



Bachelorarbeit zum Thema:

Verteidigungsmechanismen stachelloser Bienen im tropischen Feuchtwald in Costa Rica

Defense mechanisms of stingless bees in the tropical wet forest in Costa Rica

Zur Erlangung des Grades Bachelor of Science (B.Sc.)

Vorgelegt von:

Florian Dolle

Matrikelnummer 2502467

Oktober 2021

Referent: Prof. Dr. Werner Kunz

Koreferent: Prof. Dr. Thomas Eltz

Inhaltsverzeichnis

Einleitung	S. 1
Kapitel: Carlos	S. 5
Material und Methoden	S. 7
Einleitung in Verteidigungsstrategien: Nistplätze, Baumaterial und der Eingang	S. 9
Verteidigungsstrategien	S. 19
Paratrigona ornaticeps	S. 25
Trigona (Frieseomelitta) paupera	S. 28
Nannotrigona perilampoides	S. 30
Trigona ziegleri	S. 35
Melipona fuliginosa	S. 38
Melipona costaricensis	S. 43
Diskussion	S. 48
Quellenverzeichnis	S. 58
Danksagung	S. 73
Eigenständigkeitserklärung	S. 74

Abbildungsverzeichnis

Abb. Nr. 1: „Carlos Cortez im Februar 2021“ (Eigenes Foto)

Abb. Nr. 2: „ selbstgebaute Bienenhäuser“ (Eigenes Foto)

Abb. Nr. 3: „ein Teil der Farm von oben mit angeordneten Bienenhäusern auf Podesten hintereinander“

Abb. Nr. 4: „Christoph Grüter: Stingless Bees; Their Behavior, Ecology & Evolution“ (Tabelle)

Abb. Nr. 5: „ Nestentrances; Christoph Grüter: Stingless Bees; Their Behavior, Ecology and Evolution“ (S. 101)

Abb. Nr. 6: „Paratrigona ornaticeps; laterale Ansicht“ (Eigenes Foto)

Abb. Nr. 7: „Paratrigona ornaticeps; dorsale Ansicht“ (Eigenes Foto)

Abb. Nr. 8: „Paratrigona ornaticeps, Eingang bei Tag mit Soldiers“ (Eigenes Foto)

Abb. Nr. 9: „ Paratrigona ornaticeps, Eingang verschlossen bei Nacht“ (Eigenes Foto)

Abb. Nr. 10: „ Innere des Nests, Innenansicht des Eingangs“ (Eigenes Foto)

Abb. Nr. 11: „Pollen und Hönigtöpfe“ (Eigenes Foto)

Abb. Nr. 12: „Innere des Nests; Involucrum“ (Eigenes Foto)

abb. Nr. 13: „Brutzellen, horizontal“ (Eigenes Foto)

Abb. Nr. 14: „Guards blockieren den Eingang mit ihren Köpfen“ (Eigenes Foto)

Abb. Nr. 15: „ geschlossener Eingang bei Nacht“ (Eigenes Foto)

Abb. Nr. 16: „Pollen und Honigtöpfe“ (Eigenes Foto)

Abb. Nr. 17: „Innere des Nests; Nahrungsspeicher und Brutkammer“ (Eigenes Foto)

Abb. Nr. 18: „Nannotrigona perilampoides“ (Foto von Marcela)

Abb. Nr. 19: „Eingang bei Nacht, verschlossen mit weichen Lagen Cerumen“(Eigenes Foto)

Abb. Nr. 20: „Eingang bei Tag mit herausguckenden Soldiers“ (Eigenes Foto)

Abb. Nr. 21: „S. pectoralis bei der Bekämpfung von Larven der Black Flies“ (Eigenes Foto)

Abb. Nr. 22: „T. ziegleri guard“ (Eigenes Foto)

Abb. Nr. 23: „Eingang bei Tag von T. ziegleri“ (Eigenes Foto)

Abb. Nr. 24: „Eingang bei Tag von vorne“ (Eigenes Foto)

Abb. Nr. 25: „Haus von M. fuliginosa“ (Eigenes Foto)

Abb. Nr. 26: „M. fuliginosa“ (Marcela Foto)

Abb. Nr. 27: „Eingang von vorne“ (Eigenes Foto)

Abb. Nr. 28: Eingang bei Nacht“ (Eigenes Foto)

Abb. Nr. 29: „ Worker von M. fuliginosa vorm Eingang beim Entfernen eines alten Nests“ (Eigenes Foto)

Abb. Nr. 30: M. fuliginosa, Pollen- und Honigtöpfe“ (Eigenes Foto)

Abb. Nr. 31: „M. costaricensis“ (Eigenes Foto)

Abb. Nr. 32: „Innere des Nests, Honig - und Pollentöpfe“ (Eigenes Foto)

Abb. Nr. 33: „ Eingang von M. costaricensis bei Tag, aktiv“ (Eigenes Foto)

Abb. Nr. 34: „M costaricensis, Eingang verschlossen bei Nacht“ (Eigenes Foto)

Abb. Nr. 35: „Eingang von M. costaricensis bei Belagerung von T. ziegleri“ (Eigenes Foto)

Abb. Nr. 36: „heruntergefallenes Haus von T. ziegleri“ (Eigenes Foto)

Abb. Nr. 37: „Schwebende T. ziegleri vor dem Eingang im Baumstamm von M. costaricensis“ (Eigenes Foto)

Einleitung

Aufgrund eines Berufspraktikums der Universität Düsseldorf hatten mein Bruder und ich das Glück 2018 nach Costa Rica zu reisen, wo wir 6 Wochen in einer Auffangstation für alle möglichen Tierarten Costa Ricas gearbeitet haben. Wir sind auf das dortige Projekt der Organisation CAS (Costa Rica Austausch Service) übers Internet aufmerksam geworden. Die Auffangstation „Jaguarrescuecenter“ befindet sich im Südosten an der Karibikküste von Costa Rica. Wir haben jeden Tag im Center gearbeitet und ca 10 min entfernt davon in der Anlage vom Projekt Apiagricultura gewohnt. Die Gastgeber waren das Ehepaar Carlos und Liz Castillo, welche mit CAS zusammenarbeiten und Freiwilligen eine Unterkunft auf ihrem Grundstück bieten.

Beim ersten Mal dort, hatten wir noch keinen großen Bezug zu Api-agricultura und deren eigentlichen Wirkungsbereiches, somit kein tiefes Verständnis für das, was Carlos macht. Anfang diesen Jahres war es für mich Zeit meine Bachelor-Arbeit zu verfassen, wobei mir wichtig war, über ein Thema schreiben zu können, welches heutzutage aktuell und wichtig ist. Das Bienen eine Basis für das Leben wie wir es kennen darstellen ist vielen Menschen bekannt, ebenso ist vielen bekannt dass durch die heutige Situation des Planeten und den menschlichen Einfluss in diversen Bereichen, viele Bienen fortschreitend sterben. Neben den allseits bekannten Honigbienen, welche aufgrund ihres Stachels bei manchen Menschen auf negative Resonanz treffen, gibt es noch eine weitere interessante Art: die Meliponini oder auch stachellosen Bienen, die größte, älteste und diverseste Gruppe der Bienen.

Diese stellen das Herzstück von Apiagricultura dar. Während unseres ersten Aufenthaltes bauten wir eine sehr gute Beziehung zu Carlos auf, woraus sich bis zum heutigen Zeitpunkt eine enge Freundschaft entwickelt hat. Carlos Liebe und Passion für seine Bienen ist scheinbar grenzenlos, worauf ich im Kapitel „Carlos“ weiter drauf eingehen werde. Ich war im Februar 2019 ein zweites mal bei Carlos zu Gast, dieses Mal jedoch als Urlauber. Damit hatte ich mehr Freizeit als das Erste mal und somit intensivierte sich mein Interesse für die stachellosen Bienen. Anfang dieses Jahres

hatte ich Glück und mir war es möglich, nach Costa Rica zu fliegen. Aufgrund meiner einmaligen Verbindung zum Projekt von Carlos und der Situation der heutigen Zeit, in der es ein wachsendes Momentum in Nachforschungen über Bienen im allgemeinen gibt und ein großes weltweites steigendes Interesse an Meliponikultur, Bienenhaltung und dem Schutz von stachellosen Bienen. Eine Art, über die bis zum heutigen Zeitpunkt in vielen Bereichen sehr viele Wissenslücken existieren. Sie sind mehr als nur nützliche Bestäuber der Pflanzen und faszinieren in so vielen Bereichen und bei meiner Themensuche stoß ich auf sehr viele interessante Thematiken.

Die Tropen und die Subtropen bieten ein zu Hause für tausende Arten von Bienen.

Sie sind auf die Neue und alte Welt verteilt, wobei Die Mehrheit von stachellosen Bienen in den Neotropen (77%) gefunden werden kann, gefolgt von der Indo-Malay/Australischen Region(16%) und den Afrikanischen Tropen(7%). Sie können kleiner als eine Fruchtfliege oder größer als die riesige Honigbiene *Apis dorsata* sein und genauso wie Honigbienen (Apini), leben stachellose Bienen in Kolonien und produzieren Honig. Wie viele andere Tiere, müssen die Meliponini sich, in einer immer weiter steigenden Menschen modifizierten Welt, immer wieder neuen Herausforderungen stellen, einschließlich groß-angelegten Habitat Verlusten, dem weitverbreiteten Gebrauch von Agrochemikalien, dem Klimawandel und neu eingeführten Spezies. All diese Punkte üben enormen Druck auf stachellose Bienen Populationen aus.(Rubik)

Es ist auffallend wie wenig wir im Vergleich mit Bienen und Hummeln, über die meisten Spezies wissen, speziell im Hinblick ihrer ökologischen Bedeutung für tropische Ökosysteme. Auch wenn sie ~70% aller eusozialen Bienenspezies ausmachen, beschäftigen sich nur 6% aller wissenschaftlichen Publikationen über eisoziale Bienen mit den Meliponini (Hrncir et al. 2016; basierend auf einer Nachforschung im Web of Science im Januar 2020: 78% beschäftigen sich mit Honigbienen und 16% mit Hummeln). Der Begriff eusozial wird meistens bei Spezies verwendet, welche verschiedene Kasten von Königin und Arbeiter Kasten verfügen (Michener 1974; 2007; Danforth et al. 2013; Boomsma und Gawne 2018).

Das Thema, welches mir als erstes in Kopf kam war die Verteidigung der Meaiponini. Wenn Sie stachellos sind, wie sind sie dazu in der Lage sich, in Kämpfen mit anderen Kolonien um einen Nistplatz oder bei der Abwehr eines Fressfeindes, durchzusetzen ? Bedeutet der Verlust des Stachels, dass sie Ihren Feinden wehrlos ausgeliefert sind oder war es Ihnen möglich, neue Strategien zur Verteidigung der Kolonie zu entwickeln ? und wenn ja, wie sehen diese aus ?

Diese Fragen stellen die Grundlage für diese Arbeit dar.

Da sie sich Ihren Lebensraum mit einer Vielzahl von anderen Insekten teilen und Ihre Nester diverse Ressourcen wie Honig, Pollen, Cerumen, batumen, Riesin oder Larvennahrung enthalten, ist es kein Wunder, dass andere Tiere versuchen, sich einen Zugang ins Innere zu verschaffen. Beispielsweise sterben in Uganda 12 % der Kolonien von 5 Spezies jedes Jahr durch Räuber (Kajobe und Rubik 2006) und in Costa Rica, liegen ca. 40 % der gesamten Sterblichkeit Räubern oder Parasitismus zugrunde (Inoue et al. 1993), somit stellt sich die Frage wie die evolution den verlorenen Stachel ersetzt hat.

Der Verlust des Stachels wurde durch zahlreiche andere Defensiv Züge kompensiert, wobei eine Reihe von Verteidigungsstrategien entstanden sind, die unter den verschiedenen Spezies in Abhängigkeit des Gegners, stark variieren können.

Um Ihre Kolonie zu schützen investieren stachellose Bienen einen hohen Betrag Ihrer Ressourcen, entweder in der Form von Bewachen, die Kollektion großer Mengen an Riesin oder defensive Neststrukturen. Diese Defensivzüge variieren von Spezies zu Spezies, können aber auch innerhalb einer Spezies variieren.

2 besondere Strategien die mein Interesse geweckt haben sind zum einen die **Kollektion von Riesin**, aus den Wunden von Bäumen gewonnenes Baumharz, und seinem Gebrauch zur Verteidigung, sowie die **Architektonische Verteidigung**.

Mein Ziel war es mehr darüber herauszufinden, welche Strategien die 6 beobachteten Spezies entwickelt haben und ob die beiden genannten Strategien dabei eine Schlüsselrolle einnehmen. Resin wird von einigen Spezies verwendet um den Eingang zum Inneren des Nests zu blockieren, sowie in Kämpfen zur Immobilisierung des Gegners. Die Form des Eingangs und des Inneren stellen entscheidende Faktoren bei der Verteidigung des Nests dar, wobei die MEliponini die unterschiedlichsten Varianten

entwickelt haben. In wiefern die Spezies davon Gebrauch machen und welche verschiedene Eingangs und Nesttypen, zum welchen Teil zur Verteidigung beitragen ist Ziel meiner Beobachtungen.

Carlos Cortes



Abb.1 : Carlos Cortes im April 2021 in Costa Rica
(Eigenes Foto)

Carlos Cortes wurde am in Liberia, Costa Rica geboren und kam mit 13 Jahren zu seinem Großvater nach Puerto Viejo, um bei ihm auf seiner Farm zu arbeiten. So wuchs er den Rest seiner Kindheit in Puerto Viejo auf, welches zum damaligen Zeitpunkt zum größten Teil aus Dschungel bestand. In den Anfängen seiner 20iger Jahre zog es ihn nach San Francisco, USA aufgrund besserer Jobaussichten. Dort arbeitete er als Zimmermann bei dem Erbau von Häusern mit und lebte insgesamt 14 Jahre in San Francisco. Im Laufe seines Aufenthaltes lernte er seine heutige Frau Liz kennen, mit der er im Jahre 2010 zurück in seine Heimat nach Puerto Viejo kehrte. Nach einiger Zeit viel

ihnen immer mehr auf, dass in der lokalen Region und ebenso in ganz Costa Rica, zunehmend Rescue Center für alle möglichen Tierarten, wie vor allem Affen, Faultiere, verschiedene Vogelarten usw. aufkamen. Allerdings bemerkten Carlos und seine Frau, aufgrund eines Grundinteresses, wie häufig auch Bienen Opfer von bestimmten Umwelteinflüssen werden und Hilfe benötigen können. Gerade deswegen, weil die Aufgabe der Bienen von vielen Menschen noch nicht verstanden wird und somit kein Bewusstsein für sie entsteht. Carlos sagte, dass er immer wieder auf Leute trifft, die Angst vor Bienen haben.

Somit fing Carlos Cortes damit an, Bienen aus der Umgebung, welche durch diverse Einflüsse (z.B. Abholzung) in Not geraten waren, zu retten und zu schützen, indem er sie zu sich nahm und in selbstgebaute Bienenhäuser überführte. Dabei handelt es sich vor allem um stachellose Bienen, aber auch um *Apis mellifera*, welche er allerdings nicht direkt auf seinem Privatgrundstück unterbrachte.

Durch viele lokale Kontakte wussten die Leute schnell, wen sie anrufen können, wenn sie einen Bienenstock, zum Beispiel durch gefälltte oder umgekippte Bäume, auf dem Boden wiederfinden würden. Er fing an, Material- und Transportkosten aus eigener Tasche zu bezahlen, um so auch weiter entfernte Bienen retten zu können, wie auf Bananenplantagen, welche gut 1 1/2 Stunden Fahrtzeit entfernt liegen.

Durch die oben schon erwähnte Organisation CAS bot sich an, ein Freiwilligenprojekt für Freiwillige aus aller Welt, vor allem aber aus Deutschland aufgrund der Organisation, anzubieten. Dies half Carlos dabei, seine Passion mehr zu teilen, vor allem mit jungen Leuten und durch Übernachtungsangebote finanzielle Unterstützung zu bekommen.

