Zahl als abhängige Variable, der Spezies als fester Effekt und der Herkunft des Bienenvolkes als Subjekteffekt sowie der folgenden Parameter bewertet: unabhängig arbeitende Korrelationsmatrix und Gamma-logarithmische Verteilung. Alle Analysen verwendeten einen modellbasierten Schätzer und eine Typ-III-Analyse. Die statistischen Analysen wurden in spss durchgeführt.

20.0 (SPSS, 2011) und PAST (Hammer *et al.*, 2001).

## Ergebnisse

### *Kühnheit und Entdeckergeist*

Weder Kühnheit noch Erkundungstendenzen unterschieden

© 2018 The Royal Entomological Society, *Ecological Entomology*, **43**, 351 - 362

sich zwischen

*V. velutina* und *V. crabro* Arbeiterinnen. Es gab weder einen Unterschied in der Latenzzeit bis zum ersten Verlassen der Akklimatisierungsbox nach dem Öffnen der Falltür noch in der Anzahl der besuchten Sektionen bei den Arbeiterinnen der beiden Arten (Kühnheit: Wald  $\chi^2 = 1,713$ , d.f. = 1,  $P = 0,191$ ; Exploration: Wald  $\chi^2 = 0,396$ , d.f. = 1,  $P = 0,529$ ; Abb. 1).

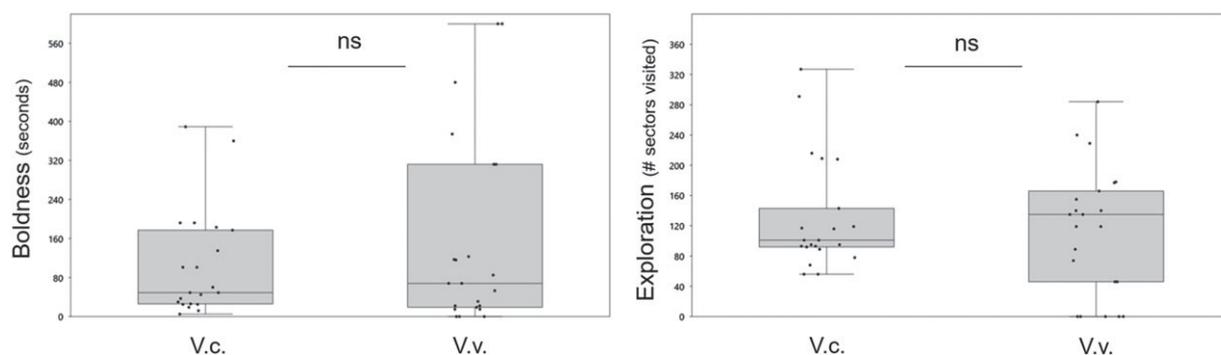
### *Fütterungspräferenzen*

z

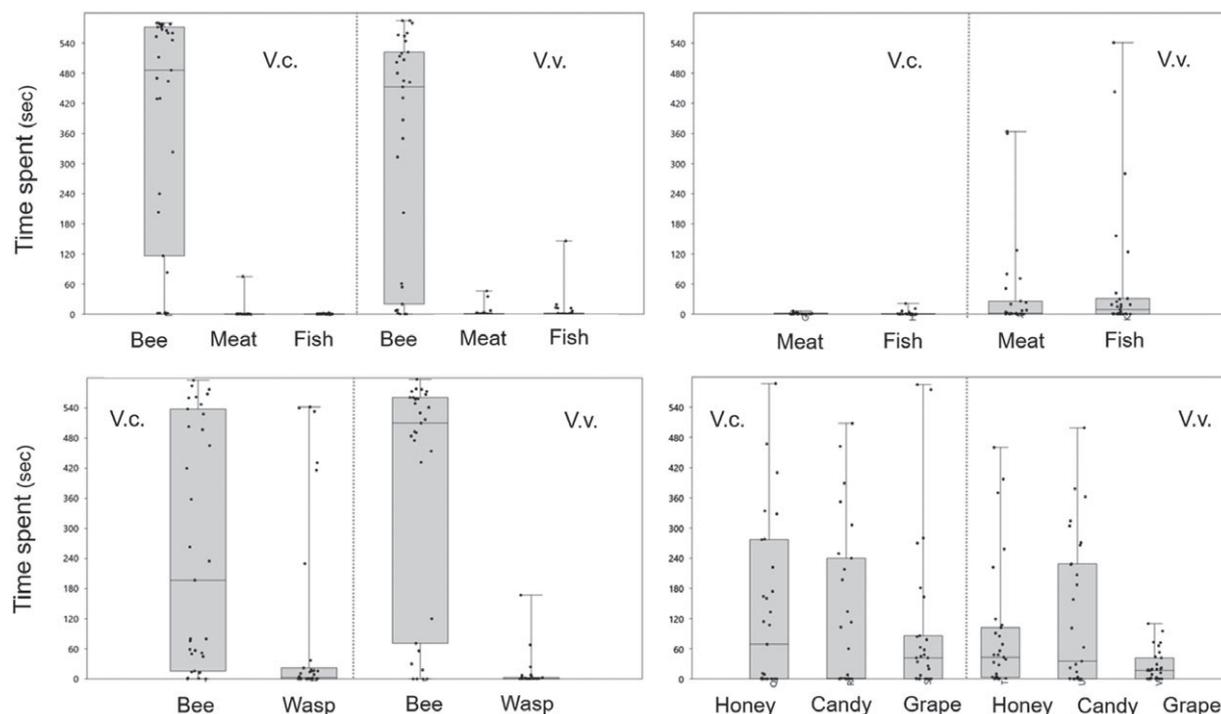
#### *Proteinquellen.*

**Fleisch, Fisch, Honigbiene.** Die Gesamtzeit, die mit dem Füttern von Eiweißgegenständen verbracht wurde, unterschied sich zwischen den Arten (Wald  $\chi^2 = 9,108$ , d.f. = 1,  $P = 0,003$ ), wobei *V. velutina* mehr Zeit mit Eiweißgegenständen verbrachte als *V. crabro* (Abb. 2, oben links). Die Zeit, die die Arbeiterinnen beider Arten mit den einzelnen Nahrungsmitteln verbrachten, unterschied sich je nach Art (Wald  $\chi^2 = 337,895$ , d.f. = 1,  $P < 0,001$ ), wobei beide Arten mehr Zeit mit der Fütterung von Honigbienen als mit Fisch oder Fleisch verbrachten (paarweise Vergleiche: Honigbiene gegen Fleisch,  $P > 0,001$ ; Honigbiene gegen Fisch,  $P > 0,001$ ; Fleisch gegen Fisch,  $P = 0,181$ ). Die Wechselwirkung zwischen Art und Köder war jedoch signifikant (Wald  $\chi^2 = 13,906$ , d.f. = 1,  $P = 0,001$ ), was darauf hindeutet, dass beide Arten zwar mehr Zeit auf Honigbienen verbrachten, *V. velutina* aber tendenziell mehr Zeit auf Fisch als auf Fleisch verbrachte, während bei *V. crabro* der umgekehrte Trend zu beobachten war (auch wenn dies nach Korrektur des Mehrfachvergleichs nicht signifikant war, Abb. 2, oben links).

Die Latenzzeit zum Erreichen der einzelnen Nahrungsmittel bestätigte das Muster, das sich bei der Fütterungszeit zeigte, wobei die Honigbiene von beiden Arten am schnellsten erreicht wurde (Wald  $\chi^2 = 356,477$ ,



**Abb. 1.** Kühnheit (Latenzzeit bis zum ersten Verlassen der Akklimatisierungsbox) und Erkundung (Anzahl der besuchten Abschnitte) von *Vespa velutina* (V.v.) und *Vespa crabro* (V.c.) Arbeiterinnen. Für jede Stichprobe stellen die Kästchen, die horizontalen Linien innerhalb der Kästchen und die kurzen horizontalen Linien ("Whisker") die 25-75%-Quartile, den Median bzw. die minimalen und maximalen Werte dar. ns, nicht signifikanter Vergleich. Siehe den Text für Details.



**Abb. 2.** Vergleich der Fütterungspräferenzen (für jeden Gegenstand aufgewendete Zeit) von *Vespa velutina* (V.v.) und *Vespa crabro* (V.c.) Arbeiterinnen. Für jede Stichprobe stellen die Kästchen, die horizontalen Linien innerhalb der Kästchen und die kurzen horizontalen Linien ("Whisker") die 25-75%-Quartile, den Median bzw. die minimalen und maximalen Werte dar. Siehe Abschnitt Ergebnisse für signifikante Vergleiche.

d.f. = 1,  $P < 0,001$ ; paarweise Vergleiche zwischen Honigbiene und Fleisch oder Fisch, für beide Arten, alle  $P < 0,001$ . Es gab jedoch einen signifikanten Effekt der Interaktion zwischen Art und Köder (Wald  $\chi^2 = 38,287$ , d.f. = 1,  $P < 0,001$ ), wobei *V. crabro* eine kürzere Latenzzeit für Fleisch als für Fisch zeigte und *V. velutina* das entgegengesetzte Muster aufwies (auch wenn keiner der paarweisen Vergleiche signifikant war,  $P > 0,100$ ). Es wurden keine Unterschiede zwischen den Arten bei der allgemeinen Latenzzeit für jedes Protein gefunden (Wald  $\chi^2 = 0,184$ , d.f. = 1,  $P = 0,668$ ).

Eine starke Vorliebe für Honigbienen wurde auch durch die Analyse der Anzahl der Wechsel von einem Nahrungsmittel zum anderen bestätigt. Wenn die Honigbiene als erstes Futter gefunden wurde, wechselten sowohl *V. crabro* als auch *V. velutina* zu anderen

(*V. crabro*: Anteil der Individuen, die von der Honigbiene zu Fleisch oder Fisch wechseln = 0,217, von Fleisch oder Fisch zur Honigbiene = 1,  $\chi^2 = 9,28$ , d.f. = 1,  $P = 0,002$ ; *V. velutina*: Anteil der Individuen, die von der Honigbiene zu Fleisch oder Fisch wechseln = 0,412, von Fleisch oder Fisch zur Honigbiene = 1,  $\chi^2 = 6,99$ , d.f. = 1,  $P = 0,008$ ).

**Honigbiene versus Polistes sp.** Die Zeit, die für jedes Beutetier aufgewendet wurde, unterschied sich sowohl bei *V. velutina* als auch bei *V. crabro*, wobei Arbeiterinnen beider Arten mehr Zeit auf *A. mellifera* Honigbienenköder verwendeten als auf *P. dominula* (Wald  $\chi^2 = 19,195$ , d.f. = 1,

$P < 0,001$ ; Abb. 2, unten links). Die Gesamtzeit, die für ein Beuteobjekt aufgewendet wurde, unterschied sich nicht zwischen den Arten (Wald  $\chi^2 = 0,575$ , d.f. = 1,  $P = 0,448$ ; Abb. 2, unten links). Die Interaktion zwischen Art und Köder war nicht signifikant (Wald  $\chi^2 = 1,107$ , d.f. = 1,  $P = 0,293$ ).

Die Latenzzeit zum Erreichen der einzelnen Nahrungsmittel bestätigte das Muster, das sich beim Zeitpunkt der Manipulation zeigte, wobei Honigbienen von beiden Arten am schnellsten erreicht wurden (im Gegensatz zu Wespen) (Wald  $\chi^2 = 73,624$ , d.f. = 1,  $P < 0,001$ ). Die allgemeine Latenzzeit war bei *V. velutina* deutlich geringer als bei *V. crabro* (Wald  $\chi^2 = 5,170$ , d.f. = 1,  $P = 0,023$ ). Die Interaktion zwischen Art und Köder war nicht signifikant (Wald  $\chi^2 = 1,711$ , d.f. = 1,  $P = 0,191$ ).

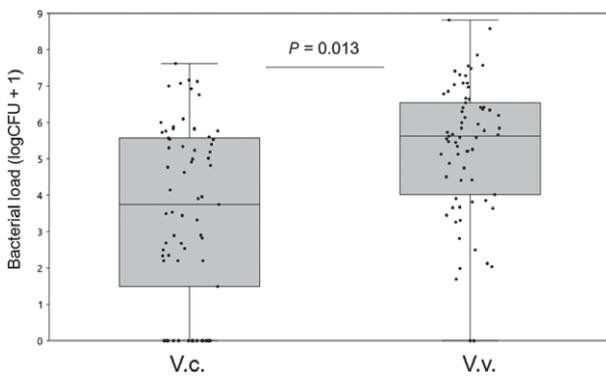
Die Bevorzugung der Honigbiene gegenüber der Wespe wurde für beide Arten auch durch den Vergleich der Anzahl der Wechsel von einem Nahrungsmittel zum anderen bestätigt, aber in diesem Fall war der Unterschied nur für *V. velutina* signifikant (Anteil der Individuen, die von der Honigbiene zur Wespe wechseln = 0,263, und von der Wespe zur Honigbiene = 0,889,  $\chi^2 = 7,26$ , d.f. = 1,  $P = 0,007$ ), aber nicht für *V. crabro* (Anteil der Individuen, die von der Honigbiene zur Wespe wechseln = 0,550, und von der Wespe zur Honigbiene = 0,846,  $\chi^2 = 1,92$ , d.f. = 1,  $P = 0,192$ ).

**Fleisch versus Fisch.** Bei den Versuchen mit Fleisch versus Fisch hatte die Tierart einen signifikanten Einfluss auf die Zeit, die mit dem Füttern der Gegenstände verbracht wurde (Wald  $\chi^2 = 271,327$ , d.f. = 1,  $P < 0,001$ ), wobei *V. velutina* mehr Zeit auf Ködern verbrachte als *V. crabro* (Abb. 2, oben rechts). Der Köder hatte nur einen leicht signifikanten Effekt (Wald  $\chi^2 = 4,124$ , d.f. = 1,  $P = 0,042$ ), wobei beide Arten mehr Zeit mit dem Fressen von Fisch als von Fleisch verbrachten (Abb. 2, oben rechts). Die Interaktion zwischen Art und Köder war nicht signifikant (Wald  $\chi^2 = 0,024$ , d.f. = 1,  $P = 0,876$ ). Die Analysen der Latenzzeit bestätigten die Ergebnisse insgesamt: Die Art hatte einen signifikanten Effekt (Wald  $\chi^2 = 4,423$ , d.f. = 1,  $P = 0,035$ ), mit *V. velutina* beginnt schneller als *V. crabro* mit der Nahrungsaufnahme. Weder der Köder noch die Interaktion zwischen Köder und Art hatten einen signifikanten Effekt (Wald  $\chi^2 = 0,031$ , d.f. = 1,  $P = 0,859$ ; Wald  $\chi^2 = 0,189$ , d.f. = 1,  $P = 0,664$ ). Dieses Muster wurde auch bestätigt, indem die Anzahl der Wechsel von einem Lebensmittel zu einem anderen verglichen wurde. Der Anteil der Fälle, in denen ein Individuum von einem Nahrungsmittel zu einem anderen wechselte, unterschied sich bei keiner Art, unabhängig davon, ob das erste gewählte Nahrungsmittel Fleisch oder Fisch war (*V. crabro*: Anteil der Individuen, die von Fleisch zu Fisch wechselten = 0,600, und von Fisch zu Fleisch = 0,444,  $\chi^2 = 0,05$ , d.f. = 1,  $P = 0,823$ ; *V. velutina*: Anteil der Individuen, die von Fleisch zu Fisch = 0,455, und von Fisch zu Fleisch = 0,714,  $\chi^2 = 0,820$ , d.f. = 1,  $P = 0,365$ ).