Material und Methoden

Für eine Erforschung bestimmter Verteidigungsverhaltensweisen wurde zum einen Literaturrecherche betrieben, wodurch sich genauer mit den folgenden Spezies, aber auch im Allgemeinen über stachellose Bienen auseinandergesetzt wurde. Dazu wurden Buchliteratur und Internetquellen herangezogen.



Abb. 2: selbstgebaute Bienenhäuser (Eigenes Foto)

Um verschiedene Spezies vor Ort auf engem Raum so untersuchen zu können, sind spezielle selbstgebaute Bienenhäuser nötig, in denen sie ihren Stock haben. Ebenfalls natürlich um einen sicheren Nistplatz für die Meliponini zu erschaffen. Dazu wird normales lokales Holz verwendet, wobei 1 Haus ca. 10000 Cooles insgesamt kostet.

In der Abbildung 2 ist zu erkennen, wie Bienenhäuser nebeneinander und hintereinander angeordnet sind. Dabei bezieht eine Kolonie eines solcher Häuser. Diese Häuser bestehen im Inneren aus mehreren Etagen, welche durch spezielle Drahtgitter stabilisiert und aufgeteilt sind. Die Häuser werden mit einem Dach besetzt, sodass sie vom tropischen Regen geschützt sind. Am unteren Ende des Hauses wird ein Loch in das Holz gesägt, was als Eingangsröhre dient, mit einem extra angebrachten Holzstück, fungierend als Landeplatz.



Abb.3 : ein Teil der Farm von oben mit angeordneten Bienenhäusern auf Podesten hintereinander (eigenes Foto)

Für die Dokumentation auftretender Phänomene wurde viel eigenes Bild- und Videomaterial erstellt, welches zum Teil mit einer Sony alpha 6000, einem Iphone 12pro und einer Dji mavic mini II, aufgezeichnet wurde.

Einleitung zu Thema Verteidigungsstrategien

Um zu verstehen, wie stachellose Bienen durch ihre Architektur besser gegen Feinde geschützt sind und wie sie die verschiedensten Materialien dafür nutzen sich zu wehren, werde ich vorerst auf besondere Faktoren eingehen, welche dabei eine große Rolle einnehmen. Die Auswahl des Nistplatzes, die Art und Weise des Eingangs, die Struktur im Inneren des Nests, sowie die dafür verwendeten Substanzen, nehmen bei einer effizienten Verteidigung alle einen großen Teil ein und werden von mir im Folgenden vorgestellt.

Die Nester von stachellosen Bienen bestehen zum Hauptteil aus einer Substanz namens Cerumen, welches aus einem Gemisch von, den Bienen selbst produziertem Wax, Resin und anderen pflanzlichen klebrigen Substanzen besteht (Massaro et al. 2011).

Der Wachs von stachellosen Bienen ist deutlich simpler als Pilzen und Bakterien verlangsamen (Messer 1985; Velikova et al. 2000; Chapuisat et al. 2007; Muli et al. 2008; Slmone-Finstrom und Spivak 2010; Choudhari et al. 2012; Massaro et al. 2014; Torres et al. 2018; Lavinias et al. 2019). Cerumen wird innerhalb der Nests, neben der Herstellung von Brutzellen und Nahrungsbehälter, außerdem zur Herstellung des Involucrum benutzt. Eine schützende Struktur, die die Brut umhüllt und für eine richtige Temperatur und Stabilität zu sorgen scheint. Um eine noch festere und stärkere Substanz zu kreieren, Bitumen genannt, wird Cerumen mit noch mehr Riesin, Schlamm, Pflanzenmaterial und bei einigen Species, sogar mit Tierkot gemischt (Roubik 2006). Die Lagen von Batumen bedecken die Wände des Hohlraums um einen gut beschützenden Nistplatz zu erbauen (Bei unseren Resultaten werden diese Strukturen deutlich sichtbar).

Die Menge an benutztem Resin variiert dabei von Species zu Species, kann jedoch bei manchen bis zu 40% betragen (Schwarz 1945; Rubik 2006). Wachs wird dabei von einem Wachs Speicher im Nest generiert oder von einem Wachs-absondernden Yorker direkt und wird mit Riesin kombiniert , welches von einem der im Nest angelegten

Harzhaufen, geholt. In kleineren Species, wie *Trigonisca* oder *Plebeia*, wurde berichtet, dass sie weniger Resin und dafür mehr Was benutzen (Roubik 2006) und besonders Species, die gut sichtbare Nester erbauen, sammeln Resin in großen Mengen, da Sie es für die geschützenden Lagen benötigen (Michener 1974). Bodennistende Species benutzen dagegen viel Bitumen, was wahrscheinlich eine Schutz vor dem Wasser darstellt (Wille 1966).

Welche verschiedenen Nistplätze Bienen besetzen, welche Arten welche bevorzugen und was bis jetzt über den Zusammenhang zwischen dem Nistplatz und der Verteidigung besteht, werde ich im weiteren vorstellen.

Nistplätze

Das Nest ist der Ort an dem die stachellosen Bienen die meiste Zeit verbringen. Am Ende des Lebens eines Workers wird er das Nest regelmäßig verlassen um auf Nahrungssuche zu gehen oder als Guard den Eingang zu bewachen. Das Nest ist außerdem der Ort an dem die gesammelten Ressourcen gelagert, die Brut aufgezogen werden und wo die Bienen Schutz vor Feinden haben. Zum Beispiel haben gerade der Ort, an dem sich das Nest befindet, und die Architektur einen enormen Einfluss auf den Schutz der Kolonie.

Als eine Gruppe haben die stachellosen Bienen eine weite Reihe von Nistplätzen gefunden, wobei sie gelernt haben von Ameisen oder Termitennestern, über und unter der Erde zu leben, in Baumstämmen, Steinen oder in menschlichen Konstruktionen bis hin zu unübersehbaren Nestern in Bäumen (Schwarz 1948; Wille und Michener 1973; Michener 1974; Roubik 1983,2006).

Nester über dem Boden und in Hohlräumen

Die Mehrheit der stachellosen Bienen nistet in Hohlräumen in Baumstämmen oder Ästen (Fig. 3.2.), welche durch ein relativ kleines Eingangsloch betreten werden kann (Fig.3.3). Die dabei ausgewählten Bäume sind normalerweise groß (Durchmesser <50cm in Brusthöhe) und lebendig (Roubik 2006, Eltz et al. 2003; Samejima et al. 2004;

Siqueira et al. 2012; Silva und Ramalho 2014; Arena et al. 2018). Wenn Bienen in Baumstämmen nisten sind sie in den meisten Fällen in bodennähe (<5m hoch)(Kerr et al. 1967; Eltz et al. 2003 Cortopassi-Laurino et al. 2009; Silva und Ramalho 2014). Ein paar Spezies wie *Melipona nigra*, bevorzugen ihr Nest am Fuß eines Baumes zu erbauen, in Wurzelhöhlen oder oder zwischen Wurzeln (Camargo 1970; Michener 1974; Eltz et al. 2003; Rasmussen und Camargo 2008). Wenn es um die generelle Wahl eines Baumes für Ihr Nest geht sind die meistens Spezies nicht wählerisch und besetzen meistens diverse Nistplätze (Hubell und Johnson 1977; Fowler 1979; Eltz et al. 2003; Siqueira et al. 2012; Tornyie und Kwapong 2015; Silva und Ramalho; 2014).

Nester am Boden

Eine beträchtliche Minderheit der Spezies, einschließlich die amerikanisch *Camargoia*, *Geotrigona*, *Melipona*, *Mourella*, *Nogueirapis*, *Paratrigona*, *Partamona*, *Schwarziana* und *Tetragonisca*, sowie die afrikanische *Meliplebeia*, *Platylebeia* und *Platylebeina*, bevorzugen Hohlräume im Boden, des öfteren verlassene Ameisen oder Termiten Nester(da Silva et al. 1972; Wille 1966; Michener 1974; Fowler 1979; Camargo 1996; Camargo und Pedro 2003; Eardley 2004; Njoya 2009; Fossler et al. 2010; Barbosa et al. 2013; Njoya et al. 2017; Galaschi-Teixera et al. 2018). Dabei scheint es so als würden die stachellosen Bienen ihr eignes Nest nicht selber ausgraben, jedoch eine wahrscheinlich existierende Hohlräume vergrößern (Michener 1974). Ein Nest, welches unter 1 Meter vom Boden entfernt ist, verstärkt wahrscheinlich nicht den Schutz vor Säugetierprädatoren, dennoch kann eine nicht-vertikal angelegte Eingangsröhre es für Feinde schwerer sichtbar machen (Estienne et al. 2017)

Gut-sichtbare Nester

Zahlreiche Spezies ziehen es vor in gut sichtbaren oder teilweise gut-sichtbaren Nestern zu hausen (Tab. 3.1.)

Zum Beispiel baut die afrikanische *Dactylurina* Nester, welche von der Unterseite großer Äste herunterhängen, und die Kolonien von schlechtem Wetter beschützen (Darchen und Pain 1966; Michener 1974). Diverse amerikanische *Trigona* Species, sowie *Tetragonisca weyrauchi* erbauen vollkommen herausstechende sichtbare Nester (Michener 1974; Rubik 2006; Rasmussen und Camargo 2008). Um den Mangel an Schutz durch die Wände kriegen Yorker vermehrt harte Lagen von Bitumen (Wille 1983; Wille und Michener 1973). Ein besonderes Beispiel dafür stellt das Nest von *Trigona Corvina* dar, bei dem kombinierte Lagen von Bitumen 24 cm dick sind (Michener 1974) und ein Gewicht von 140 kg erreicht hat (Roubik und Patina 2009). Rubik beobachtete 1989 das wahrscheinlich größte entdeckte Bienenneest, bei der Spezies *T. amazoensis*, welches 6 m hoch und 1 m weit ist und ein Gewicht von mehreren 100 kg erreicht (Roubik 1989).

Der Eingang

Die Form und Struktur des Eingangs kann je nach Bauweise Vor und Nachteile mit sich bringen und stellt eine Schlüsselrolle in der Kolonienverteidigung dar. Der Eingang

3.1 Nesting Sites		89
Table 3.1 Nesting habits of 145 species from Central America		
Nesting habits Either exclusively or commonly		% of species (N)
Ground		11.7% (17)
Cavities in trees ^a		65.5% (95)
In active termite nests ^b		9% (13)
In active ant nests		2.1% (3)
Exposed or partly exposed		11.7% (17)
Data taken from Table 2 in Wille and Michener (1973)		
^a These often also nest in artificial cavities		
^b Both below and above ground		

Fotoscanner von Google Fotos

Abb. 4: Christoph Grüter „Stingless Bees: Their Behaviour, Ecology and Evolution“

eines stachellosen Bienenneistes variiert von kleinen, unauffälligen Öffnungen in der Größe eines Bienenkopfes (e.g. in *Friseomelitta* und *Melipona*) bis zu großen durchdachten und aufwendig gebauten Röhren, welche über 50 cm lang sein können (*Lestrimelitta*, *Scaptotrigona*; siehe Wille und Michener 1973). Camargo und Pedro(2003) beschreiben einen 1.2 m langen Eingang bei einem Gemeinschafts Nest von *Trigona cilipes*, zusammen mit Ameisen. Der Eingang von *Lepidotrigona terminata* in Thailand, welche in einem hohlraum in Kalkstein nistet kann länger als 1.5 m sein(Bänziger et al. 2011). Es ist möglich die Spezies im Innern eines Nests am Eingang zu erkennen (Roubik 2006; Ndungu et al. 2019). Die relative Größe der Eingangsöffnung kann von Spezies zu Spezies enorm variieren (Biesmeijer et al. 2007; Couvillion et al. 2008). Der Eingang stellt eine große Hilfe für wiederkehrende Bienen dar (Camargo und Pedro 2003) und ist bei den meisten Spezies das erste Element, welches bei einem Neueinzug errichtet wird (Wille und Michener 1973). Größere Eingänge ermöglichen einen regen Flugverkehr, die Kolonie benötigt jedoch möglicherweise mehr Guards am Eingang um eine adequate Verteidigung zu garantieren (Biesmeijer et al. 2007; Couvillion et al. 2008). Die Röhre am Eingang kann mit Teilen von Resin, welches wahrscheinlich Ameisen oder Spinnen fernhalten soll, bestückt sein (Wille und Michener 1973; Roubik 2006). Wobei die meisten Spezies Cerumen, für ihren Eingang benutzen, nehmen einige *Melipona* Spezies vorzugsweise Schlamm (Schwarz 1948). Die Röhre führt oft bis ins Innere des Nests zum Nahrungsspeicher (Michener 1974; Rubik 1983). Die wahrscheinlich am aufwendigsten errichteten Eingänge sind bei *Pariotrigona pendleburyi* gefunden worden, welche in Thailand heimisch ist und im Kalkstein nistet. Ein Dutzend kleiner Röhren ergänzen sich zu einem Korallenartigen Gebilde (Fig. 3.9)(Bänziger et al. 2011).

Nur wenige stachellose Bienen bilden eine Verteidigungsmauer von ausreichender Dicke, um die Nutzung von Nisthöhlen mit großen Öffnungen zu ermöglichen; dies sind *Melipona*, *Cephalotrigona* und *Meliponula bocandei* (Portugal-Araújo, 1955; Roubik, 1983). Wie oben erwähnt, verwendet *Melipona* kleine Steine. Kolonie-Batumen, die das innere Nest von der äußeren Umgebung trennen, können mit der Stein-, Schlamm- und Harzmischung von *Melipona* bis zu einer Dicke von 10 cm gebaut werden (siehe Abb.

B nur online). Yorker von *Melipona* sind anscheinend einzigartig darin, die Außenseite von Nest und Bienenstock auf scharfe Kanten, Öffnungen oder andere Unregelmäßigkeiten zu untersuchen und dann Material darauf abzulegen (siehe nur Abb. D online).

Das Innere des Nests beinhaltet die Brutkammer mit den Brutzellen der Kolonie, welche es bei einem Kampf mit einem Feind um jeden Preis zu verteidigen gilt. Es gibt Unterschiede in deren Anordnung und Komplexität, wobei es scheint als würde die Fähigkeit intelligent zu bauen unter den Spezies variieren.

Die Brutkammer

In den meisten Spezies ist die Brut von einer besonderen Hülle umgeben, eine schützende Struktur bestehend aus mehreren weichen Lagen aus Cerumen, um die Brut vom Rest des Nestes zu trennen (Schwarz 1948; Wille 1983; Michener 2007). In manchen Spezies kommt es zu intra-spezifischen Variationen dieser Hülle: komplett vorhanden, nicht komplett oder ganz abwesend (Michener 1961; Kerr et al. 1967; Drumon et al. 1995; van Benthem et al. 1995). Kerr et al. (1967) erklärt die Abwesenheit einer Hülle bei einigen *Melipona* Spezies im brasilianischen Amazonas durch die dort herrschenden konstanten hohen Temperaturen. Um die perfekte Umgebung für die Brut zu erschaffen und sie vor Kälte und anderen Einflüssen zu schützen wird eine Hülle erschaffen, was erklären könnte warum einige Kamm bildende Spezies wie *Scaura latitarsis*; *Trigona cilipes* und *Plebeia wittmanni* keine Hülle benötigen da sie meisten in aktiven Termiten oder Ameisennestern nisten (Kerr et al. 1967; Camargo 1970), wobei Ameisen meistens in Granitblöcken nisten (Wittmann 1989). Diese Habitate erschaffen nahezu konstante Temperaturen, womit ein *Involucrum* unnötig wäre. Die Anzahl der Schichten der Hülle ist abhängig von der Jahreszeit. Bei der asiatischen *Lepidotrigona ventralis* besteht die Hülle im Winter aus 4x mehr Schichten als im Sommer (Chinh. Et al. 2005) und bei *Austroplebeia australis* und *Plebeia remota* Kolonien findet man solch eine Hülle nur in den kältesten Monaten des Jahres (van Benthem et al. 1995; Halcroft et al. 2013). Das *Involucrum* ist nicht vollständig geschlossen, sondern besitzt Durchgänge für Arbeiter-Bienen, was Ihnen Ein- und Ausgang zur Brutkammer



Fig. 3.8 Nest entrances of Neotropical species. (a) *Frieseomelitta languida*. (b) *Friesella schroetkii*. (c) *Lestrimelitta limao*. (d) *Melipona seminigra*. (e) *Tetragonisca angustula*. (f) *Scaptotrigona bipunctata*. (g) *Paratrigona lineata* entrance in the ground. (h) *Leurotrigona muelleri* with waste pile just below the entrance. (i) *Scaura longula*. (j) *Tetragona clavipes*. (k) *Scaptotrigona depilis*. (All photos taken in Brazil by the author)

gewährleistet (Schwarz 1948). Eine weitere Funktion des **Involucrum** könnte defensive Natur sein, um parasitäre Fliegen und Bienen von der Brut fern zuhalten und somit einen interessanten Faktor dieses Themas darstellt.