#### Kohlenhydratquellen

**Honig, Bienenbonbon, Trauben.** Die Arbeiterinnen der beiden Arten verbrachten unterschiedlich viel Zeit mit der Fütterung von Kohlenhydratprodukten (Wald  $\chi^2 = 8,525$ , d.f. = 1,  $P = 0,004$ ), wobei

*V. crabro* verbringt mehr Zeit auf Kohlenhydratködern als *V. velutina* (Abb. 2, unten rechts). Die Art des Köders hatte einen signifikanten Effekt (Wald  $\chi^2 = 13,666$ , d.f. = 1,  $P = 0,001$ ), wobei mehr Zeit für die Handhabung von Honig und Trauben als für Süßigkeiten aufgewendet wurde. Der Zusammenhang zwischen Art und Köder war jedoch signifikant (Wald  $\chi^2 = 7,053$ , d.f. = 1,  $P = 0,029$ ), was zeigt, dass *V. crabro* für alle Kohlenhydratquellen ähnlich viel Zeit aufwendet (alle paarweisen



**Abb. 3.** Vergleich der antibakteriellen Aktivität [Anzahl lebensfähiger Bakterien, ausgedrückt als koloniebildende Einheiten (KBE) pro Arbeiterinnen] von *Vespa velutina* (V.v.) und *Vespa crabro* (V.c.). Für jede Probe stellen die Kästchen, die horizontalen Linien innerhalb der Kästchen und die kurzen horizontalen Linien ("Whisker") die 25-75%-Quartile, den Medianwert bzw. den Minimal- und Maximalwert dar.

Vergleiche  $> 0,05$ ), während *V. velutina* mehr Zeit auf Honig und Trauben als auf Süßigkeiten verwendete (alle paarweisen Vergleiche,  $P < 0,005$ ). Die Analyse der Latenzzeit zeigte, dass sich die beiden Arten weder in der Gesamtlatenzzeit zum Erreichen von Kohlenhydratobjekten unterschieden (Wald  $\chi^2 = 0,592$ , d.f. = 1,  $P = 0,441$ ), noch hatte die Art des Köders einen Einfluss auf die Latenzzeit (Wald  $\chi^2 = 1,402$ , d.f. = 1,  $P = 0,496$ ). Schließlich wurde kein signifikanter Zusammenhang zwischen Art und Köder gefunden (Wald  $\chi^2 = 1,964$ , d.f. = 1,  $P = 0,375$ ).

Die Arbeiterinnen der beiden Arten zeigten signifikant unterschiedliche Reaktionen auf eine *E. coli*-Infektion (Abb. 3). *Vespa crabro* Arbeiterinnen hatten eine signifikant höhere antibakterielle Reaktion (oder Bakterienfreiheit) als *V. velutina* Arbeiterinnen (Wald  $\chi^2 = 6,165$ , d.f. = 1,  $P = 0,013$ ). Die im Homogenat der einheimischen Hornissen gefundenen Bakterienmengen waren deutlich geringer als die der invasiven Gelbschenkelhornissen (Abb. 3). In den Platten der PBS-injizierten Proben beider Arten wurden keine Bakterien nachgewiesen. Es gab keine Korrelation zwischen dem Alter der Arbeiterinnen und dem individuellen Bakterienaufkommen (Spearman  $\rho = 0,154$ ,  $N = 121$ ,  $P = 0,091$ ).

## Diskussion

Unsere Ergebnisse zeigen ein ähnliches Muster des Erkundungsverhaltens und eine deutliche Überschneidung der Nahrungspräferenzen bei Arbeiterinnen der beiden Hornissenarten, was darauf hindeutet, dass die invasive *V. velutina* ein potenzieller Konkurrent für die Europäische Hornisse sein könnte, zumindest was die Nahrungssuche und den Verbrauch oder die Ausbeutung von Nahrungsquellen betrifft. Was das Erkundungsverhalten anbelangt, so wurde im Gegensatz zu den früheren Ergebnissen für die Königinnen der beiden Arten (Monceau *et al.*, 2015b) festgestellt, dass *V. velutina*-Königinnen mutiger sind und eher zur Ausbeutung neigen als *V. crabro*-Königinnen, während die Arbeiterinnen sowohl in Bezug auf die Kühnheit als auch auf die Erkundungsaktivität ähnlich sind. Die vergleichbaren Erkundungstendenzen der Hornissenarbeiterinnen der beiden Arten könnten darauf zurückzuführen sein, dass die Arbeiterinnen, da ihre Aufgaben hauptsächlich

Die Arbeiterinnen, deren Aufgabe es ist, Baumaterial und Nahrung bereitzustellen (und die daher in der Regel räumlich näher an der Kolonie sind), stehen unter einem geringeren Ausbreitungsdruck als der Phänotyp der Gründerin. Die Ergebnisse bezüglich der Phänotypen der Gründerin und der Arbeiterin lassen vermuten, dass der Wettbewerb zwischen den beiden Arten ein zweistufiger Prozess sein könnte: *V. velutina* könnte *V. crabro* während der Koloniegründung aufgrund der höheren Erkundungstendenz der Königinnen überflügeln, und später könnte sie *V. crabro* bei der Ressourcenausbeutung im Sommer und Herbst aufgrund ihrer Futtersuchstrategie überflügeln, bei der eine große Anzahl von Futtersuchern patrouilliert und Nahrungsquellen verteidigt (Tan *et al.*, 2007; Monceau *et al.*, 2014b), und nicht aufgrund individueller Unterschiede in Bezug auf Kühnheit und Erkundungsverhalten.

Verhaltensprüfungen zur Untersuchung der Nahrungspräferenzen zeigten deutlich, dass die Arbeiterinnen sowohl der invasiven als auch der einheimischen Hornissen Honigbienenbeute gegenüber anderen potenziell verfügbaren Proteinquellen bevorzugen. Eine solche Vorliebe ist recht interessant, da sie eine recht offensichtliche Spezialisierung des Fressverhaltens beider Arten auf die Beute der Honigbiene *A. mellifera* *unterstreicht*, obwohl beide Arten als Semispezialisten gelten (Matsuura, 1991). Frühere Arbeiten deuteten darauf hin, dass Honigbienen ein Drittel bis zwei Drittel des Nahrungsproteins von *V. velutina* ausmachen könnten (Villemant *et al.*, 2011b), aber es wurde angenommen, dass der Anteil vom Neststandort und der Umgebung abhängt (Villemant *et al.*, 2011b; Monceau *et al.*, 2014a). Daher ist es wahrscheinlich, dass Hornissen beider Arten bei Verfügbarkeit von Bienenstöcken ihre Futtersuche auf die bevorzugte Beute konzentrieren und damit die Wahrscheinlichkeit eines Wettbewerbs erhöhen würden. Honigbienenvölker stellen eine hervorragende Proteinquelle für ein wachsendes Hornissennest dar (Ono *et al.*, 1995); die hohe Konzentration an potenzieller Beute und das Fehlen wirksamer Verteidigungsstrategien (Tan *et al.*, 2012, 2013; Arca *et al.*, 2014) könnten die von den Arbeiterinnen in unseren Versuchen gezeigten Nahrungspräferenzen erklären.

Die Ergebnisse unserer Laborversuche spiegeln sich in der intensiven Prädation wider, die im Freiland für beide Arten, insbesondere aber für die Gelbfußhornisse, an Bienenstöcken beobachtet wurde (Tan *et al.*, 2007, 2012; Baracchi *et al.*, 2010; Monceau *et al.*, 2013a, 2013b, 2014b). Das ähnliche Muster der Erkundungsaktivitäten und die sich überschneidende Vorliebe für Honigbienenbeute, die bei unseren Laborversuchen für beide Arten beobachtet wurden, untermauern die Hypothese eines möglichen Wettbewerbs um die bevorzugte Nahrungsquelle (d. h. Honigbienen) zwischen einheimischen und invasiven Hornissen im Feld. In Anbetracht der unterschiedlichen Prädationsstrategien der beiden Arten im Freiland (Tan *et al.*, 2007; Baracchi *et al.*, 2010; Monceau *et al.*, 2013b, 2014b) ist die Tatsache, dass sich *A. mellifera* zumindest bis zu einem gewissen Grad gegen Angriffe von *V. crabro* verteidigen kann (Baracchi *et al.*, 2010), aber nicht in der Lage ist, Angriffe von *V. velutina* abzuwehren (Arca *et al.*, 2014), und die Tatsache, dass *V. velutina* sowohl in Bezug auf die Koloniedichte als auch die Koloniegröße *V. crabro* drastisch übertrifft (Monceau *et al.*, 2014b; Monceau & Thiéry, 2016), lässt erwarten, dass die einheimische Europäische Hornisse leicht von der invasiven Art verdrängt werden kann.

Während *V. crabro* einen relativ geringen Raubdruck auf Honigbienen ausübt, da nur wenige Hornissen in den

Bienenstöcken patrouillieren, um Bienen zu fangen (Baracchi *et al.*, 2010), hat sich *V. velutina* darauf spezialisiert, Honigbienen, die zu ihrem Nest zurückkehren, zu beuten (Tan *et al.*, 2007), was einen viel höheren Raubdruck bedeutet.

Druck auf Bienenstöcke, wobei Dutzende von Hornissenjägern an den Eingängen der Bienenstöcke patrouillieren (Tan *et al.*, 2007; Monceau *et al.*, 2013b, 2014a).

Die Vorliebe für Honigbienen wurde für beide Arten auch dann bestätigt, wenn die bevorzugte Beute mit alternativen Hymenoptera-Beuteobjekten (Polistes-Wespen) angeboten wurde. Die höhere Anziehungskraft der Arbeiterinnen beider Arten auf die Beute von Honigbienen könnte dadurch erklärt werden, dass die relativ kleinen Kolonien von Papierwespen und die geringe Anzahl von Polistes-Foragern, die im Feld angetroffen wurden, für Hornissen eine weniger wertvolle Proteinquelle darstellen, insbesondere wenn Honigbienen als Beute zur Verfügung stehen.

Es ist unwahrscheinlich, dass die Vorliebe für Honigbienen und in geringerem Maße für Wespen auf das Vorhandensein der Hämolymphe der Beute zurückzuführen ist, die von Hornissen als Zuckerbelohnung angesehen werden könnte, denn wenn Hornissen von Bienen (oder Wespen) nur (oder hauptsächlich) wegen des Zuckergehalts ihrer Hämolymphe angelockt würden, würden wir nicht erwarten, dass Hornissen ihre Beute so manipulieren, wie sie es normalerweise bei der Nahrungssuche tun, indem sie Köpfe und Beine entfernen und den Thorax tragen, ein Verhaltensmuster, das sehr deutlich war.

In Abwesenheit des bevorzugten Beutetieres verzehrten die Arbeiterinnen von *V. velutina* sowohl die Fleisch- als auch die Fischköder deutlich häufiger als die von *V. crabro*. Die höhere Fütterungsrate für allgemeine Proteinquellen bei der Gelbbeinigen Hornisse ist ein Merkmal, das bei anderen opportunistischen räuberischen Arten zu finden ist und ihren Invasionserfolg begünstigt (Rehage *et al.*, 2005; Eloranta *et al.*, 2011; Almeida *et al.*, 2012), und könnte die aggregierte Verteilung von Nestern der Gelbbeinigen Hornisse erklären, die auf lokaler Ebene in anthropogenen Gebieten an der Meeresküste in der Nähe von Fischereiaktivitäten beobachtet wurde (Monceau & Thiéry, 2016). Invasive Vespiden sind

häufig opportunistische Fresser und werden von Meeresfrüchten angezogen, die als Köder in Fallen verwendet werden können (Spradbery, 1973; Edwards, 1980; Matsuura & Yamane, 1990; Pereira *et al.*, 2013; Monceau *et al.*, 2014a, 2015a; Unelius *et al.*, 2014). Die Anziehungskraft von *V. velutina* auf charakteristische Gerüche von Meeresfrüchten, wie z. B. p-Xylol (Couto *et al.*, 2014), einem Bestandteil von Fischgerüchen (Piveteau *et al.*, 2000; Grigorakis *et al.*, 2003; Varlet *et al.*, 2006), könnte die höhere Fütterungsrate von *V. velutina*-Arbeitern in unseren Versuchen gegenüber allgemeinen Proteinquellen erklären. Die dramatische Vorliebe von *V. velutina* für Honigbienenköder gegenüber Fleisch- und Fischködern deutet jedoch eindeutig darauf hin, dass Fallen mit Fleisch- oder Fischködern möglicherweise wenig wirksam sind, wenn sie in oder in der Nähe von Bienenstöcken eingesetzt werden.

Interessanterweise zeigten die Arbeiterinnen von *V. crabro* eine höhere Fütterungsrate in Bezug auf Kohlenhydratquellen als die Arbeiterinnen von *V. velutina*. Eine mögliche Erklärung liegt in möglichen Unterschieden in der Physiologie und Morphologie der beiden Arten sowie in dem Größenunterschied zwischen ihnen, wobei *V. crabro* größer ist als

*V. velutina* (Monceau *et al.*, 2014a). Unabhängig von der Erklärung scheint dieser Unterschied, bei dem die Arbeiterinnen der invasiven Art mehr Zeit mit Proteinquellen verbringen und die einheimischen Hornissenarbeiterinnen mehr Kohlenhydrate konsumieren, die Fähigkeit der invasiven Art, die einheimische Art bei der Nahrungssuche zu übertreffen, weiter zu unterstreichen. Während die Arbeiterinnen nämlich Proteine sammeln und verarbeiten, um die sich entwickelnde Brut im Nest zu ernähren, nutzen die Erwachsenen Kohlenhydrate, um ihren Energiebedarf zu decken.