Fotoscanner von Google Fotos

Abb. 5: Nestentrances; Christoph Grüter „Stingless Bees: Their Behavior, Ecology and Evolution“, S. 101

Brutzellen und Ihre Anordnung

Brutzellen bestehen aus weichem Cerumen und in jeder Zelle wächst eine individuelle Biene heran. Die Anzahl an Brutzellen in einer Kolonie variiert enorm und kann von einigen wenigen, in z.B. der asiatischen *Lisotrigona carpenteri*, bis zu mehr als 80,000 in einigen amerikanischen *Trigona* Spezies betragen (Michener 1946). Männliche und Arbeiter-Bienen wachsen in gleich großen Zellen heran, wobei die Zellen der Königin normalerweise größer sind (Engels und Imperatriz-Fonseca 1990). Bei *Tetragonisca Angustula* sind im Zentrum der Wabe etwas größere Zellen für die großen Soldiers zu sehen (Segers et al. 2015). Es gibt 3 Hauptmuster bei der Zellenanordnung in einer Wabe: Horizontale Waben, vertikale Waben und gruppierte Zellen. Jedoch existieren mehrere Variationen und dazwischenliegende Formen(fig. 3.2)(Eigene Bilder). Die häufigsten Anordnungen führe ich im folgenden auf.

Horizontale Brutkammern

Die meisten Spezies errichten horizontale Brutkammern (Wille 1983). Jede Wabe entsteht aus einer einzige Lage aus Zellen, die sich nach oben hin öffnen. Dünne Säulen aus solidem Cerumen sorgen für die Stabilität. Die Anzahl an Waben variiert wesentlich innerhalb Spezies, Kolonien und Jahreszeiten und kann von weniger als 5 bis mehr als 40 betragen (Schwarz 1948; Wille und Michener 1973; Barbosa et al.2013).

Stärkere Kolonien tendieren dazu größere Waben mit größerem Durchmesser zu produzieren (van Benthem et al. 1995; Alves et al. 2009). Gelegentlich kommt es vor, wie bei *Oxytrigona tataira*; *Tetragona clavipes* oder in der Australischen *Tetragonula carbonaria*, dass die Waben zu einer Spirale verbunden sind (Michener 1947; Souza et al. 2007; Duarte et al. 2016). Diese Spirale ist nicht Spezies-spezifisch, da es vorkommen kann, dass man diese Anordnung in einer Kolonie einer Spezies wiederfindet und bei anderen Kolonien derselben Spezies nicht (Wille 1983; Drumond et al. 1995). Es gibt ebenfalls Fälle, wie zum Beispiel bei *Oxytrigona mellicolor*, bei der in einer Kolonie Waben in Spiralen und Scheiben zur selben Zeit vorkommen (Schwarz

1948). Zellen sind Massenware, bevor die Königin ein Ei legt, haben schon unzählige Worker Brutnahrung in die Zellen „erbrochen“, bis Sie zu 2/3 gefüllt sind. Nach der Eiablage bleibt die Zelle gut verschlossen bis die Biene bereit ist zum entstehen. Sobald die Biene sich innerhalb der Zelle dreht und bewegt, fangen andere Arbeiter an das Cerumen von den Zellen zu lösen um es an anderer Stelle wiederzuverwerten (Kerr 1948; Michener 1974). Anders als in Honigbienen verwenden die Meliponini eine Brutzelle nur ein einziges Mal, wobei Sie die obere Hälfte für neue Zellen verwenden und die untere Hälfte intakt lassen. Die unteren Teile der Zellen bilden nun eine Plattform aus solidem Cerumen, den Trochoplasten, welcher als Fundament für die nächsten Zellen dient (Ihering 1903; van Benthem et al. 1995). Arbeiter bauen eine neue Wabe auf einer alten auf indem Sie eine dünne Säule aus Wax errichten, auf welcher dann eine neue Zelle entsteht. Die erste Zelle ist dabei zylindrisch, nimmt jedoch die typische hexagonale Form an, nachdem die 6 weiteren Zellen rund herum erbaut worden sind. Anders als bei der Honigbiene, werden alle Zellen der Reihe nach geschaffen (Sakagami 1982). Manche Spezies errichten jedoch gleichzeitig multiple Zellen an verschiedenen Orten auf der Wabe (Sakagami und Zucchi 1974). In vielen Fällen fangen die Arbeiter an eine neue Wabe zu bauen, bevor eine vorherige vollkommen fertiggestellt wurde.

Gruppierte Zellen

Die zweit häufigste Anordnungsform sind Zellgruppen, welche meistens durch dünne Cerumen-Verbindungen zusammen gehalten werden. Eine solche Anordnung findet man bei einer Vielzahl von entfernt Verwandten Genera (BSp. American *Trigonisca*, Frieseomelitta; Leurotrigona, die asutralische *Austroplebeia*, afrikanische *Hypotrigona*). Spezies, welche Zellgruppen anlegen zeigen meistens eine geringere Körpergröße sowie ein Mangel an Involucrum (*Austroplebeia australis* und *A. cincta* sind Ausnahmen) (Michener 1961; Camargo 1970; Wille und Michener 1973; Roubik 2006). Diese Spezies nisten häufig in irregulären, röhrenförmigen und kleinen Hohlräumen (Wille und Michener 1973; Michener 1974), was die Bildung eines Involucrum (Hülle)

verstärken könnte. Eventuell ermöglicht diese Bauweise einigen Spezies Hohlräume zu beziehen, welche für Wabenbauende Spezies unbeziehbar sind.

Spezies unterscheiden sich dahingehend, ob die Zellen kugelförmig oder vertikal verlängert sind. In manchen Spezies besteht ein Zell-Zell kontakt (Bsp. Austroplebeia), in manch anderen sind sie gut sichtbar getrennt (Wille und Michener 1973). In Austroplebeia und Trigonisca können sich die *Zellen in alle Richtungen hin öffnen*, bei den meisten anderen jedoch nur nach oben (Bsp. Frieseomelitta). Das Bauen der Zellen kann in alle Richtungen erfolgen, tendiert aber dazu vom Center zur Peripherie vorzudringen.

Halbwaben

In manchen Spezies sind die Waben deutlich irregulärer. Die Brutzellen sind immer noch zu Gruppen verbunden, jedoch in einer so irregulären Anordnung, dass sie sogar zwischen Waben auftauchen (Halbwaben). Variationen in der Anordnung der Zellen von wenig bis komplett irregulär, kann bei Friesella schrottkyi (Sakagami et al. 1973) beobachtet werden. Diese Beobachtung lässt vermuten, dass der Wechsel zwischen den Anordnung wohlmöglich nur minimale Modifikation benötigt.

Verteidigungsstrategien

Das Blocken des Eingangs durch Resin

Eine besondere Verteidigungsstrategie stellt das Blockieren des Eingangs/des Tunnels, welcher zum Brut-Areal und den Nahrungs-Pots führt. Dazu wird Baumharz benutzt, welche von den Yorkern vorher gesammelt worden ist. Unter den verschiedenen Spezies gibt es jedoch Unterschiede in der Fähigkeit, Resin zu sammeln und es geschickt einsetzen zu können. Der Genus *Melipona* bietet viele Beispiele für diese Art von Verteidigung. *Melipona seminigra* Yorker kreieren kleine Schlamm-Bälle(Kerr 1984), wohingegen *Melipona flavolineata*, *M.fasciata* und *M.panamica* Bälle aus Batumen und hartem Resin herstellen, um ihren Eingang zu blockieren und ihr Nest im Innern vor Attacken von Raubbienen wie *Lestrimelitta* o. *M.fuliginosa* zu schützen(Roubik 1983,2006; Nunes et al. 2014). *Lestrimelitta* selbst nutzt Bälle aus Wax um ihren Eingang vor Ameisen-Angriffen zu schützen(Kerr und Lello 1962), *Trigona* Cilipes hingegen scheint hauptsächlich nur Resin zu nutzen (Kerr et al. 1967). Ähnlich wie *T. Cilipes*, benutzen Arbeiter-Bienen der afrikanischen Spezies *Apotrigona nebulata* Bälle aus Resin um bei einem Angriff durch Ameisen ihren Tunnel-Eingang zu verengen(Darchen 1969).

Ebenfalls sehr interessant ist das Verhalten der Arbeiter-Bienen von *Cleptotrigona cubiceps* Räuber-Bienen, welche während eines gegnerischen Angriffs Honig in die Eingangsröhre gießen (Portugal-Araujo 1958).

Der Honig wird anschließend von den Angreifern gesammelt und scheint den Angriff zu stoppen (Portugal-Araujo 1958). Bei Spezies mit sehr kleinen Eingangslöchern, wie z.B. *Frieseomelitta*, können die Wachen den Eingang mit ihren Köpfen blockieren (Schwarz 1948;Sakagami et al. 1993). Ein ebenfalls oft beobachtetes Phänomen ist, dass Wachen am Nest klebrige Substanzen in ihren Corbicualen mit sich führen, ein Gemisch

aus Wax und Resin in verschiedenen Konzentrationen, um den Angreifer zu immobilisieren (Sakagami 1982; Roubik 2006; Lehmberg et al. 2008; Gastauer et al. 2011; Nunes et al. 2014).

Als Verteidigungsstrategie zeigen sich klebrige Substanzen als besonders erfolgreich gegenüber Wespen, Ameisen, Bienen und Menschen (Schwarz 1948; Camargo und Pedro 2003; Alves et al. 2018). Einige *Tetragronula* Spezies aus dem australischen und asiatischen Raum, sowie die asiatische Biene *Lephotrigona canifrons*, sind noch einen Schritt weitergegangen, indem sie einen weichen klebrigen Ring um den äußeren Bereich des Eingangstunnels herum bauen (Hockings 1883; Kerr and de Iello 1962; Inoue et al. 1993) (Im folgenden bei *Melipona* Spezies sichtbar).

Schwarz (1948) vergleicht diesen Ring mit einem mittelalterlichem Schloss. Hervorgehoben wird die Rolle des Resins beim Verteidigen des Nests gegenüber Ameisen, durch den dadurch auftretenden Anstieg der Resin Kollektion bei *Tetragronilla conilla* und *Tetragronula melanocephala* (Leonhardt und Blüthgen 2009). Außerdem wurde beobachtet, dass diverse Körperteile von Sammler- und Arbeiterbienen oft mit *resinähnlichen* klebrigen Substanzen bedeckt sind (Gastauer et al. 2011; Grüter et al. 2012) und asiatische Spezies sind dafür bekannt, Resin-abgeleitete Komponenten in ihrer *Kutikular* mitzuführen (Leonhardt et al. 2009, 2011a, 2015). Über die Gründe hinter diesem Verhalten ist nicht viel bekannt, ebenso wenig über die Funktion dieser Komponenten, jedoch wird vermutet dass die Individuen, welche Resin-Komponenten mit sich führen weniger schmackhaft für Angreifer wie Ameisen, Spinnen oder Wespen sind (Lehmberg et al. 2008; Drescher et al. 2014; Leonhardt et al. 2015). Ein Experiment mit diversen asiatischen stachellosen Bienen hat gezeigt, dass Ameisen vorzugsweise Bienen attackieren, welche vorher mit einer Lösung gewaschen worden sind, wodurch Pflanzenteile abgewaschen werden (Lehmberg et al. 2008). Resin ist für seine antimikrobiellen Eigenschaften bekannt, welche ebenfalls von Ameisen und Bienen als Schutz vor Pathogenen benutzt wird (Messer 1985; Christe et al. 2003; Chapuisat et al. 2007; Simone-Finstrom und Spivak 2010; Drescher et al. 2014; Brütsch et al. 2017). Ebenso wie Resin werden auch Cerumen und Schlamm dafür benutzt, ungebetene Gäste im Innern des Nests zu bedecken. Als Beispiel dafür

gelten die australischen Bienen *Austroplebeia australis* und *Tetragonula carbonaria*, welche bei einem Experiment ihren Gegner den *Aethina tumida* regelrecht „mummifizieren“ (Greco et al. 2010; Halcroft et al. 2011). *Tetragonisca Angustula* mummifiziert auch größere Käfer (Schwarz 1948; Nogueira-Neto 1997), außerdem wurden bei dieser Spezies vermehrt Ameisen gesichtet, welche im Eingang „eingeklebt“ worden sind. Einige Species verschließen ihren Eingang über Nacht mit einer porösen, weichen Schicht aus Cerumen (Michener 1946; Schwarz 1948; Kerr und de Lello 1962; Sakagami et al. 1973; Wille und Michener 1973; Roubik 1983; Roubik 2006; Grüter et al. 2011; Rasmussen und Gonzalez 2017). Unter 40 verschiedenen neotropischen Species, untersucht durch Roubik (1983), verschließen 17(43,5%) ihren Eingang bei Nacht. Bei *Tetragonisca Angustula* verschloss nur die Hälfte aller Kolonien ihren Eingang bei Nacht und noch mehr ließen den Eingang über Nacht offen stehen, wenn es den Tag vorher geregnet hat (Grüter et al. 2011). Somit scheint die Temperatur in der Nacht hierbei ebenfalls eine wichtige Rolle zu spielen (Schwarz 1948). Es wurde beobachtet, dass die Eingänge an verregneten Morgen länger geschlossen bleiben als an sonnigen Tagen und dass manche Spezies wie *Austroplebeia australis*, den Eingang bei schlechtem Wetter sogar für mehrere Tage verschlossen lassen können (Wille und Michener 1973). Diese Beobachtungen lassen darauf schließen, dass die klimatischen Bedingungen sowie die notwendige Durchlüftung des Nests bestimmen ob und für wie lange die Kolonie ihren Eingang verschließt. Bei *Lestrimelitta* oder *Scaura* können die Arbeiter-Bienen den Eingang innerhalb von Sekunden verschließen, indem Sie das weiche Endstück in die Röhre ziehen bis nur noch eine kleine Lücke übrig bleibt (Roubik 1989; pers. obs.). Welche Faktoren diesen Mechanismus bestimmen ist noch unklar. Das Blockieren des Eingangs und die Immobilisation des Gegners sind Strategien die auf eingedrungene Gegner abzielt um sie davon abzuhalten, die wichtigen Ressourcen im Innern zu erobern.

Architektonische Verteidigung

Im Vergleich mit den Honigbienen, bieten die stachellosen Bienen eine hohe Diversität an Architektur und „Baukunst“, wie man bei den einzelnen Spezies in unserem Projekt

gut erkennen kann. Neben Mechanismen zur Verteidigung wie die Entwicklung und Spezifizierung von Alarm-Pheromonen zur besseren Kommunikation, die Ausbildung von größeren Wächterguards oder das Benutzen klebriger Substanzen, welche alle eine wichtige Rolle bei Feindkontakt spielen, bringt die besondere Struktur des Eingangs und des Inneren einer Kolonie einen Prophylaktischen Effekt mit sich. Sie kann von vornherein das Risiko eines Angriffs schmälern oder steigern und dann dafür andere Vorteile oder Nachteile mit sich bringen kann. Welche Spezies auf welche Taktiken zurückgreift wird im Folgenden beschrieben. Eine der Schlüsselrollen nimmt dabei der Eingang ein, welcher von Spezies zu Spezies hochgradig variieren kann.