Insgesamt deuten unsere Laboruntersuchungen zum Fressverhalten darauf hin, dass die Arbeiterinnen von *V. velutina* eher dazu neigen sollten, Proteine mit geringerem Energiebedarf zu nutzen und zu sammeln als *V. crabro*

Arbeiterinnen, und beide Merkmale sollten eine höhere Effizienz bei der Nahrungssuche bei Arbeiterinnen der Gelbschenkelhornisse unterstreichen.

Was die individuelle Immunität anbelangt, so zeigten die Ergebnisse unserer Immunprobe, dass die Arbeiterinnen der einheimischen Art in Bezug auf die Fähigkeit, Bakterien aus ihrer Hämolymphe zu entfernen, deutlich immunkompetenter waren als die Arbeiterinnen von *V. velutina*. Die geringere Immunkompetenz der Arbeiterinnen von *V. velutina* könnte mit einem höheren Grad an Inzucht bei der invasiven Art im Vergleich zur einheimischen Art in Verbindung stehen, was auf einen Invasionsflaschenhals zurückzuführen ist (Darrouzet *et al.*, 2015), obwohl dies bei Inzuchtpopulationen von Honigbienen nicht beobachtet wird, die eine ähnliche Immunreaktion aufweisen wie Outbred-Populationen (Lee *et al.*, 2013). Unsere Ergebnisse scheinen jedoch die Hypothese der "Evolution einer erhöhten Konkurrenzfähigkeit" zu unterstützen (Lee & Klasing, 2004; Liu & Stiling, 2006). Wenn die Arbeiterinnen der Gelbbeinigen Hornisse ihre natürlichen Feinde hinter sich ließen, konnten sie es sich leisten, ihre Ressourcen in andere Aktivitäten statt in Immunität zu investieren. Ein weniger kostspieliges Immunsystem könnte den individuellen Energiebedarf senken und den geringeren Verbrauch von energiereichen Kohlenhydratquellen im Vergleich zu *V. crabro*-Arbeiterinnen erklären, der in unseren Versuchen zu den trophischen Gewohnheiten beobachtet wurde.

Insgesamt hebt unsere Laborstudie eine Reihe potenziell relevanter lebensgeschichtlicher Merkmale hervor, die es den Arbeiterinnen der invasiven Asiatischen Hornisse ermöglichen könnten, die Arbeiterinnen der einheimischen Art im wahrscheinlichen Fall von Konkurrenz während der Phase des Koloniewachstums zu übertreffen, wenn die Arbeiterinnen unablässig außerhalb des Nestes nach Nahrung und Nestbaumaterial suchen.

Obwohl sich die Arbeiterinnen der beiden Arten im Hinblick auf ihr Erkundungsverhalten ähneln, zeigten die Arbeiterinnen von *V. velutina* unter standardisierten Laborbedingungen eine höhere Fähigkeit bei der Ausbeutung von Proteinquellen, die für die Versorgung der Kolonie von entscheidender Bedeutung sind, bei offensichtlich geringerem Energiebedarf als die Arbeiterinnen von *V. crabro*. Berücksichtigt man auch die oben erwähnten Unterschiede in den räuberischen Strategien der beiden Arten im Freiland, erscheint es plausibel, dass die einheimische Hornissenart an den Hotspots der Nahrungssuche leicht von der invasiven Art verdrängt werden könnte.

Die Ergebnisse dieser Studie bieten neue Einblicke in die Biologie der invasiven Gelbbeinigen Hornisse und bilden eine Grundlage für die Bewertung ihrer Auswirkungen auf potenzielle einheimische Konkurrenten im Freiland. Bei der Untersuchung der Konkurrenz können zwei komplementäre Ansätze verfolgt werden: ein Top-Down-Ansatz, bei dem Belege für die Konkurrenz gesammelt und versucht wird, die potenziellen Einflussfaktoren zu bestimmen, und ein Bottom-Up-Ansatz, bei dem aus dem Vergleich von lebensgeschichtlichen Merkmalen auf die potenzielle Konkurrenz geschlossen wird. Während der Top-down-Ansatz den Vorteil hat, dass er die Größenordnung und die Richtung des Wettbewerbs auf der Grundlage von Feldstudien aufzeigt, hat der in unserer Studie angewandte Bottom-up-Ansatz das Potenzial, einen möglichen Wettbewerb aufzudecken, noch bevor offensichtliche Auswirkungen erkannt werden, so dass die Forscher handeln können, bevor der Wettbewerb auftritt.

Dies ist besonders wertvoll im Fall von kürzlich eingetroffenen und sich schnell ausbreitenden IAS wie *V. velutina* in Europa.

## Danksagung

Wir danken F. Zagni, N. Lanteri und dem Imkerverband Apilgurien für ihre unschätzbare Hilfe bei der Sammlung von

*V. velutina*-Proben, und allen Teilnehmern des Velutina-Projekts für die aufschlussreichen Diskussionen. Wir danken auch Entomon für die Unterstützung bei der Sammlung von *V. crabro*-Proben. RC wurde von der Università degli studi di Firenze im Rahmen des Projekts "Le specie invasive come minaccia alla biodiversità autoctona: un approccio multidisciplinare per lo studio delle abilità competitive di due specie aliene di insetti sociali" finanziell unterstützt. AC erhielt einen Zuschuss von der UNAPI über das Projekt "Studio su aspetti fondamentali della biologia e del comportamento della *Vespa velutina* come base per la messa a punto di strategia di lotta" und FC über das Projekt ALIEM (Action pour Limiter les risques de diffusion des espèces Introduites Envahissantes en Méditerranée), finanziert durch das "Programma Interreg Italia-Francia Marittimo 2014-2020. -La cooperazione al cuore del Mediterraneo", Achse II.

AC, FC, IP und RC konzipierten und gestalteten die Untersuchung. AC, FC, IP und IP sammelten die Daten. AC analysierte die Daten. AC und FC verfassten das Manuskript. LB und RC stellten Material, Einrichtungen und Reagenzien zur Verfügung. Alle Autoren lasen und genehmigten das Manuskript. Die Autoren erklären, dass sie sich in keinem Interessenkonflikt befinden.

## Referenzen

Almeida, D., Almodóvar, A., Nicola, G.G., Elvira, B. & Grossman, G.D. (2012) Trophische Plastizität des invasiven juvenilen Wolfsbarsches *Micropterus salmoides* in iberischen Flüssen.

*Fisheries Research*, **113**, 153 - 158.

- Arca, M., Papachristoforu, A., Mougel, F., Rortais, A., Monceau, K., Bonnard, O. *et al.* (2014) Defensive behaviour of *Apis mellifera* against *Vespa velutina* in France: testing whether European honeybees can develop a effective collective defence against a new predator. *Behavioural Processes*, **106**, 122 - 129.
- Baracchi, D., Cusseau, G., Pradella, D. & Turillazzi, S. (2010) Verteidigungsreaktionen von *Apis mellifera ligustica* gegen Angriffe der Europäischen Hornisse *Vespa crabro*. *Ethology Ecology Evolution*, **22**, 281 - 294.
- Baracchi, D., Francese, S. & Turillazzi, S. (2011) Beyond the antipredatory defence: honey bee venom function as a component of social immunity. *Toxicon*, **58**, 550 - 557.
- Beani, L., Dallai, R., Mercati, D., Cappa, F., Giusti, F. & Manfredini, F. (2011) When a parasite breaks all the rules of a colony: morphology and fate of wasps infected by a strepsipteran endoparasite. *Animal Behaviour*, **82**, 1305 - 1312.
- Bevins, S.N. (2008) Invasive Stechmücken, Larvenkonkurrenz und indirekte Auswirkungen auf die Vektorkompetenz einheimischer Stechmückenarten (Diptera: Culicidae). *Biologische Invasionen*, **10**, 1109 - 1117.
- Bortolotti, L. & Cervo, R. (2016) La *Vespa velutina* è arrivata in Veneto. *Apitalia*, **12**, 8 - 10.
- Brown, B.J., Mitchell, R.J. & Graham, S.A. (2002) Competition for pollination between an invasive species (purple loosestrife) and a native congener. *Ökologie*, **83**, 2328 - 2336.
- Burton, P., Gurrin, L. & Sly, P. (1998) Extending the simple linear regression model to account for correlated responses: an introduction to generalized estimating equations and multi-level mixed modelling. *Statistik in der Medizin*, **17**, 1261 - 1291.
- Butchart, S.H., Walpole, M., Collen, B., Van Strien, A., Scharlemann, J.P., Almond, R.E. *et al.* (2010) Global biodiversity: indicators of recent declines. *Wissenschaft*, **328**, 1164 - 1168.
- Cappa, F., Bruschini, C., Cervo, R., Turillazzi, S. & Beani, L. (2013) Males do not like the working class: male sexual preference and

- Erkennung funktionaler Kasten bei einer primitiven eusozialen Wespe. *Animal Behaviour*, **86**, 801 - 810.
- Cappa, F., Beani, L., Cervo, R., Grozinger, C. & Manfredini, F. (2015) Testing male immunocompetence in two hymenopterans with different levels of social organization: 'live hard, die young?'. *Biological Journal of the Linnean Society*, **114**, 274 - 278.
- Charles, H.M. & Killian, K.A. (2015) Response of the insect immune system to three different immune challenges. *Journal of Insect Physiology*, **81**, 97 - 108.
- Clavero, M. & Garcia-Berthou, E. (2005) Invasive Arten sind eine Hauptursache für das Aussterben von Tieren. *Trends in Ecology and Evolution*, **20**, 110.
- Colautti, R.I., Ricciardi, A., Grigorovich, I.A. & MacIsaac, H.J. (2004) Erklärt sich der Invasionserfolg durch die Hypothese der Freisetzung von Feinden? *Ecology Letters*, **7**, 721 - 733.
- Cotter, S.C. & Wilson, K. (2002) Vererbbarkeit der Immunfunktion bei der Raupe *Spodoptera littoralis*. *Heredity*, **88**, 229 - 234.
- Couto, A., Monceau, K., Bonnard, O., Thiéry, D. & Sandoz, J.C. (2014) Olfactory attraction of the hornet *Vespa velutina* to honeybee colony odors and pheromones. *PLoS ONE*, **9**, e115943.
- Cremer, S., Armitage, S.A. & Schmid-Hempel, P. (2007) Social immunity. *Current Biology*, **17**, R693 - R702.
- Crowl, T.A., Crist, T.O., Parmenter, R.R., Belovsky, G. & Lugo, A.E. (2008) The spread of invasive species and infectious disease as drivers of ecosystem change. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **6**, 238 - 246.
- Darouzet, E., Gévar, J., Guignard, Q. & Aron, S. (2015) Production of early diploid males by European colonies of the invasive hornet *Vespa velutina* Nigrithorax. *PLoS One*, **10**, e0136680.
- Daugherty, T.H.F., Toth, A.L. & Robinson, G.E. (2011) Nutrition and division of labor: effects on foraging and brain gene expression in the paper wasp *Polistes metricus*. *Molecular Ecology*, **20**, 5337 - 5347.
- Durrer, S. & Schmid-Hempel, P. (1994) Shared use of flowers leads to horizontal pathogen transmission. *Proceedings of the Royal Society of London: Series B*, **258**, 299 - 302.
- Duyck, P.F., David, P. & Quilici, S. (2004) A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ökologische Entomologie*, **29**, 511 - 520.
- Edwards, R. (1980) *Social Wasps. Their Behaviour and Control*. Rentokil Limited, Sussex, U.K.
- Eloranta, A.P., Siwertsson, A., Knudsen, R. & Amundsen, P.A. (2011) Dietary plasticity of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) facilitates coexistence with competitively superior European whitefish (*Coregonus lavaretus*). *Ecology of Freshwater Fish*, **20**, 558 - 568.
- Gätschenberger, H., Azzami, K., Tautz, J. & Beier, H. (2013) Antibakterielle Immunkompetenz von Honigbienen (*Apis mellifera*) ist an verschiedene Lebensstadien und Umweltrisiken angepasst. *PLoS one*, **8**, e66415.
- Gherardi, F. & Cioni, A. (2004) Agonismus und Interferenzwettbewerb bei Süßwasserdekapoden. *Behaviour*, **141**, 1297 - 1324.
- Gillespie, J.P., Kanost, M.R. & Trenczek, T. (1997) Biological mediators of insect immunity. *Annual Review of Entomology*, **42**, 611 - 643.
- Goulson, D., Nicholls, E., Botías, C. & Rotheray, E.L. (2015) Bienenrückgang durch kombinierten Stress durch Parasiten, Pestizide und Mangel an Blüten. *Science*, **347**, 1255957.
- Grigorakis, K., Taylor, K.D.A. & Alexis, M.N. (2003) Vergleich der organoleptischen Eigenschaften und der flüchtigen Aromastoffe von wildlebenden und gezüchteten Goldbrassen (*Sparus aurata*): sensorische Unterschiede und mögliche chemische Grundlagen. *Aquakultur*, **225**, 109 - 119.
- Gurevitch, J. & Padilla, D.K. (2004) Sind invasive Arten eine Hauptursache für das Aussterben von Arten? *Trends in Ökologie und Evolution*, **19**, 470 - 474.
- Hammer, R., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. (2001) PAST: paläontologische Statistik-Softwarepaket für Ausbildung und Datenanalyse. *Palaeontologia Electronica*, **4**, 9 pp.
- Hanson, S.W.F. & Olley, J. (1963) Application of the Bligh and dyer method of lipid extraction to tissue homogenates. *Biochemistry Journal*, **89**, 101 - 102.
- Hardin, G. (1960) Das Wettbewerbsausschlussprinzip. *Wissenschaft*, **131**, 1292 - 1297.
- Haxaire, J., Bouget, J.P. & Tamisier, J.P. (2006) *Vespa velutina* Lepelletier, 1836, une redoutable nouveauté pour la faune de France (Hym., Vespidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, **111**, 194.
- Holway, D.A. (1999) Konkurrenzmechanismen, die der Verdrängung einheimischer Ameisen durch die invasive Argentinische Ameise zugrunde liegen. *Ecology*, **80**, 238 - 251.
- Hubbard, A.E., Ahern, J., Fleischer, N.L., Van der Laan, M., Lippman, S.A., Jewell, N. et al. (2010) To GEE or not to GEE: comparing population average and mixed models for estimating the associations between neighborhood risk factors and health. *Epidemiology*, **21**, 467 - 474.
- Hulme, P.E. (2009) Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Zeitschrift für angewandte Ökologie*, **46**, 10 - 18.
- Hunt, J.H. (2007) *Die Evolution der sozialen Wespen*. Oxford University Press, New York, New York.
- Kats, L.B. & Ferrer, R.P. (2003) Alien predators and amphibian declines: review of two decades of science and the transition to conservation. *Diversität und Verbreitung*, **9**, 99 - 110.
- Lambrechts, L., Vulule, J.M. & Koella, J.C. (2004) Genetische Korrelation zwischen Melanisierung und antibakteriellen Immunantworten in einer natürlichen Population des Malariavektors *Anopheles gambiae*. *Evolution*, **58**, 2377 - 2381.
- Lee, G.M., Brown, M.J.F. & Oldroyd, B.P. (2013) Inzucht- und Outbred-Honigbienen (*Apis mellifera*) haben ähnliche angeborene Immunantworten. *Insectes Sociaux*, **60**, 97 - 102.
- Lee, K.A. & Klasing, K.C. (2004) Eine Rolle für die Immunologie in der Invasionsbiologie. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 523 - 529.
- Liu, H. & Stiling, P. (2006) Testing the enemy release hypothesis: a review and meta-analysis. *Biologische Invasionen*, **8**, 1535 - 1545.
- Liu, Z., Chen, S., Zhou, Y., Xie, C., Zhu, B., Zhu, H. et al. (2015) Deciphering the venomic transcriptome of killer-wasp *Vespa velutina*. *Scientific Report*, **5**, 9454.
- Manfredini, F., Beani, L., Taormina, M. & Vannini, L. (2010) Parasitische Infektion schützt Wespenlarven vor einer bakteriellen Herausforderung. *Mikroben und Infektionen*, **12**, 727 - 735.
- Manfredini, F., Grozinger, C.M. & Beani, L. (2013) Untersuchung der Hypothese der "Evolution der gesteigerten Konkurrenzfähigkeit" als Reaktion auf Parasiten und Krankheitserreger bei der invasiven Papierwespe *Polistes dominula*. *Naturwissenschaften*, **100**, 219 - 228.
- Matsuura, M. (1991) *Vespa und Provespa. The Social Biology of Wasps* (Hrsg. von K. G. Ross and R. W. Matthews), S. 232 - 262. Cornell University Press, New York, New York.
- Matsuura, M. & Yamane, S. (1990) *Biology of Vespine Wasps*. Springer-Verlag, Berlin, Deutschland.
- Meyerson, L.A. & Mooney, H.A. (2007) Invasive gebietsfremde Arten in einer Ära der Globalisierung. *Frontiers in the Ecology and the Environment*, **5**, 199 - 208.
- Miller, J.H. (1972) *Experiments in Molecular genetics*. Cold Spring Harbor Laboratory, Cold Spring Harbor, New York.
- Monceau, K. & Thiéry, D. (2016) *Vespa velutina* nest distribution at a local scale: an 8-year survey of the invasive honeybee predator. *Insect Science*, **24**, 663 - 674.
- Monceau, K., Maher, N., Bonnard, O. & Thiéry, D. (2013a) Predation pressure dynamics study of the recently introduced honeybee killer *Vespa velutina*: learning from the enemy. *Apidologie*, **44**, 209 - 221.
- Monceau, K., Arca, M., Leprêtre, L., Mougel, F., Bonnard, O., Silvain, J.F. et al. (2013b) Einheimische Beute und invasive Raubtiermuster von