Der einfachste Eingang eines stachellosen Bienennestes ragt leicht aus dem Boden des Eingangslochs heraus. Nesteingänge sind nicht nur mit Verteidigung und Nahrungssuche verbunden (Biesmeijer et al., 2005), sondern auch mit physikalisch-chemischer Regulierung, wie unten diskutiert. Ein kleiner oder schmuckloser Nesteingang ist kryptisch (siehe nur Abb. F online) und ist normalerweise der einzige Durchgang zu einer relativ kleinen Anzahl potenziell defensiver ausgewachsener Bienen. Das enge Röhrchen kann mit Harz oder Cerumen verschlossen oder außen mit Tröpfchen frischen Harzes (Resin) beschichtet werden, wo Eindringlinge wie Ameisen aufgehalten werden können (Wittmann 1989; Camargo, 1984, siehe Abb. I nur online). Größere Arten, zum Beispiel *Melipona*, *Cephalotrigona* und *Scaptotrigona* (s. Abb. B nur online) bauen ebenfalls lange und / oder breite interne Nesteingangsrohre, in denen Sammelbienen, Lüftungsbienen oder Verteidiger positioniert sind.

Die Architektur des Eingangs hat entscheidende Konsequenzen für die Verteidigung einer Kolonie. Schmalere Eingänge sind leichter zu verteidigen, durch z.B. Blockieren des Eingangs, verhindern jedoch schnelle Verkehr in der Nahrungsbeschaffung (Biesmeijer et al. 2007; Couvillon et al. 2008b). Größere Eingänge hingegen erleichtern die Nahrungssuche, stellen jedoch ein hohes Risiko bei Angriffen dar. Wahrscheinlich ist das der Grund dafür, dass Spezies mit einem relativ großen Eingang eine höhere Anzahl und aggressivere Eingangs Guards besitzen (Biesmeijer et al. 2007; Couvillon et al. 2008b).

Eines der besten Beispiele für einen sehr effizienten Eingang scheinen einige *Partamona* Spezies mit ihrem sog. „Toad-Mouth“ darzustellen, die perfekte Mischung zwischen Schutz und effizienter Nahrungssuche, bei dem Sie 2 Eingangslöcher in Sequenzen baut, gefunden zu haben (Couvillion et al. 2008b). Bienen fliegen mit hoher Geschwindigkeit in das erste Loch, wobei Sie an der Wand abprallen und in das zweite Loch fallen (Shackleton et al. 2019).

Einige *Partamona* und *Pilotrigona* errichten komplizierte Strukturen, gemacht aus Schlamm und Resin angrenzend an den Eingang (Michener 1974; Roubik 1989; Camargo und Pedro 2003). , welche einem Vorraum ähneln. Es wurde spekuliert, dass dieser Vorraum Angreifer ablenken und es verzögern soll, Platz für eine große Anzahl von Wachen bieten oder Ameisenbären abschrecken könnte (Michener 1974; Roubik 1989; Camargo und Pedro 2003). Noch faszinierender ist das sog. Fake-Nest, angrenzend an das echte, welche leere Nahrungspots und Zellen beinhaltet (Roubik 1989; Camargo und Pedro 2003). Camargo und Pedro (2003) beobachteten bei einem Angriff von *Lestrimelitta rufa* auf eine *Partamona vicina* Kolonie, bei dem die Räuber das falsche Nest besetzten, während die eigentliche Brutkammer unverletzt blieb. Eine Verzögerung des Angriffs kann mehr Zeit zum Verschließen der Zugangstunnel zur Brut und Nahrungskammer gewährleisten, wie es bei *Partamona ferreirai* beobachtet worden war (Camargo und Pedro 2003).

Beide oben vorgestellten Verteidigungsstrategien stellen einen wichtigen Teil der Defensiv Reaktionen stachelloser Bienen dar. Bei unserem Projekt beherbergen wir wie erwähnt zahlreiche Spezies der Familie der Meliponini. Beide dieser Strategien zielen auf die intelligente Auswahl von Materialien ab, um Feinde daran zu hindern das Nest zu betreten, sowie es gar nicht erst soweit kommen zu lassen. Diverse Spezies scheinen diverse Mechanismen entwickelt zu haben, wobei es so scheint, als hätten sie sich perfekt, bezogen auf ihre Lebensweise und Koloniestruktur, auf die jeweiligen Hauptfeinde angepasst zu haben. Bei unserem Projekt habe ich mich mit 5 unserer Spezies beschäftigt um Ihre Verteidigungsstrategien zu untersuchen.

Paratrigona ornaticeps

Koloniegröße: 1100-2400; Ø1710 (Roubik 1983)



Abb. 6: Paratrigona; laterale Sicht



Abb. 7: dorsale Sicht

Von der Größe her eine relativ kleine Art (ca. 4-6mm Körperlänge), die vor allem durch ihre gelben Streifen im Bereich des Thorax und Kopfes auffallen (Camargo und Moure 1994; Michener 2007; Gonzalez und Griswold 2011). Sie gehört zu einem Spezies-reichen Genus, zu dem 32 Spezies gehören, welche in den Neotropen von Mexiko bis nach Argentinien verteilt sind.

Wir beherbergen diese Spezies in selbstgebaute Nistplätzen auf unserem Projekt, welche aus 2-3 Etagen bestehen. In der Natur bevorzugen sie es, in Hohlräumen im Boden zu nisten (da Silva et al. 1972; Wille 1966; Michener 1974; Fowler 1979; Camargo 1996; Camargo und Pedro 2003; Eardley 2004; Njoya 2009; Fossiler et al. 2010; Barbosa et al. 2013; Nijoya et al. 2017; Galaschi-Teixeira et al. 2018).



Abb.8: Paratrigona ornaticeps,



Abb. 9: Paratrigona ornaticeps, Eingang nachts, verschlossen

Sie erbauen einen sehr kleinen Eingang, welcher immer von mehreren Soldiers bewacht ist und so wohl leichter zu verteidigen scheint, wie auch schon (Biesmeijer et al. 2007; Couvillon et al. 2008b) erwähnten.

Wie in Abb. Nr. 8 zu erkennen ist, ist der Eingang oval und flach gebaut, sodass von vornherein kein Platz für größere Bienen geboten und so ein Eindringen erschwert wird. Durch diese kleine ovale Öffnung, welche den einzigen Zugang zum Nestinneren bildet, ist diese Spezies bei Gefahr in der Lage den Eingang mit ihren Köpfen zu verschließen. Dieses Verhalten wurde ebenfalls von Sakagami et al. (1993) und Schwarz (1948) festgestellt. Sie

bemerkten bei *Friseomelitta*, dass Spezies mit kleinen Eingangslöchern ihren Eingang mit den Köpfen der Wachen blockieren.

Bienen dieser Spezies bilden eher kleinere Kolonien mit einem Durchschnitt von ca. 1710 Individuen pro Kolonie und gehören eher zu den „schüchternen“ Spezies, was durch die Konstruktion des Eingangs auffällt. Er ist meistens gut versteckt sodass *Paratrigona* Spezies eher unentdeckt bleiben.

Tagsüber sind immer mehrere Guards damit beschäftigt den Eingang zu beschützen, wobei sie sich bei Feindkontakt vorerst zurückziehen, beim gegnerischen Angriff jedoch, herausfliegen und den Körper des Gegner mittels beißen attackieren. Alle Guard sind im Innern des Eingangs positioniert und fokussieren den Außenbereich vor dem Eingang.

Bei Nacht wird der Eingang mit einer weichen porösen Schicht aus Cerumen verschlossen, wie es bei einigen Spezies der Fall ist (Michener 1946; Schwarz 1948;



Abb. 12: Innere des Nests; Involucrum (Eigenes Foto)

Kerr und de Lello 1962; Sakagami et al. 1973; Wille und Michener 1973; Roubik 1983; Roubik 2006; Grüter et al. 2011; Rasmussen und Gonzalez 2017)(Abb.1.2.).

Die Eingangsröhre ist ziemlich kurz und führt direkt zur Brutkammer. Wie Roubik erkannte, dass erst beim Öffnen des Nests das Defensive Verhalten zum Vorschein kommt und man erkennen kann ob die Spezies sich direkt zurück zieht oder direkt angreift, konnte ich ein sehr aggressives Beißverhalten spüren, was es schwierig machte Fotos des Inneren zu erlangen. Bei einem Provokationstest, bei dem Ich einen Nagel mit einem Hammer in den Boden des Hauses gehauen habe und dadurch eine Erschütterung des Nests provoziert habe, kam es als erstes zum Angriff der Guards auf den Nagel und dann auf mich selber wobei sie Arme, Beine und Kopf attackiert haben (Abb. 1.3.). Die Bisskraft ist dabei auffallend stark im Vergleich mit Ihrer Größe.

Laut Carlos ist *Paratrigona* hervorragend in Ihrer Defensive beim Angriff von Parasiten wie Black Flies Soldiers. Im Gegensatz zu anderen Arten sind sie , wahrscheinlich durch Ihr Hygieneverhalten in der Lage eine gewisse Resistenz gegen die Eindringlinge aufzubauen, welche zum Ziel haben Ihre Larven in die Brutzellen der Bienen abzulegen. Die aus weichem Cerumen bestehenden Brutzellen von *Paratrigona* sind ähnlich wie bei den meistens Spezies horizontal angelegt (Wille 1948). Dünne Säulen aus Cerumen



Innere des Nests

sorgen dabei für die Stabilität. Die Anzahl kann dabei innerhalb einer Spezies von Kolonie zu Kolonie variieren. Hierbei ist wichtig zu betonen, dass Abbildung Nr...? die Brutzellen nur einer der beiden Kolonien des Projektes zeigt. Bei relativ kleinen Kolonien mit kleinen Eingängen herrscht meist auch keine große Honigproduktion Nahrungslagerung, wodurch ihr Nahrungssammelverkehr unter dem kleinen Eingang nicht zu leiden hat.

Abb. 13: Brutzellen, horizontal
27 (Eigenes Foto)

Trigona (Frieseomelitta) paupera

Eine Spezies, die sich durch ihre weiße Flügelspitzen auszeichnet und daher auch als „alita blanca“ bezeichnet wird, was so viel bedeutet, wie weiße Flügel.

Bislang existieren nur zwei Kolonien auf der Farm, da im Zeitraum von 2015- Heute (2021) nur eine Kolonie gerettet wurde.

Sie gehören zu den eher friedvollen Spezies, mit einer geringeren Aggressivität. Sie gehört ebenfalls zu den Spezies, welche kleinere Eingänge erbauen. Im Gegensatz zu Paratrigona jedoch, gehört sie nicht zu den Spezies, die es bevorzugen in Hohlräumen im Boden zu nisten. Sie erbauen sehr kurze kleine Eingansröhren, welche am Tag immer von einigen Guards ringsum bewacht wird und in der Nacht vollkommen verschlossen wird (Abb.15)

Rund um den Eingang herum, haben sie zur jeder Zeit des Tages Soldiers platziert. Bei Provokation durch Rütteln am Haus oder Pusten in die Röhre, kam es zum Ausschwärmen der Guards, Identifizierung des Feindes (in diesem Fall Ich selbst), jedoch umschwärmen sie nur Arme und Beine ohne sich festzusetzen und zu beißen. Das Ziel dieses Verhalten liegt vermutlich in der visuellen zur Schau Stellung von Stärke, als Warnung des Gegners.

Es scheint als hätten sie keinen hohen Drang zur Opferung eigener Worker, wie es bei einigen

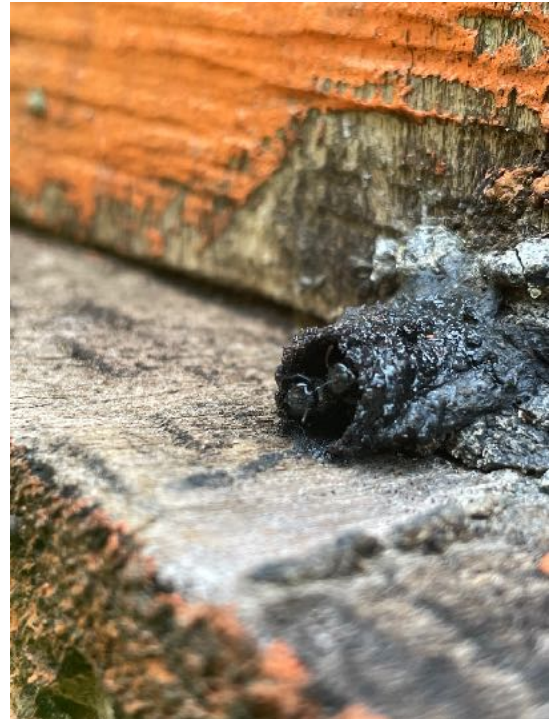


Abb. 14: Guards blockieren den Eingang mit ihren Köpfen

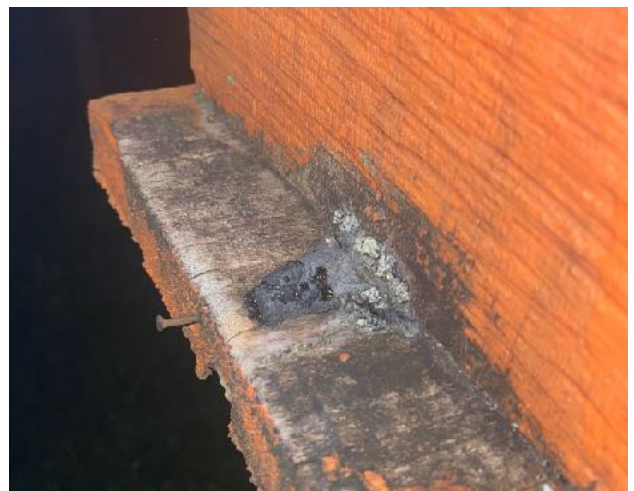


Abb.15 : nachts geschlossener Eingang

anderen Spezies, deutlich der Fall ist.

Somit schwärmen sie aus, warnen den Gegner und warten.

Im Innern des Nestes sind die klar abgetrennten Brutzellen sehr gut zu erkennen. Daneben wurden große Honig und Pollentöpfe gebildet (Abb. Nr. 16). Rund um die Brut scheinen sie eine Art Involucrum gebildet zu haben (Abb. 17). Im Gegensatz zu manch andere erbaut diese Species sehr komplexe Strukturen.



Abb. 16: Pollen und Honigtöpfe



Abb. 17: Innere des Nests;
Nahrungsspeicher und Brutkammer

Nannotrigona perilampoides

Koloniegröße: 700-1200; Ø 950 (Quezada-euan & Gonzalez-Acereto 2002)



Abb. 18: *Nannotrigona perilampoides*

N.perilampoides ist mit einer Größe von etwa 3,5-5mm eine eher kleine und außerdem schüchterne Art, welche in der Natur vorzugsweise in Baumstämmen nistet. Diese Spezies bildet relativ kleine Kolonien von 700-1200 Individuen.

Sie sind in den Neotropen sehr bekannt und können innerhalb oder in der Nähe von Städten und zerstörten Regionen ebenfalls überleben (Rasmussen und Gonzalez 2017). Sie bewachen ihren Eingang mit Soldiers, befinden sich bei Tag am Ring und innerhalb der Eingangsröhre, ziehen sich aber bei potentieller Gefahr schnell zurück und zeigen keine Form von aggressivem defensiven Verhalten. Sie besitzen eine sehr lange Eingangsröhre, die eine gute Rückzugsmöglichkeit bietet. Diesen Eingang verschließen sie nachts mit einer Art lockerem Vorhang, der wie Wittman und Camargo schon beschrieben, aus **Harz und Cerumen** besteht (Wittmann, 1989; Camargo, 1984), wie in Abb. .. dargestellt ist. Allerdings verbleiben in der Nacht weiterhin Guards innerhalb der Eingangsröhre, weshalb der nicht ganz dicht verschlossene Eingang wohlmöglich dazu dient, potentielle Feinde noch visuell wahrnehmen zu können.

Sie zeigen keine Art von aggressivem Beißverhalten gegenüber näherstehenden Menschen oder Objekten, sondern verstecken sich im Inneren. Allgemein erscheint diese Spezies als schüchtern und bedacht. Sie scheint es vorzuziehen Feind Kontakte zu vermeiden. Im Vergleich mit anderen Arten haben sie keine größeren Soldiers entwickelt und sind durch ihre geringe Größe im direkten Kampf mit anderen Bienenspezies eher benachteiligt, sind jedoch gegen kleine parasitäre Eindringlinge hervorragend geschützt. Sie erbauen Tunnelsysteme, welche zu leeren „Fake“ Zellen, die für Verwirrung sorgen sollen. So ist Ihnen möglich, ihre Priorität, Die Brutzellen, schützen zu können.