- Futtersuchaktivität: der Fall der gelbbeinigen Hornisse, die europäische Honigbienenstöcke befällt. *PLoS One*, **8**, e66492.
- Monceau, K., Bonnard, O. & Thiéry, D. (2014a) *Vespa velutina*: a new invasive predator of honeybees in Europe. *Journal of Pest Science*, **87**, 1 - 16.
- Monceau, K., Bonnard, O., Moreau, J. & Thiéry, D. (2014b) Spatial distribution of *Vespa velutina* individuals hunting at domestic honeybee hives: heterogeneity at a local scale. *Insect Science*, **21**, 765 - 774.
- Monceau, K., Maher, N., Bonnard, O. & Thiéry, D. (2015a) Evaluation of competition between a native and an invasive hornet species: do seasonal phenologies overlap? *Bulletin of Entomological Research*, **105**, 462 - 469.
- Monceau, K., Moreau, J., Poidatz, J., Bonnard, O. & Thiéry, D. (2015b) Behavioral syndrome in a native and an invasive hymenoptera species. *Insect Science*, **22**, 541 - 548.
- Mooney, H.A. & Cleland, E.E. (2001) The evolutionary impact of invasive species. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**, 5446 - 5451.
- Nadolski, J. (2013) Faktoren, die die Abundanz von Wespenkolonien der Europäischen Hornisse *Vespa crabro* und der Sächsischen Wespe *Dolichovespula saxonica* (Hymenoptera: Vespidae) in einem städtischen Gebiet in Polen einschränken. *Entomologica Fennica*, **24**, 204 - 215.
- Nazzi, F. & Le Conte, Y. (2016) Ecology of *Varroa destructor*, the major ectoparasite of the western honey bee, *Apis mellifera*. *Annual Review of Entomology*, **61**, 417 - 432.
- Ono, M., Igarashi, T., Ohno, E. & Sasaki, M. (1995) Ungewöhnliche thermische Verteidigung einer Honigbiene gegen Massenangriffe von Hornissen. *Natur*, **377**, 334 - 336.
- Overall, J.E. & Tonidandel, S. (2004) Robustness of generalized estimating equation (GEE) tests of significance against misspecification of the error structure model. *Biometrical Journal*, **46**, 203 - 213.
- Pan, W. (2001) Akaike's information criterion in generalized estimating equations. *Biometrics*, **57**, 120 - 125.
- Pejchar, L. & Mooney, H.A. (2009) Invasive Arten, Ökosystemdienste und menschliches Wohlbefinden. *Trends in Ecology and Evolution*, **24**, 497 - 504.
- Pereira, A.J., Masciocchi, M., Bruzzone, O. & Corley, J.C. (2013) Field preferences of the social wasp *Vespa germanica* (Hymenoptera: Vespidae) for protein-rich baits. *Journal of Insect Behaviour*, **26**, 730 - 739.
- Perrard, A., Villemant, C., Carpenter, J.M. & Baylac, M. (2012) Differences in caste dimorphism among three hornet species (Hymenoptera: Vespidae): forewing size, shape and allometry. *Journal of Evolutionary Biology*, **25**, 1389 - 1398.
- Pimentel, D., Zuniga, R. & Morrison, D. (2005) Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ökologische Ökonomie*, **52**, 273 - 288.
- Piveteau, F., Le Guen, S., Gandemer, G., Baud, J.P., Prost, C. & Demaimay, M. (2000) Aroma von frischen Austern *Crassostrea gigas*: Zusammensetzung und Aromanoten. *Zeitschrift für Agrar- und Lebensmittelchemie*, **8**, 4851 - 4857.
- Polykretis, P., Delfino, G., Petrocchi, I., Cervo, R., Tanteri, G., Montori, G. et al. (2016) Evidence of immunocompetence reduction induced by cadmium exposure in honey bees (*Apis mellifera*). *Environmental Pollution*, **218**, 826 - 834.
- Prenter, J., MacNeil, C., Dick, J.T. & Dunn, A.M. (2004) Roles of parasites in animal invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 385 - 390.
- Pyšek, P. & Richardson, D.M. (2010) Invasive Arten, Umweltveränderungen und -management sowie Gesundheit. *Annual Review of Environment and Resources*, **35**, 25 - 55.
- Raveret Richter, M. (2000) Social wasp (Hymenoptera: Vespidae) foraging behaviour. *Annual Review of Entomology*, **45**, 121 - 150.
- Rehage, J.S., Barnett, B.K. & Sih, A. (2005) Futtersuchverhalten und Invasivität: Zeigen invasive *Gambusia* höhere Fütterungsraten und ein breiteres Nahrungsspektrum als ihre nicht-invasiven Verwandten? *Ökologie der Süßwasserfische*, **14**, 352 - 360.
- Reitz, S.R. & Trumble, J.T. (2002) Competitive displacement among insects and arachnids 1. *Annual Review of Entomology*, **47**, 435 - 465.
- Robinet, C., Suppo, C. & Darrouzet, E. (2016) Rapid spread of the invasive yellow-legged hornet in France: the role of human-mediated dispersal and the effects of control measures. *Journal of Applied Ökologie*, **54**, 205 - 215.
- Rome, Q., Muller, F., Gargominy, O. & Villemant, C. (2009) Bilan 2008 de l'invasion de *Vespa velutina* Lapeletier en France (Hymenoptera: Vespidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, **114**, 297 - 302.
- Roy, H.E., Adriaens, T., Isaac, N.J., Kenis, M., Onkelinx, T., Martin, G.S. et al. (2012) Invasiver gebietsfremder Räuber verursacht raschen Rückgang der einheimischen europäischen Marienkäfer. *Diversity and Distribution*, **18**, 717 - 725.
- Salo, P., Korpimäki, E., Banks, P.B., Nordström, M. & Dickman, C.R. (2007) Gebietsfremde Räuber sind für Beutetierpopulationen gefährlicher als einheimische Räuber. *Proceedings of the Royal Society of London: Reihe B*, **274**, 1237 - 1243.
- Schmid-Hempel, P. (2005) Die evolutionäre Ökologie der Immunabwehr von Insekten. *Annual Review of Entomology*, **50**, 529 - 551.
- Siva-Jothy, M.T., Moret, Y. & Rolff, J. (2005) Insektenimmunität: eine evolutionsökologische Perspektive. *Advances in Insect Physiology*, **32**, 1 - 48.
- Spradbery, J.P. (1973) *Wespen: An Account of the Biology and Natural History of Social and Solitary Wasps*. University of Washington Press, Seattle, Washington.
- SPSS, I (2011) IBM SPSS Statistics for Windows, Version 20.0. IBM Corp, New York, New York.
- Stefanini, I., Dapporto, L., Legras, J.L., Calabretta, A., Di Paola, M., De Filippo, C. et al. (2012) Role of social wasps in *Saccharomyces cerevisiae* ecology and evolution. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **109**, 13398 - 13403.
- Stefanini, I., Dapporto, L., Berná, L., Polsinelli, M., Turillazzi, S. & Cavalieri, D. (2016) Social wasps are a *Saccharomyces* mating nest. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **113**, 2247 - 2251.
- Strauss, S.Y., Lau, J.A. & Carroll, S.P. (2006) Evolutionäre Reaktionen einheimischer Arten auf eingeführte Arten: Was verraten uns eingeführte Arten über natürliche Gemeinschaften? *Ecology Letters*, **9**, 357 - 374.
- Strubbe, D. & Matthysen, E. (2009) Experimentelle Beweise für Nestkonkurrenz zwischen invasiven Ringsittichen (*Psittacula krameri*) und einheimischen Kleibern (*Sitta europaea*). *Biological Conservation*, **142**, 1588 - 1594.
- Takahashi, J., Nakamura, J., Akimoto, S. & Hasegawa, E. (2004) Kin structure and colony male reproduction in the hornet *Vespa crabro* (Hymenoptera: Vespidae). *Zeitschrift für Ethologie*, **22**, 43 - 47.
- Tan, K., Radloff, S.E., Li, J.J., Hepburn, H.R., Yang, M.X., Zhang, L.J. et al. (2007) Bienenfang durch die Wespe *Vespa velutina* an den Honigbienen *Apis cerana* und *A. mellifera*. *Naturwissenschaften*, **94**, 469 - 472.
- Tan, K., Wang, Z., Li, H., Yang, S., Hu, Z., Kastberger, G. et al. (2012) An 'I see you' prey - predator signal between the Asian honeybee, *Apis cerana*, and the hornet, *Vespa velutina*. *Animal Behaviour*, **83**, 879 - 882.
- Tan, K., Wang, Z., Chen, W., Hu, Z. & Oldroyd, B.P. (2013) The 'I see you' prey - predator signal of *Apis cerana* is innate. *Naturwissenschaften*, **100**, 245 - 248.
- Tompkins, D.M., White, A.R. & Boots, M. (2003) Ökologischer Ersatz einheimischer roter Eichhörnchen durch invasive graue Eichhörnchen aufgrund von Krankheiten. *Ecology Letters*, **6**, 189 - 196.