Eines Tages kam es beim Projekt zum Angriff von Black flies auf 2 unserer Kolonien. Zum einen griffen sie *Scaptotrigona Pectoralis* an und zeitgleich ebenfalls *N.*



Abb. 19: Eingang bei Nacht, verschlossen mit weichen Lagen aus Cerumen(Eigenes Foto)



Abb. 20: Eingang bei Tag mit herausguckenden Soldiers (Eigenes Foto)

perilampoides. In vielen Fällen, sind die Kolonien nicht dazu in der Lage, effizient gegen die Eindringlinge vorzugehen und sterben daran. *N. perilampoides* hingegen schützt sich mit ihrer geschickten Baukunst und Ihrem faszinierenden hygienischem Verhalten.

Nannotrigona Perilampoides vs Black flies:

Eine gerettete *N.perilampoides* Kolonie wurde aus einem zerbrochenen Baumstamm in ein neues selbstgebautes Bienenhaus umgesiedelt und wurde von black flies (Parasit) attackiert. Black flies zählen zu Parasiten und attackieren mit dem Ziel ihre Eier in Pollen-/Honigtöpfe abzulegen, sodass die Larven sich dort ernähren und heranwachsen können.

Im Gegensatz zu anderen Spezies, in diesem Fall eine *Scaptotrigona* Art, welche zeitgleich von black flies parasitiert wurde, attackieren *N.perilampoides* die black flies nicht frontal, sondern verschließen schnellstmöglich alle Pollentöpfe, um so zu verhindern, dass Eier hinein gelegt werden können (Carlos obs.). Die zu dem Zeitpunkt

unbekannte *Scaptotrigona* Art hingegen, versuchte durch direktes Angreifen die black flies möglichst schnell zu eliminieren. Dieses Vorgehen war allerdings zeitlich nicht zu bewerkstelligen, da sich die Larven schnell in den Pollen- und Honigtöpfen vermehren, wie in Abb. 22 zu sehen ist. Die *Scaptotrigona* Kolonie ist daher gestorben.

Generell ist wenig bekannt über das hygienische Verhalten stachelloser Bienen im Vergleich zu den Honigbienen, welche Zellen öffnen, die tote und infizierte Larven und Puppen enthalten und diese aus dem Nest herausbefördern. Dieses Vorgehen reduziert das Risiko, dass sich Krankheiten innerhalb einer Kolonie übertragen (Rothenbuhler 1964; Spivak et al. 2003; Bigio et al. 2013). Experimentelle Studien über diverse neotropische Spezies lassen vermuten, dass stachellose Bienen ebenso



Abb. 21: *S. pectoralis* bei der Bekämpfung von Larven der Black flies(Eigenes Foto)

hocheffizientes hygienisches Verhalten aufweisen (Medina et al. 2009; Nunes-Silva et al. 2009; Al Toufailia et al. 2016)). Bei einem Experiment, bei dem die Brut von stachellosen Bienen eingefroren und getötet worden ist, waren nach 48 Stunden 50-99% der toten Brut beseitigt worden (Medina et al. 2009; Nunes-Silva et al. 2009; Al-Toufailia et al. 2016). Jedoch scheint es beträchtliche inter- und intraspezifische Variationen im hygienischen Verhalten zu geben, was durch die unterschiedliche olfaktorische Sensitivität der Worker erklärt werden könnte (Jesus et al. 2017).

Wahrscheinlich ist es, dass in diesem Fall *N.perilampoides* dazu in der Lage war, Larven und Puppen aus dem Nest zu transportieren, da sie die Infektion überlebt haben. Häufig kommt es zum Kolonie Tod durch den Angriff von Black Flies.

N.perilampoides arbeitet in diesem Fall sehr gründlich und befördert angefallenen Abfall zügig aus ihrem

Nest. In diesem Fall schaffte es die Kolonie einen Parasiten, wie die black flies, abzuwehren und zu überleben.



Abb. 10: Innere des Nests, Eingang von Innen



Abb. 11: Pollen und Honigtöpfe

Tetragona Lepeletier & Audinet-Serville, 1828

Dieser Genus umfasst zum jetzigen Zeitpunkt 13 bekannte Spezies mittelgroßer Bienen(5-8mm), welche von Mexiko bis nach Argentinien verteilt sind(Camargo und Pedro 2013; Roig-Alsina et al. 2013).

Bei unserem Projekt befindet sich nur eine Spezies dieses Typs:

T. ziegleri

Trigona ziegleri:

Diese Spezies erbaut lange Eingangsröhren mit herausstechenden „Ästen“ (Abb.24). Es ist Immer eine bestimmte Anzahl von Soldiers am Eingang positioniert. *T. Ziegleri* wirkt

sehr friedlich und nicht aggressiv. Ihr Nistplatz ist ein Baumstamm, indem sie gerettet worden sind. Ihre Eingangsröhren fallen durch Ihre dunkel glänzende Farbe auf.

Sollte ein Eindringling zu nahe kommen, Warnen Sie Ihn, indem Sie mit den Flügel vibrieren (*Wingvibration*), sind jedoch nicht sehr aggressiv gegenüber Menschen.

Ein besonderes Merkmal dieser Bienen sind ihre Giftgrünen Augen und ihr oranger Körper, welche *Tetragonisca Angostura* ähnelt. Bei einem Kampf

mit einer anderen Spezies konnte man sehen, dass sie sich bei einem Angriff anderer Bienen durch das Festbeißen in deren Flügeln, verteidigen. Im Kapitel M. *costaricensis* wird das Verhalten genauer erklärt.



Abb. 22: *T. ziegleri* Guard

Am Tag sind immer mehrere Guard rund um den Eingang positioniert und bei Nacht



Abb. 23: Eingang bei Tag *T.ziegleri* (Eigenes Foto)

verschließen sie Ihren Eingang mit Cerumen und Riesin. Ein Blick ins Innere war bei dieser Spezies leider nicht möglich, da wir sonst zu viele Strukturen beschädigt hätten.



Abb. 24: Eingang bei Tag von vorne (Eigenes Foto)

Melipona Illiger, 1806

Melipona (Michmelia)

Stachellose Bienen dieses Genus nehmen mit einer Größe variierend von 8-15mm den Platz der größten und robustesten Meliponini ein, welche meist typischerweise in relativ kleinen Kolonien leben (Michener 2007). Ihre Größe entspricht somit ungefähr der Größe einer Honigbiene.

Ihr Verbreitungsgebiet zieht sich vom Norden Mexikos bis hin zum Süden Argentinens.

Bei unserem Projekt befinden sich 2 Spezies dieses Genus:

Melipona Fuliginosa und Melipona Costaricensis

Melipona fuliginosa

Koloniegröße: 250-600 (Roubik 1983),
bildet Waben



Abb. 26: *M. fuliginosa*



Abb. 25: Haus von *M. fuliginosa* (Eigenes Foto)

Melipona fuliginosa gehört zu dem Genus *Melipona* *michmelia*.

Davon stellt *M. fuliginosa* zusammen mit *M. titania* die größte Spezies dar (Chapt.1 Michener 2007). Wie auf dem Bild zu erkennen, sind Bienen dieser Spezies mit einem schwarzen Fell bedeckt und besitzen gelbscheinende Flügel mit orangen Farbtönen am Rüssel.

Bei unserem Projekt beherbergen wir 2 Kolonien dieser Spezies, bei denen genau sichtbar wird, was für Baukünstler sie sind. Aufgrund Ihrer enormen Größe und ihres



Abb. 27: Eingang von vorne (Eigenes Foto)

Gewichtes sind sie dazu in der Lage andere Materialien für den Erbau Ihres Nests und Eingangs zu verwenden als ihre Verwandten. Sie erschaffen ein daumengroßes Loch umgeben von robusten Materialien, die eine Art Schutzring um den Eingang bilden. In diesen werden zum Beispiel kleine Steine, Schlamm und Riesen integriert. Stachellose Bienen des Genus *Melipona* sind, wie *Cephalotrigona* und *Melipona bocandei*, in der Lage, eine Verteidigungsmauer von ausreichender Dicke zu errichten, um das Benutzen von Nistplätzen mit zu großen Öffnungen zu ermöglichen (Portugal-Araújo, 1955; Roubik, 1983).

Die Worker von *Melipona* scheinen einzigartig darin zu sein, die Außenseite von Nest und Bienenstock auf scharfe Kanten, Risse oder andere Unregelmäßigkeiten zu untersuchen und dann Materialien darauf abzulegen und genau das haben wir auch festgestellt. Bei einer Kolonie unseres Projektes ist zu sehen, wie mehrere Worker, Tage damit verbringen, Risse im Holz in Eingangsnähe zu beheben. Außerdem verbrachten sie Tage damit ein störendes Netz abzumachen (Abb.30).

Sie verschließen Ihren Eingang bei Nacht, im Gegensatz zu Ihren eng Verwandten *M. costaricensis*, sondern lassen ihn geöffnet und bleiben auch bei Nacht im Inneren lautstark aktiv (pers. obs.)(Video). Sie positionieren dabei keine Soldiers direkt oder außerhalb des Eingangsrings, dafür jedoch im Innern, nahe des Eingangs und reagieren genauso auf Störungen in der Nacht wie am Tag (pers. obs. Versuch „Lichtreiz in der Nacht“). Bei einer Anleuchtung des Eingangs bei Nacht flog ein Soldier aus dem Nest heraus und attackierte mich.

Verglichen mit anderen Arten von stachellosen Bienen wie *Scaptotrigona*, zeigt *M. fuliginosa* ein sehr geschmälertes Angriffsverhalten gegenüber Feinden. Ein Grund dafür könnte



Abb 28 : *M.fuliginosa* Eingang bei Nacht (Eigenes Foto)

sein, dass sie zu den größten existierenden stachellosen Bienen zählen und selber manchmal auf Raubzug gehen (Nogueira-Neto 1970, Camargo und Pedro 2008) verglichen mit den Räuberbienen *Lestrimelitta*, ist das allerdings selten der Fall.

Sobald Gefahr droht, ertönt das warnende Summen im Inneren der Kolonie. Sollte das nicht reichen um den Feind zu vertreiben, wird ein „Scout-Soldier“ losgeschickt, der sich am Gegner festsetzt und die Flügel laut stark vibrieren lässt (Beim Menschen). Sie reagieren auf Provokationen nicht mit blinden Ausschwärmen der Soldiers, sondern beschützen Ihr Nest.

Durch ihr enorm ruhiges Verhalten bei Stress, lässt sich ein Bewusstsein der eigenen Stärke erkennen. Ihre Kolonien können innerhalb weniger Stunden andere *Melipona* Kolonien vollkommen zerstören (A. Vollet-Neto, pers. communication). Allerdings sind sie keine „verpflichtenden“ Räuber, sondern überfallen andere Nester nur unter besonderen Umständen in der Umwelt (Nogueira-Neto 1970).



Abb. 30 : *M.fuliginosa* Pollen-Honigtöpfe (Eigenes Foto)



Abb. 29: *M. fuliginosa* worker vorm
Nesteingang und entfernen ein altes
Netz(Eigenes Foto)

Melipona costarricensis

Koloniegröße: $\approx$ 2000 (Michener und Wille 1973)



Abb. 31 : *M.costarricensis*

Ebenfalls wie *M. fuliginosa* gehört sie zu dem Genus der größten stachellosen Bienen „*Melipona* illiger“. Der Phonotyp von *M. costarricensis* ähnelt den von Hummeln oder Honigbienen. Ihr Thorax und ein Teil des Kopfes ist mit Fell geschmückt, auf der dorsalen Seite des Abdomen sind gelb-schwarze Streifen zu erkennen.

Ebenfalls wie *M. fuliginosa* gehört sie zu dem Genus der größten stachellosen Bienen „*Melipona* illiger“. Im Gegensatz zu Ihren Verwandten bilden Sie jedoch deutlich größere Kolonien. Sie sind sehr friedlich, wissen sich aber bei einem Angriff zu verteidigen. Auf den Bau des Nesteingangs wird viel Wert gelegt, da dieser sehr robust konstruiert erscheint. Wie andere Meliponini bauen sie Ihren Eingang aus Cerumen, jedoch sind sie ebenfalls wie *M. fuliginosa* in der Lage , größere Bodenpartikel zu transportieren und mit zu verwenden. Sie gehören nicht zu den Spezies welche eine hervorstechende, gut sichtbare Eingangsröhre erbauen, sondern legen bei Ihrer Konstruktion viel Wert auf Stabilität, Robustheit und Sicherheit. Der Eingang liegt meist versteckt und der Zugang ist ziemlich schmal.

Sie zählen nicht zu den hoch aggressiven Spezies sondern sind Fremdoobjekten gegenüber eher friedlich und zurückhaltend, sind somit nicht leicht zu provozieren, sondern scheinen erkennen zu können, wann wahre Gefahr droht. Bei Platzierung

meines Fingers direkt neben dem Eingang „beschnupperte“ ein Guard ihn, zeigte jedoch kein großes Interesse.

Sollte es zu einem überraschenden Angriff kommt, reagieren sie nicht mit massenartigem Ausschwärmen, sondern fokussieren sich darauf, das Nest zu beschützen. Soldiers sammeln sich rund um den Eingang und warten, dass Eindringlinge in Reichweite sind. Da sie relativ groß sind im Vergleich zu anderen Spezies, ist es eine Leichtigkeit für Sie den Kopf des Gegners abzubeißen.

Wenn genug Zeit ist, verschließen sie den Eingang komplett, sodass niemand rein und raus kommen kann. Passend zu ihrer sonstigen Struktur, benutzen sie festes Cerumen, um in der Nacht den Eingang zu verschließen (Abb. 35).

Beim Öffnen des Nests fallen sofort die Honig und Pollentöpfe ins Auge (Abb.33), welche ähnlich wie ein Ring die Brutzellen in der Tiefe beschützen. Es fallen klare deutliche Strukturen auf, wobei ein Involucrum nicht zu sehen ist.



Abb.32: Innere des Nests, Honig- und Pollentöpfe (Elgenes Foto)

Trigona ziegleri vs Melipona costaricensis:

Trigona ziegleri wurde in der Nacht von einem Ameisenbär attackiert, welcher das gesamte Bienenhaus zerstört hatte, sodass Einzelteile am nächsten Morgen verteilt auf dem Boden lagen (Abb. 37). Das kommt nicht besonders oft vor, jedoch hat uns ausgewachsener Riesenameisenbär in regelmäßigen Abständen einen Besuch abstattete. Der Schwarm von *T.ziegleri* griff, aufgrund des Verlustes ihres Nestes , nachbarliegende Kolonien an, um ein neues Nest zu finden, womit der einzige Fall beschrieben wird, bei dem *T. ziegleri* aggressives Verhalten zeigte.

Sie griffen *Melipona costaricensis* an, welche *Tr.ziegleri* in der Größe überlegen ist. *M.costaricensis* ist in einem Baumstamm in direkter Nähe zu dem Haus von *T. ziegleri* untergebracht (Abb)... Sie besitzen einen stabilen und gut bewachten Eingang, welchen sie in der Lage sind schnell zu



Abb. Nr. 33: Eingang *M. costaricensis* bei Tag, aktiv (Eigenes Foto)

verschließen. Sie lassen sich kaum herauslocken und verlassen nicht unnötig ihre Position um den Nesteingang herum bzw. gehen in die Luft, sondern kämpfen rund um den Eingang herum. Es ist deutlich zu sehen wie mehrere Guard aus dem Inneren des Nests hervorkommen. *Tr.ziegleri* steht bzw. fliegt vor dem Nest von *M.costaricensis* herum. Sie versucht *M.costaricensis* am Eingang zu attackieren, indem sie sie an den Flügeln angreift. Dieses Manöver fabrizieren sie häufig zu zweit, um den Größenunterschied zu beheben und ihre Chancen zu erhöhen, *M.costaricensis* flugunfähig zu machen und zu Boden zu bringen. Andersherum orientiert sich *M.costaricensis* zum Kopf von *T.ziegleri* und versucht diesen mit Hilfe ihrer Mandibeln zu entfernen. Dabei versuchen sie *T.ziegleri* ebenfalls in Bodenrichtung zu zerren,

halten und *T.ziegleri* nicht zu nah heran kommen lassen. Ausschwärmen als visuelle Zurschaustellung von Stärke ist bei *Melipona* Spezies in keinem Fall zu sehen. Der Kampf ereignete sich über einen ganzen Tag und stoppte nachdem *T. Ziegleri* Ihr Nest wieder beziehen konnte.



Abb. Nr. 34: *M. costaricensis* Eingang
verschlossen bei Nacht (Eigenes Foto)

Diskussion



Abb. Nr. 35: Eingang von *Melipona*, bei Belagerung von *T. ziegleri* (Eigens Foto)



Abb. Nr. 36: heruntergefallenes Haus von *T. ziegleri* (Eigenes Foto)

Was sind Honigbienen?

Honigbienen (Gattung *Apis*)

Die Honigbienen (Gattung *Apis*) sind hoch eusoziale Bienen und nehmen unbestreitbar die höchste Evolutionsstufe in der Bienenwelt ein. Sie bilden große, langlebige Staaten, mit nur einer Königin (Weisel, sie kann mehrere Jahre leben), den Drohnen (Männchen, die nur in Sommermonaten auftreten) und vielen sterilen Arbeiterinnen, deren Lebensdauer von einigen Wochen bis zu mehreren Monaten variieren kann. Ein derart großes, komplexes Staatswesen benötigt große Nahrungsvorräte, um Nahrungsmangel oder Schlechtwetterperioden zu überstehen. Alle *Apis*-Arten bauen Waben aus **Wachs**, das aus den Wachsdrüsen der Arbeiterinnen abgesondert wird. Die Waben selbst bestehen aus sechseckigen Zellen in einer oder mehreren senkrechten Lagen.

Bis auf eine Art der Gattung, sind alle Arten nur in Asien heimisch. Die Ausnahme ist natürlich ***Apis mellifera***. Sie hat sich am weitesten verbreitet und wurde mittlerweile auf

allen Kontinenten, bis auf die Antarktis eingeführt. Die meisten Arten sind zwar **Suptropenbewohner**, doch die Gattung ist sehr anpassungsfähig, sodass Honigbienen in verschiedensten Klimaregionen leben: vom heißen Äquatorialafrika bis zum kalten Skandinavien und vom Tiefland auf Meeresniveau bis zu den Höhen **Himalaja**. Sie sind echte Generalisten und können ein großes **Sprektum** **verschiedene** Nahrungspflanzen nutzen.

Honigbienen sind so etwas wie lebende **Fossile**. Sie umfassen die Gattung *Apis* innerhalb **der** ansonsten ausgestorbenen Tribus Apini. Zur Gattung *Apis* gehört die wohlbekannte westliche Honigbiene *Apis mellifera*, wie auch die ähnlichen asiatischen Arten *A. cerana*, *A. koschevnikovi*, und *A. Nigrocincta*. Zu den asiatischen Arten zählen die weiterhin kleinen Arten *A. adreniformis* und *A. florea*, sowie die sehr große Art *A. dorsala*. Die meisten Honigbienen stammen aus Asien, doch neuere Erkenntnisse aus der Sequenzierung des Genoms von *A. mellifera* sprechen dafür, dass sich diese Art in Afrika entwickelt hat und dann mindestens zweimal unabhängig voneinander nach



Abb. Nr. 37: Schwebende *T. ziegleri* vor dem Eingang im Baumstamm von *M. costaricensis*

Europa gelangt ist. Die Honigbienen sind eng verwandt mit anderen Vertretern der Unterfamilie Apinae, zu der Hummeln, Langhornbienen, Prachtbienen sowie Pelzbienen zählen. Diese Bienen haben kleine Nester, die von einem bis hin zu einigen Hundert

Individuen bewohnt werden, während Honigbienen im Lauf ihrer Evolution dazu übergegangen sind, als mehrjährige Völker zu leben, und sich, um den Winter zu überstehen, auf die Speicherung von Honig spezialisiert haben (Noah Wilson-Rich; Die Biene-Geschichte-Biologie-Arten; S.20).

Bienen in der neuen und alten Welt:

Abgesehen von der Antarktis und dem Hochgebirge kommen Bienen in allen Lebensräumen vor. Je nach Art fühlen sie sich in unseren Städten sowie im Polarkreis wohl, wo sie von der saisonalen Blütenfülle profitieren. Ein wichtiges Merkmal, indem sich viele Bienen unterscheiden, ist ihre Beziehung zu Blüten; einige Bienen sind auf bestimmte Pflanzenarten spezialisiert, während andere Generalisten sind. Bienen unterscheiden sich in ihren Lebensräumen, wobei Blütenangebot, Angebot an Nistkästen wie auch das Klima entscheidend sind. Auch der Unterschied zwischen Bienen in tropischen und gemäßigten Klimazonen ist wesentlich.

Die neue Welt

Die Landmasse der westlichen Hemisphäre war einst von unberührten, unterschiedlichen, doch zusammenhängenden Lebensräumen eingenommen. Diese riesigen Gebiete, die – in evolutionären Zeiträumen betrachtet- bis vor kurzem vom Menschen noch weitgehend unbeeinflusst waren, beherbergten eine schier unübersehbare Fülle von Blütenpflanzen. Die vielfältige Flora des amerikanischen Doppelkontinents ermöglichte die Evolution Tausender charakteristischer Bienenarten, die auf die dort heimischen Blütenpflanzen spezialisiert sind. Wie zum Beispiel die Kürbisbienen *Peponapis* und *Xenoglossa*, die beide zum Tribus der Langhornbienen gehören, welche bei der Nahrungssuche auf die Blüten von Kürbissen und Melonen beschränkt sind.

Die alte Welt

Wie überall auf der Welt wirkte sich auch in Afrika und Asien die ständige Bedrohung durch Fressfeinde auf die Evolution des Bienenverhaltens aus, und zwar meistens derart, dass die Bienen gezwungen waren auf Wanderschaft zu bleiben anstatt sesshaft zu werden. **In tropischen Regionen gibt es in der Regel mehr Fressfeinde(Prädatoren)** als in gemäßigten Breiten, und das sind auch die Lebensräume, wo man heutzutage mehr aggressive Bienen- und Wespenarten findet. Wie auf dem amerikanischen Doppelkontinent konnten sich die Bienen parallel zu den Blütenpflanzen in viele verschiedene Arten auseinanderentwickeln und den vielfältigen und in den vielfältigen Lebensräumen von den Tropen bis hin zum Polarkreis sichere Nischen finden. Afrikanische Honigbienen, wie sie die alten **Ägpter** hielten, waren höchst aggressiv und sind es auch heute noch. In anderen Regionen, bspw. In Europa, führte die Haltung der Bienen durch Zuchtauswahl zu wünschenswerten Eigenschaften wie einer fehlenden Angriffslust und einer geringeren Neigung zu schwärmen (Noah Wilson-Rich; Die Biene S.23). Diese Art jedoch wurde in die Neotropen eingeführt, wo es in Costa Rica zu Rückzüchtungen ungewünschter Verhaltensweisen kam, wie eine hohe Aggressivität, was den Namen der dort lebenden Apis erklärt: Killerbiene.

Was sind stachellose Bienen ?

Stachellose Bienen bevölkern die tropische Erde seit über 65 Millionen Jahren – länger als Apis, die stechenden Honigbienen (Camargo und Pedro, 1992; Michener, 2000).

Die Tropen und die Subtropen bieten ein zu Hause für tausende Arten von Bienen. Eine dieser Gruppen die immer wieder heraussticht sind die stachellosen Bienen, auch Meliponini **genannt**. In den Neotropen ist zum Beispiel ca. die Hälfte aller Bienen die man am wahrscheinlichsten auf den Blüten sehen kann, eine stachellose Biene. Sie können kleiner als eine Fruchtfliege oder größer als die riesige Honigbiene *Apis dorsata* sein und genauso wie Honigbienen (Apini), leben stachellose Bienen in Kolonien und produzieren Honig. Wie viele andere Tiere, müssen die Meliponini sich, in einer immer weiter steigenden **Menschen.modifizierten** Welt, immer wieder neuen Herausforderungen stellen, einschließlich groß-angelegten Habitat Verlusten, dem weitverbreiteten Gebrauch von Agrochemikalien, dem Klimawandel und neu eingeführten Spezies. All diese Punkte üben enormen Druck auf stachellose Bienen Populationen aus. **(evtl. Einleitung. Und Human Impact).**

Stachellose Bienen gehören zu den Hymenoptera (Apidae), ebenso wie Hummeln (Bombini), die Honigbienen (Apini) und die Orchideen Bienen (Euglossini). Diese 4 Gruppen zeichnen sich durch ein sog. Pollenkörbchen (Corbicula) aus, welches sich an ihren Hinterbeinen befindet und ihnen ermöglicht große Mengen an Pollen und insbesondere an **Resin** zu transportieren (Martins et al. 2014). Mit über 550 beschriebenen Spezies, zugehörig zu dutzend Genera, enthalten die stachellosen Bienen mehr Spezies als die anderen 3 Gruppen zusammen (Eardley 2004; Rasmussen und Cameron 2010; Camargo und Pedro 2013; Rasmussen et al. 2017). Zum Vergleich : Es gibt ~250 Spezies von Hummeln, ~200-250 Spezies von Orchideen-Bienen und ~11 Spezies Honigbienen (Michener 2007; Danforth et al. 2013; Ascher und Pickering 2018).

Desweiteren existieren viele unbekannte Spezies der Meliponini (Eardley 2004; Michener 2007; Rasmussen und Camargo 2008; Freitas et al. 2009; Rasmussen

und Cameron 2010; Pedro 2014; Hurtado-Burillo et al. 2017; Ndungu et al. 2017; Roubik 2018).

Phylogenetische Analysen bestätigen eine Hauptverteilung in 3 **verschiedene** Gruppen, welche zu einem sehr frühen Zeitpunkt in der evolutionären Geschichte von Meliponini voneinander abgewichen sind: die **afrotropischen**, die Indo-Malay/Australasiatischen und die Neotropischen (Rasmussen und Cameron), wozu alle der Spezies des Projektes zugehören.

Die Mehrheit von stachellosen Bienen kann in den Neotropen (77%, ca. 426 Spezies) gefunden werden, gefolgt von der Indo-Malay/Australischen Region (16%, ca. 90 Spezies) und den Afrikanischen Tropen (7%, ca. 36 Spezies), wo sie in äquatorialen Regionen am diversesten sind (Eardley 2004; Eardley und Kwapong 2013; Angillet et al 2015).

Im Norden Afrikas bildet die Sahara eine natürliche Barriere. Im Süden kommen sie bis hin nach Südafrika und die südliche Grenze von Madagaskar vor. In Asien und Australien (~90 Spezies) sind stachellose Bienen von Indien im Westen (Rasmussen 2013), zu den Solomon Islands im Osten und von Nepal, China (Yunnan, Hainan) und Taiwan im Norden bis hin nach Australien im Süden verteilt (Rasmussen 2008; 2013; Pan et al 2020).

Beide Gruppen produzieren Honig in mehrjährigen Nestern, die von einem Schwarm unfruchtbarer Arbeiterinnen und einer Königin gegründet wurden, und Kolonien produzieren gelegentlich männliche Bienen. Doch stachellose Bienen haben 50-mal mehr Arten und unterscheiden sich, wie hier^[1] hervorgehoben wird, in vielen biologischen^[1] 1] logisch bedeutsame Wege. Meliponine können nicht migrieren. Auch im Gegensatz zu Honigbienen produzieren sie Brut nach Art von Solitärbiene, wobei ein Ei in einer verschlossenen Zelle auf eine Nahrungsmasse gelegt wird. Im Allgemeinen produzieren Völker im Vergleich zu Honigbienen viel weniger Honig und haben daher eine geringere wirtschaftliche Attraktivität (siehe Abb. A nur online). Im Gegensatz zu Apis haben Meliponien

im Allgemeinen keinen Stachel, paaren sich nur einmal, verwenden kein Wasser, um ihr Nest zu kühlen, oder reines Wachs, um es zu bauen, können nicht freischwärmen, um sich zu vermehren (sondern müssen stattdessen zuerst ein neues Domizil). Die Männchen ernähren sich von Blumen, während die trächtigen Königinnen nicht fliegen können.

Stachellose Bienen und Honigbienen teilen viele wichtige Gemeinsamkeiten, unterscheiden sich aber in vielen Sachen (Tab. 1.2.)(reviewed in Sakagami 1971; Michener 1974).

Im Gegensatz zu der Königin der Honigbiene, paaren sich stachellose Bienenköniginnen nur mit einem Partner. Ein weiterer signifikanter Unterschied besteht in der Aufzucht der Brut: Nach der Eiablage füttern Honigbienen ihre Larven fortführend bis sie ihre finale Größe erreicht hat. Danach werden die Zellen verschlossen, bis die adulte Biene auftaucht. Bei stachellosen Bienen läuft es anders. Die Worker der Meliponini fangen damit an Nahrung für die Larven in leere Zellen zu erbrechen (sog. Massenversorgung). Daraufhin legt die Königin in jede Zelle mit Larvennahrung ein Ei, welche sofort von einem Worker verschlossen wird (Chap. 5). Ein Ei über der Nahrung für die Larven abzulegen ist ein Verhalten, welches Solitary Bienen und stachellose Bienen gemeinsam haben (Michener 2007). Durch diese Art von Brutaufzucht haben adulte Bienen keinen Kontakt zu den Eiern und den heranwachsenden Larven, was wahrscheinlich bedeutende Konsequenzen für die Biologie der Meliponini birgt. Zum Beispiel hat dieses Verhalten einen großen Affekt auf die potenzielle Übertragung von Krankheiten und hindert Worker daran männliche diploide Larven zu entfernen, was Einzelne Paarung der Königin erklären könnte. Die Generelle Organisation des Arbeitsalltags von stachellosen und Honigbienen weist neben vielen Parallelen, ebenso erwähnenswerte Unterschiede auf. Bei beiden ändern sich die Aufgaben einer Biene mit dem Alter. Jüngere Bienen sind

zum größten Teil in die Brutaufzucht und in andere Aufgaben im Inneren des Nests involviert, wohingegen ältere Bienen den Nesteingang bewachen und Ressourcen sammeln. Ein Unterschied besteht darin, dass Bauaktivitäten im Leben eines Workers stachelloser Bienen eine wichtigere Rolle einnehmen als bei Workern von Honigbienen. Ein Grund dafür ist, dass benutzte Zellen niemals wiederverwendet werden, sondern vom Grund auf für jedes Ei neu erbaut werden. Außerdem werden die beschützenden Lagen von Cerumen und Batumen konstruiert und ständig modifiziert um die Kolonie zu schützen (Chap. 3). Ein weiterer großer Unterschied besteht in der Art der Verteidigung ihrer Nester. Während die Guards von stachellosen Bienen keine Stachel besitzen, zeigen Guards von mehreren Spezies einen höheren Grad an spezialisiertem Verhalten, wobei sie zum Beispiel für längere erweiterte Zeitperioden bewachen und in den meisten Fällen größer sind als andere Worker (Chap. 7)(Grüter et al. 2011; 2017; Wittwer und Elgar 2018; Baudier 2019).

Die Annahme stachellose Bienen seien eventuell aufgrund des fehlenden Stachels nicht fähig sich zu verteidigen und nicht konkurrenzfähig, trifft nicht zu.

Diskussion im Bezug auf eigene Beobachtungen

Über die Jahrtausende entstand eine Reihe von verschiedenen Spezies der Meliponini, welche in den Großteilen der Tropengebiete der Erde zu finden sind. Wie alle anderen Lebewesen, sind auch die stachellosen Bienen ständigen Gefahren ausgesetzt. Fressfeinde setzen sich aus Wirbellosen, vor allem Ameisen, und Wirbeltieren zusammen, einschließlich Menschen, Bären, Mardern, Ameisenbären und vielen Opportunisten, sowie Parasiten, kommen neotropische Buckelfliegen, einige Milben, und wenig bekannte Mikroben vor (Roubik), welche immer wieder auf der Suche nach einem Weg zum Innern des Nests sind.