- Traniello, J.E., Rosengaus, R.B. & Savoie, K. (2002) The development of immunity in a social insect: evidence for the group facilitation of disease resistance. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **99**, 6838 - 6842.
- Unelius, C.R., El-Sayed, A.M., Twidle, A.M., Stringer, L.D., Manning, L.M., Sullivan, T.E.S. *et al.* (2014) Volatiles from green-lipped mussel as a lead to vespidae wasp attractants. *Journal of Applied Entomology*, **138**, 87 - 95.
- Varlet, V., Knockaert, C., Prost, C. & Serot, T. (2006) Comparison of odor-active volatile compounds of fresh and smoked salmon. *Zeitschrift für Agrar- und Lebensmittelchemie*, **54**, 3391 - 3401.
- Vilà, M., Basnou, C., Pyšek, P., Josefsson, M., Genovesi, P., Gollasch, S. *et al.* (2010) How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **8**, 135 - 144.
- Vilà, M., Espinar, J.L., Hejda, M., Hulme, P.E., Jarošík, V., Maron, J.L. *et al.* (2011) Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters*, **14**, 702 - 708.
- Villemant, C., Haxaire, J. & Streito, J.C. (2006) Premier bilan de l'invasion de *Vespa velutina* Lepeletier en France (Hymenoptera, Vespidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, **111**, 535 - 538.
- Villemant, C., Barbet-Massin, M., Perrard, A., Muller, F., Gargominy, O., Jiguet, F. *et al.* (2011a) Predicting the invasion risk by the alien bee-hawking yellow-legged hornet *Vespa velutina* nigrithorax across Europe and other continents with niche models. *Biological Conservation*, **144**, 2142 - 2150.
- Villemant, C., Muller, F., Haubois, S., Perrard, A., Darrouzet, E. & Rome, Q. (2011b) Bilan des travaux (MNHN et IRBI) sur l'invasion en France de *Vespa velutina*, le frelon asiatique prédateur d'abeilles. *Proceedings of the Journée Scientifique Apicole, Arles* (ed. by J. M. Barbançon and M. L'Hostis), pp. 3 - 12. ONIRIS-FNOSAD, Nantes, Frankreich, 11. Februar 2011.
- Yang, X. & Cox-Foster, D.L. (2005) Impact of an ectoparasite on the immunity and pathology of an invertebrate: evidence for host immunosuppression and viral amplification. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**, 7470 - 7475.

Angenommen 20 Dezember 2017

Erstmals online veröffentlicht am 11. Februar

2018 Mitherausgeberin: Sheena Cotter