Aufgrund der Diversität an besetzten Ökosystemen, haben sie sich auf die verschiedensten Verteidigungsstrategien spezifiziert. Dazu gehört neben der

Entwicklung großer Soldiers und das Beißen des Gegners, auch die Nistwahl, sowie die Konstruktion des Nests. Manche Arten bevorzugen hohe Baumgipfel, manche, es lieber in Bodennähe zu bleiben, andere wiederum, in Lücken zwischen den Wurzeln eines lebendigen Baumes, andere in einem Toten.

Das Wesen der unterschiedlichen Spezies kann deutlich variieren, im besonderen Bezug auf Aggressivität oder Rückzug bei Stress. Viele Strategien in der Verteidigung sind effizient, jedoch sind unterschiedliche Spezies unterschiedlich gut gewappnet gegen diverse Feinde.

Spezies wie *M. costaricensis* und *M. fuliginosa*, sind große und starke Bienen, welche Wert auf ein Robustes, Stabiles Nest legen. Sie können sich sehr effizient gegenüber anderen Bienen, Ameisen oder ähnlichem durchsetzen und bevorzugen es, bei Feindkontakt, am Eingang zu bleiben und schwärmen nur selten aus. Man kann sagen, dass gerade bei Ihnen, eine besondere Form von architektonischer Verteidigung zu beobachten ist, sowie eine besondere Nutzung von Resin und Schlamm. Wie man bei *M. fuliginosa* erkennen kann, wurden alle Risse rund um den Nesteingang zugebaut. Es gibt Spezies, die bei Störung sofort ausschwärmen, um mit mehreren Soldiers den Feind anzugreifen und zu beißen, wie *Paratrigona*. Andere ziehen sich bei Provokation sofort ins Innere des Nest zurück, wo komplexe Tunnelstrukturen den Feind daran hindern sollen, die Brutzellen zu entdecken, sowie *Nannotrigona*. Resin wird von fast allen Spezies benutzt um, in Kombination mit anderen Substanzen wie Schlamm oder Batumen, das Nest zu stabilisieren. Wir konnten bei keiner dieser Spezies im direkten Kampf beobachten, ob sie Ihren Eingang blockieren, jedoch wird bei es bei vielen Spezies nachts dazu verwendet, vermutlich aus prophylaktischen Gründen, den Eingang zu verschließen. *T. Ziegleri* scheint mit Ihrem Eingang eine Wurzel oder einen Ast nachzuahmen, um vor Fressfeinden unentdeckt zu bleiben.

Der Grund für diese lange Existenz, sowie die hohe Anzahl an Spezies, lässt eine gute Adaptionfähigkeit der Meliponini vermuten. Um so lange in einem gefährlichen Lebensraum, wie es feucht und Regenwälder sind, überleben zu können, haben sie Bestimmte Spezies sind darauf spezialisiert, sich im direkten Kampf mit anderen Insekten aufgrund Ihrer Anzahl an Individuen, Ihrer eigenen Größe oder Ihrer

Mandiblegröße (korreliert mit der Beißkraft) durchsetzen zu können, sind bei Angriffen von Parasiten jedoch eher hilflos. Andere Spezies setzen auf Rückzug und versperren den Gang, bauen Fakenester, oder haben sich ein perfektes Hygieneverhalten angeeignet, dass selbst **Parasitäre Feinde** keine wirkliche Gefahr darstellen. Spezies wie Nannotrigona und Paratrigona sind beides „schüchterne“ Spezies, welche bei parasitären Invasionen mit hoher Wahrscheinlichkeit überleben.

Im Allgemeinen lässt sch sagen, dass die stachellosen Bienen keinen bemerkbaren Nachteil durch den **Verlust des Stachels**, davon getragen haben, sondern sich auf verschiedenen Wegen zu helfen wissen. Das Benutzen von Resin, sowie die architektonische Verteidigung, konnte bei allen 6 Spezies von Carlos Projekt beobachtet werden, können aber unterschiedlich spezifiziert auftreten. Die hohe Vielfalt der Meliponini führt zu einer fast ungreifbaren Vielfalt von Verhaltensweisen und, auch wenn man einiges beobachten und Rückschlüsse daraus ziehen kann, bedarf es mehr Nachforschung in Zukunft, um trotz intraspezifischer Unterschiede der Arten, klarere Aussagen über das Verhalten einer Spezies treffen zu können. Trotz Ihrer diversen Verteidigungsstrategien haben die Meaiponini es in der heutigen Zeit sehr schwer. Klimawandel, Abholzung und die anthropogene Veränderung der Umwelt, hauptsächlich die Umwandlung von natürlichem und naturnahem Land in städtisches oder intensiv bewirtschaftetes Land (Winfree et al. 2009; Potts et al. 2010,2016), stellen alle große Gefahren für die stachellosen Bienen dar.

Dabei können stachellose Bienenarten können besonders anfällig für Abholzung sein, da eine Mehrheit der **Spezies's** in Baumhohlräumen leben und massenblühende Bäume , jedenfalls für viele von Ihnen, eine wichtige Nahrungsquelle darstellen (Slaa 2006). Alleine in 2019 sind 38.000 km² primären Regenwaldes durch Abholzung verloren gegangen, ein Gebiet ungefähr so groß wie die Niederlande. Als Ergebnis dessen bieten viele Menschen-modifizierte Landschaften nicht mehr Genug Nahrung oder Nistplätze für stachellose Bienen (Brown und Albrecht 2001; Cairns et al. 2005; Brosi et al. 2008; Ramirez et al. 2013; Kaluza et al. 2018), was einer der Gründe für

Carlos war, Apiagricultura zu gründen, um ein Bewusstsein für die Bedeutung des Lebens der stachellosen Bienen für uns Menschen zu erschaffen.

Projekte wie Apiagricultura geben uns nicht nur die Möglichkeit einen tieferen Einblick in das Leben stachelloser Bienen zu haben und zahlreiche neue Daten gewinnen zu können, wie zum Beispiel über die Art und Weise der Verteidigung, sondern sind in der heutigen Zeit einfach von Nöten und sind ein besonderes Beispiel dafür, wie die Beziehung zwischen Mensch und Tier und Natur aussehen könnte. In der heutigen Zeit gibt es wenige Menschen, die sich so etwas als Hauptaufgabe setzen. Stachellose Bienen bilden mit anderen Bestäubern die Grundlage für Leben auf der Erde und durch

erhöhte Sensibilisieren des Menschen für die Wichtigkeit dieser Lebewesen, könnten mehrere Maßnahmen entstehen, welche immense Vorteile bringen können im Bereich der Verhaltensforschung sowie den Schutz dieser Bienen erleichtern kann. Carlos Projekt bietet ein idealen Ort, solch ein Wissen voranzutreiben.

Quellenverzeichnis

Alves A. Sandoma SF, Rech, AR (2018) Fortress with sticky moats : the functional role of small particles around *Tetragonisca anugustula* Latreille (Apidae, Hymenoptera) nest entrance. *Sociobiology* 65:330-332

Alavez-Rosas D, Sanchez-Guillen D, Malo EA, Cruz-Lopez L (2019) (S)-2-Heptanol, the alarm pheromone of the stingless bee *Melipona solani* (Hymenoptera, Meliponini), *Apidologie* 50:277-287

Alves A, Sendoya SF, Rech AR (2018) Fortress with sticky moats: the functional role of small particles around *Tetragonisca angustula* Latreille (Apidae: Hymenoptera) nest entrance. *Sociobiology* 65:330-332

Anguilet E, Nguyen BK, Bengone NdongT, Haubruge E, Francis F (2015) Meliponini and Apini in Africa (Apidae: Apinae): a review on the challenges and stakes bound to their diversity and their distribution. *Biotechnik Argon Son Environ* 19:1-10

Ascher J, Pickering J (2018) Discover Life bee species guide and world checklist (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila). http://www.discoverlife.org/mp/20q?guide=Apoidea_species

Bänziger H, Pumikong S, Srimuang K (2011) The reparable nest entrance of tear drinking *Pariotrigona klossi* and other stingless bees nesting in limestone cavities (Hymenoptera, Apidae). *J Kansas Entomol Soc* 84:22-35

Barbosa FM, Alves RMO, Souza BA, Carvalho CAL (2013) Nest architecture of the stingless bee *Geotrigona subterranean* (Friese, 1901) (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *Biota Neotropical* 13(1):147-152

Baueier KM, Ostwald MM, Grüner C, Siegers FHID, Rubik DW, Pavlic TP, Pratt SC, Jewel JH, (2019) Changing of the guard: mixed specialization and flexibility in nest defense (*Tetragonisca angustula*). *Behave Ecol* 30:1041-1049

Balbuena MS, Farina WM (2020) Chemosensory reception in the stingless bee *Tetragonisca angustula*. *J Insect Physiol* 125:104076

Baudier KM, Bennett MM, Ostwald MM, Hart S, Pavlic TP, Fewell JH (2020) Age-based changes in kairomone response mediate task partitioning in stingless bee soldiers (*Tetragonisca angustula*). *Behav Ecol Sociobiol* 74:125

Beg LR, Zucchini R, Mateus S (1991) Notas sobre a estrategia alimentar: Cleptobiose de *Lestrimelitta limao* Smith (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). *Naturalia* 16:119-127

Biesmeijer JC, Slaa EJ, Koedam D (2007) How stingless bee solve traffic problems *Berichten-Ned Entomol Vereeniging* 67(1/2):7-13

Blomquist GJ, Roubik DW, Buchmann SL (1985) Wax chemistry of two stingless bees of the *Trigonisca* group (Apidae: Meliponinae). *Comp Biochem Physiol Part B: Comp Biochem* 82 (1):137-142

Blum MS, Crewe RM, Kerr WE, Keith LH, Garrison AW, Walker MM (1970) Citral in stingless bees: isolation and functions in trail-laying and robbing. *J Insect Physiol* 16:1637-1648

Bobadaye B (2019) Potential cues signaling nest mate recognition behaviour in African meliponine bee species (Hymenoptera: Meliponini). *J Entomol Kool Stud* 7:257-268

Bowden RM, Garry MF, Breed MD (1994) Discrimination of con- and heterospecific bees by *Trigona* (*Tetragonisca*) *angustula* guards. *J Kansas Entomol Soc* 67:137-139

Breed MD (1998) Recognition pheromones of the honey bee. *Bioscience* 48:463-470

Boomsma JJ, Gawne R (2018) Superorganismality and caste differentiation as points of no return: how the major evolutionary transitions were lost in translation. *Biol Rev* 93:28-54

Boris BJ, DailyGC, Shih TM, Oviedo F, Duran G (2008) The effects of forest fragmentation on bee communities in tropical countryside: bee communities and tropical rainforest fragmentation. *J Appl Ecol* 45:773-783

Brown JC, Albrecht C (2001) The effect of tropical deforestation on stingless bees of the genus *Melipona* (Insecta: hymenoptera: Apidae: Meliponini) in central Rondonia, Brazil. *J Biogeogr* 28:623-634

Brütsch T, Jaffuel G, Vallat A, Turlings TC, Chapuisat M (2017) Wood ants produce a potent antimicrobial agent by applying formic acid on tree-collected resin. *Ecol Evol* 7(7):2249-2254

Buchwald R, Breed MD (2005) Nestmate recognition cues in a stingless bee, *Trigona fulviventris*. *Anim Behav* 70:1331-1337

Burgett M, sangbaren P, Yavilat J, Chuttong B (2020) First report of hovering guard bees of the Paleotropical stingless bee *Tetrigona apicalis* (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *Apidologie* 51:88-93

Camargo JM, Pedro SRM (2003) Neotropical Meliponini: the genus *Partamona* Schwarz, 1939 (Hymenoptera, Apidae, Apinae)-bionomy and biogeography. *Rev Bras Entomol* 47 (3):311-372

Chapuisat M, Oppliger A, Magliano P, Christe P (2007) Wood ants use resin to protect themselves against pathogens. *Proc R Soc Lond B Diol Sci* 274:2013-2017

Christe P, Oppliger A, Bancala F, Castella G, Chapuisat M (2003) Evidence for collective medication in ants. *Ecol Lett* 6(1):19-22

Couvillon MJ, Robinson EJ, Atkinson B, Child L, Dent KR, Ratnieks FLW (2008a) En garde: rapid shifts in honeybee, *Apis mellifera*, guarding behaviour are triggered by onslaught of conspecific intruders. *Anim Behav* 76(5):1653-1658

Cruz-Lopez L, Malo EA, Morgan ED, Rincon M, Guzman M, Rojas JC (2005) Mandibular gland secretion of *Melipona beecheii*: chemistry and behavior. *J Chem Ecol* 31(7):1621-1632

Cairns CE, Villanueva-Gutierrez R, Kontur S, Bray DB (2005) Bee populations, forest disturbance, and africanization in Mexico. *Biotropica* 37:686-692

Camargo JM (1996) Meliponini Neotropicales: o genero Camargo Moure, 1989 (Apinae, Apidae, Hymenoptera). *Arquivos Zool (Sao Paulo)* 33(2): 71-92

Camargo JM, Pedro SR (2003) Neotropical Meliponini: the genus *Partamona* Schwarz, 1939 (Hymenoptera, Apidae, Apinae)-biology and biogeography. *Rev Bras Entomol* 47(3):311-372

Camargo JM, Pedro SRM (2003) Neotropical Meliponini: the genus *Partamona* Schwarz, 1939 (Hymenoptera, Apidae, Apinae)-biology and biogeography. *Rev Bras Entomol* 47(3):311-372

Camargo JMF, Moure JS (1994) Meliponinae neotropicales: os gêneros *Paratrígona* Schwarz, 1938 e *Aparatrígona* Moure, 1951 (Hymenoptera, Apidae). *Arquivos Zool* 32:33-109

Camargo JMF, Pedro SRM (2013) Meliponini Lepeletier, 1836. In: Moure JS, Urban D, Melo GAR (eds) *Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical region* - online version Available at <http://www.moure.cria.org.br/catalogue>

Danforth BN, Cardinal S, Praz C, Almeida EAB, Michez D (2013) The impact of molecular data on our understanding of bee phylogeny and evolution. *Annu Rev Entomol* 58:57-78

Freitas BM, Imperatriz-Fonseca VL, Medina LM, Kleinert A d MP, Galtet L, Nates-Parra G, JG Q-E (2009) Diversity, threats and conservation of native bees in the neotropics. *Apidologie* 40:332-346

Gonzalez V, Griswold T (2011) Two new species of *Paratrigona* Schwarz and the male of *Paratrigona ornaticeps* (Schwarz) (Hymenoptera, Apidae). *ZooKeys* 120:9-25

Hurtado-Burillo M, May-Itza WDJ, Quezada-Euan JG, Rua PDL, Ruiz C (2017) Multilocus species delimitation in Mesoamerican *Scaptotrigona* stingless bees (Apidae: Meliponini) supports the existence of cryptic species. *Syst Entomol* 42:171-181

Michener CD (2007) *The bees of the world*, 2nd edn. The Johns Hop

Chapuisat M, Oppliger A, Magliano P, Christe P (2007) Wood ants use resin to protect themselves against pathogens, *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 274:2013-2017

Christi P, Oppliger A, Bancalà F, Castella G, Chapuisat M (2003) Evidence for collective medicinal in ants. *Col Lett* 6(1):19-22

Couvillion MJ, Robinson EJ, Atkinson B, Child L, Dent KR, Ratnieks FLW (2008a) Engrailed: rapid shifts in honey bee, *Apis mellifera*, guarding behaviour are triggered by onslaught of conspecific intruders, *Anim Behav* 76(5):1653-1658

Cruz-Lopez L, Malo EA, Morgan ED, Rincon M, Guzman M, Rojas JC (2005) Mandibular gland secretion of *melipona beecheei*: chemistry and behaviour. *J Chem Ecol* 31(7):1621-1632

Cruz Lopez L, Aguilar S, Malo E, Rincon M, Guzman M, Rojas J (2007) Electroantennogram and behavioural responses of workers of the stingless bee *Oxytrigona mediorufata* mandibular gland volatiles. *Entomol Exp Appl* 123(1):43-47

da Silva DLN, Zuckert R, Kerr WE (1972) Biological and behavioral aspects of the production in some species of *Melipona* (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Anim Behav* 20(1):123-132

Drachen R (1969) Sur la biologie de *Trigona* (*Apitrigona*) *nebulata komiensis* Cock. I. *Biol Gabonica* 5:151-183

Drescher N, Wallace HM, Katouli M, Massaro CF, Leonhardt SD (2014) Diversity matters: how bees benefit from different resin sources *Oecologia* 176:943-953

Eardley (2004) Taxonomic revision of the African stingless bee (Apidae: Apidae: Apinae: Meliponini). *Afr Plant Prot* 10(2):63-96

Eardley CD (2004) Taxonomic revision of the African stingless bees (Apidae: Apidae: Apinae: Meliponini). *Afr Plant Protect* 10:63-96

Eardley CD, Kwapong P (2013) Taxonomy as a tool for conservation of African stingless bee and their honey. In: Fit P, Pedro SRM, Roubik D (eds) *Pot-honey: a legacy of stingless bees*. Springer, New York, pp 261-268

Eltz T, Brühl CA, Van der Kars S, Linsenmaier EK (2002) Determinants of stingless bee nest density in lowland dipterocarp forests of Sabah, Malaysia. *Oecologia* 131:27-34

Fowler H (1979) Responses by a stingless bee to a subtropical environment. *Rev Biol Trop* 27:111-118

Freitas BM, Imperatriz-Fonseca VL, Medina LM, Kleinert A d MP, Galtet L, Nates-Parra G, JG Q-E (2009) Diversity, threats and conservation of native bees in the neotropics. *Apidologie* 40:332-346

Gonzalez V, Griswold T (2011) Two new species of *Paratrigona* Schwarz and the male of *Paratrigona ornaticeps* (Schwarz) (Hymenoptera, Apidae). *ZooKeys* 120:9-25

Galaschi-Teixeira JS, Falcon T, Ferreira-Caliban MJ, Witter S, Franco TM (2018) Morphological, chemical and molecular analyses differentiate populations of the subterranean nesting stingless bee *Morouella cerulea* (Apidae:Meliponini). *Apidologie* 49:367-377

Gasrauer M, Campos LAO, Wittmann D (2011) Handling sticky resin by stingless bees (Hymenoptera, Apidae). *Rev Bras Entomol* 55:234-240

Gastauer M, Campos LAO, Wittmann D (2011) Handling sticky resin by stingless bees (Hymenoptera, Apidae). *Rev Bras Entomol* 55:234-240

Giannini TC, Maia-Silva C, Acosta AL, Jaffa R, Carvalho AT, Martins CF, Tanella FCV, Carvalho CAL, Hrcir M, Saraiva Am ,Siqueira JO, Imperatriz-Fonseca VL (2017) Protecting a managed bee pollinator against climate change: strategies for an area with extreme climatic conditions and socioeconomic vulnerability, *Apidologie* 48:784-794

Giannini TC, Costa WF, Borges RC, Miranda L, da Costa CPW, Saraiva AM, Imperatriz Fonseca VL (2020) Climate Change in the eastern Amazon: crop-pollinator and occurrence-restricted bees are potentially more affected. *Reg Environ Chang* 20:9

Grüter C, Käscher M, Ratnieks FLW (2011) The natural history of nest defense in a stingless bee *Tetragonisca Angostura* (Latreille) (Hymenoptera, Apidae), with two distinct types of entrance guards, *Neutron Entomol* 40:55-6

Grüter C, Menses C, Imperatriz-Fonseca VL, Ratnieks FLW (2012) A morphologically specialized soldier caste improves colony defense in a neotropical eusocial bee. *Proc Natl Acad Sci USA* 109:1182-1186

Grüter C, Kärcher M, Ratnieks FLW (2011) The natural history of nest defense in a stingless bee *Tetragoonisca angustula* (Latreille) (Hymenoptera: Apidae), with two distinct types of entrance guards. *Neotrop Entomol* 40:55-61

Grüter C, Menses C, Imperatriz-Fonseca VL, Ratnieks FLW (2012) A morphologically specialized soldier caste improves colony defense in a Neotropical eusocial bee. *Proc Natl Acad Sci USA* 109:1182-1186

Guimares-Cestaro L, Martins MF, Martinez LC, Alves MLTMF, Guidugli-Lazzarini KR, Nocelli RCF, Malaspina O, Serrao JE, Teixeira EW (2020) Occurrence of Virus, microsporidia, and Pestiziden residues in three species of stingless bees (Apidae: Meliponini) in the field *Sci Nat* 107:16

Hocking HJ (1883) Notes on two Australian species of *Trigona*. *Trans Entomol Soc Lond* 2:149-157

Hurtado-Burillo M, May-Itza WDJ, Quezada-Euán JJG, Rua PDL, Ruiz C (2017) Multilocus species delimitation in Mesoamerican *Scaptotrigona* stingless bees (Apidae: Meliponini) supports the existence of cryptic species. *Syst Entomol* 42:171-181

Inoue T, Nakamura K, Salmah S, Abbas I (1993) Population dynamics of animals in unpredictably changing tropical environments. *J Biosci* 18(4):425-455

Kajobe R, Rubik DW (2006) Honey-making bee colony abundance and predation by apes and humans in a Uganda forest reserve. *Biotropica* 38:210-218

Kaluza BF, Wallace HM, Heard TA, Minden V, Klein A, Leonhardt SD (2018) Social bees are fitter in more biodiverse environments. *Sci Rep* 8:1-10

Kerr WE (1984) Virgilio de Portugal Brito Araujo (1919-1983). *Acta Amazon* 13:327-328

Kerr WE, de Lello E (1962) Sting glands in stingless bees: a vestigial character (Hymenoptera, Apidae) *J NY Entomol Soc* 70:190-214

Kerr WE, Sakagami F, Zuck F, Portugal Araujo Vd, Camargo JMF (1967) Observacoes sobre a arquitetura dos ninhos e comportamento de algumas espécies de abelhas sem ferrão das vizinhanças de Manaus, Amazonas (Hymenoptera, Apidae). In: Atas do simpósio sobre a biota Amazonica. Conselho Nacional de Pesquisas Rio de Janeiro, pp 255-309

Koedam D, Jungnickel H, Tentschert J, Jones G, Morgan E (2002) Production of wax by virgin queens of stingless bee *Melipona bicolor* (Apidae, Meliponinae). *Insect Soc* 49(3):229-233

Lehmberg L., Dworschak K, Blüthen N (2008) Defensive Behaviour and chemical deterrence against ants in the stingless bee genus *Trigona* (Apidae, Meliponini). *J Apic Res* 47(1):17-24

Leonhardt SD, Blüthen N (2009), A sticky affair: Resin collection by bornean stingless bee *Biotropica* 41 (6):730-736

Leonhardt SD, Blüthen N, Schmidt T (2011) Chemical profile of body surfaces and nests from six bornean stingless bee species, *J Chem Ecol* 37:98-104

Leonhardt SD, Wallace HM, Blüten N, Wenzel F (2015) Potential role of environmentally derived cuticle compounds in stingless bees. *Chemoecology* 25:159-167

Lima MAP, Martins GF, Oliveira EE, Guedes RNC(2016) Agrochemical-induced stress in stingless bees: peculiarities, underlying basis, and challenges. *J Comp Physiol A* 202:733-747

Luby JM, REgnier FE, Clarke ET, Weaver EC, Weaver N (1973) Volatile cephalic substances of the stingless bee *trigona mexicana* and *Trigona pectoralis*. *J Insect Physiol* 19(5):1111:1127

Messer AC (1985) Fresh dipterocarp resins gathered by megachillii bees inhibit grow of pollen associated fungi, *Biotropica* 17:175-176

Michener CD (1946) Notes on the habits of some panamaian stingless bees (Hymneoptera Apidae). *J NY Entomb Soc* 54:179-197

Michener CD (1974) The social behavior of the bees. Harvard University Press, Cambridge

Müller F (1874) The habits of various insects. *Nature* 10:102-103

Nascimento D, Nascimento FS (2012) Acceptance Threshold hypothesis is supported by chemical similarity of cuticular hydrocarbons in a stingless bee, *Melipona asilvai*. *J Chem Ecol* 38 (11):1432.1440

Ndungu NN, Kiatoko N, Cissi M, Salifu D, Nyansera D, Mesiga D, Raina SK (2017) Identification of stingless bees (Hymenoptera: Apidae) in Kenya using morphometrics and DNA barcoding. J Epic Res 56:341-353

Pan P, Wang S, Zhong Y, Xu H, Wang Z (2020) New record of the stingless bee *Tetragonula gressitti* (Sakagami, 1978) in Southwest China (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). J Epic Res (in press)

Rasmussen C, Cameron SA (2010) Global stingless bee phylogeny supports ancient divergence, vicariance, and long distance dispersal. Diol J Linn Soc 99:206-232

Rasmussen C, Thomas JC, Engel MS (2017) A new genus of eastern hemisphere stingless bees (Hymenoptera: Apidae), with a key to the supra specific groups of Indomalayan and Australasian Meliponini. Am Mus Novit 2017: 1-33

Roig-Alsina A, Fossler FG, Gennari GP (2013) Stingless bees in Argentina. In: Vit P, Pedro SRM, Roubik D (eds) Pot-honey: a legacy of stingless bees. Springer, New York, pp 125-134

Njoya M (2009) Diversity of stingless bees in Bamenda Afromontane Forests-Cameroon: nest architecture, behavior and labour calendar. PhD Thesis: Wilhelms Universität Bonn-INstitut für Nutzpflanzenwissenschaften und Ressourcenschutz Rheinische Friedrich (Deutschland)

Njoya MTM, Wittmann D, Azibo BR (2017) Subterranean nest architecture and colony characteristics of *Meliponula (Meliplebeia) becarii* (Hymenoptera, Apidae, Meliponini) in Cameroon. J Chem Biol Phys Sci 7:220-233

Nogueira-Neto P (1970) Behaviour problems related from the pillages made by some parasitic stingless bees. (Meliponinae, Apidae). In: Aronson LR (ed) Development and

Evolution of behavior: essays in memory of TC Schneirla. W. H. Freeman San Francisco, California, pp416-434

Nogueira-Neto P (1997) Vida e criação de abelhas Indígenas Sem Ferrão, Editora Nogueira-Neto, São Paulo

Nunes TM von Buben LG, Costa L, Venturieri GC (2014) Defensive Repertoire of the stingless bee *Melipona flavolineata* Friese (Hymenoptera: Apidae). *Sociobiology* 61(4):541-546

Pan P, Wang S, Zhong Y, Xu H, Wang Z (2020) New record of the stingless bee *Tetragonula gressitti* (Sakagami, 1978) in Southwest China (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *J Epic Res* (in press)

Rasmussen C, Cameron SA (2010) Global stingless bee phylogeny supports ancient divergence, vicariance, and long distance dispersal. *Diol J Linn Soc* 99:206-232

Rasmussen C, Thomas JC, Engel MS (2017) A new genus of eastern hemisphere stingless bees (Hymenoptera: Apidae), with a key to the supra specific groups of Indomalayan and Australasian Meliponini. *Am Mus Novit* 2017: 1-33

Roig-Alsina A, Fossler FG, Gennari GP (2013) Stingless bees in Argentina. In: Vit P, Pedro SRM, Roubik D (eds) *Pot-honey: a legacy of stingless bees*. Springer, New York, pp 125-134

Primara A, Flach A, Patricio EF, Nogueira-Neto P, Marsaioli AJ (2007) Chemical changes associated with the invasion of a *Melipona scutellaris* colony by *Melipona rufiventris* workers *J Chem Ecol* 33(5):971-984

Portugal-Araujo V (1958) A contribution to the bionomics of *Leptotrigona cubica* (Hymenoptera, Apidae). J Kansas Entomol Soc 31:203-211

Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweizer O, Kremen WE (2010) Global pollinator declines : Trends, Impacts and drivers. Trends Ecol Evol 25:345-353

Potts SG, Imperatriz-Fonseca V, Ngo HT, Aizen MA, Biesmeijer JC, Breeze TD, Dicks LV, Garibaldi LA, Hill R, Settele J (2016) Safeguarding pollinators and their value to human well-being. Nature 540:220-229

Ramirez VM, Carvalho LM, Kevan PG (2013) Effects of human disturbance and habitat fragmentation on stingless bees. In: Vit P, Pedro SRM, Rubik DW (eds) Pot-honey: a legacy of stingless bees. Springer, New York, pp 269-282

Rasmussen C, Gonzalez VH (2017) The neotropical stingless bee genus *Nannotrigona* cockerell (Hymenoptera, Apidae: Meliponini): an illustrated key, notes on the types, and designation of lectotypes, Zootaxa 4299(2):191-220

Rasmussen C, Cameron SA (2010) Global stingless bee phylogeny supports ancient divergence, vicariance, and long distance dispersal. Biol J Linn Soc 99:206-232

Rasmussen C, Thomas JC, Engel MS (2017) A new genus of eastern hemisphere stingless bees (Hymenoptera: Apidae), with a key to the supra specific groups of Indomalayan and Australasian Meliponini. Am Mus Novit 2017: 1-33

Roig-Alsina A, Fossler FG, Gennari GP (2013) Stingless bees in Argentina. In: Vit P, Pedro SRM, Roubik D (eds) Pot-honey: a legacy of stingless bees. Springer, New York, pp 125-134

Rubik DW (1983) Nest and colony characteristics of stingless bee from Panama (Hymenoptera, Apidae). J Kansas Entomol Soc 56:327-355

Rubik DW (1989) Ecology and natural history of tropical bees. Cambridge University Press, New York

Rubik DW (2006) Stingless bee nesting biology, *Apidologie* 37:124-143

Sakagami SF, Camilo C, Zucht R (1973) Oviposition behaviour of a Brazilian stingless bee, *Plebeia* (Friesella), *schrottkyi*, with some remarks on the behavioral evolution in stingless bees. *J Fac Sci*

Sakagami SF, Rubik DW, Zuck R (1993) Ethology of the robber stingless bee, *Lestrimelitta limao* (Hymenoptera, Apidae). *Sociobiology* 21:237-277

Sanchez -Bayo F, Wyckhuys KAG (2019) Worldwide Decline of the entomofauna: a review of its drivers, *Biol Conserv* 232:8-27

Schwarz HF (1948) Stingless bees (Meliponidae) of the western hemisphere. *Bull Am Mus Nat hist* 90:1-546

Shackleton K, Balfour NJ, Toufaily HA, Alves DA, Bento JM, Ratnieks FLW (2019) Unique nest entrance structure of *partamona heller* stingless bee leads to remarkable 'crash landing' behavior. *Insect Soc* 66:471-477

Simone-Finstrom M, Spivak M (2010) Propolis and bee health: the natural history and significance of resin use by honey bees. *Apidologie* 41 (3): 295-311

Sala EJ, Chaves LAS, Malagodi- Braga KS, Hofstede FE (2006) Stingless bees in applied pollination, practice and perspectives. *Apidologie* 37:293-315

Suka T, Inoue T (1993) Nestmate recognition of the stingless bee *Trigona* (Tetragonula)

Minangkabau (Apidae, Meliponinae). J Erhol 11(2):141-147

Wille A (1966) Notes on two species of ground nesting stingless bees (*Trigona mirandula* and *T. buchwaldi*) from the pacific rainforest of Costa Rica. Rev Biol Trop 14:251-277

Wittwer B, Elgar MA (2018) cryptic castes, social context and colony defense in a social bee, *Tetragonal carbonara*. *Ethology* 124:617-622

Alves A, Sandoma SF, Rech, AR (2018) Fortress with sticky moats : the functional role of small particles around *Tetragonisca anugustula* Latreille (Apidae, Hymenoptera) nest entrance. *Sociobiology* 65:330-332

Ich bedanke mich bei Prof. Dr. Kunz für die nette Betreuung und bei Carlos und Liz für die Gastfreundlichkeit und Freundschaft. Ich bedanke mich für die tolle Zeit.

Eigenständigkeitserklärung

Hiermit bestätige ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbstständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe. Alle sinngemäß und wörtlich übernommenen Textstellen aus fremden Quellen wurden kenntlich gemacht.

Duisburg, den 11.10.2021

Florian Dolle