



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:
Tobias Dolle
Matrikelnummer 2656287

Oktober 2021

Referent: Prof. Dr. Werner Kunz
Koreferent: Prof. Dr. Thomas Eltz

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	1
2. Carlos Cortes- eine kurze Biografie	5
3. Material u. Methoden	7
4. Lestrimelitta limao- die Räuberbiene	9
5. Tetragonisca angustula	13
6. Scaptotrigona Spezies	20
• 6.1 Scaptotrigona pectoralis + beobachtetes Phänomen	20
• 6.2 Scaptotrigona subobscuripennis	27
• 6.3 Scaptotrigona luteipennis	29
7. Diskussion	31
8. Literatur	40
9. Eigenständigkeitserklärung	54
10. Danksagung	55

Abbildungsverzeichnis

Abb.1 : Carlos Cortes im April 2021 in Costa Rica

Abb. 2: selbstgebaute Bienenhäuser

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

Abb.4: L.limao Eingang in freier Natur mit Soldiers besetzt

Abb.5 : L.limao Nest mit zurückgezogenen Guards, somit nicht sichtbar

Abb.6 : Eingang von T.angustula mit Soldiers in der Luft und an der Eingangsröhre

Abb.7: kämpfende T.angustula Soldiers vor bzw. unterhalb des Eingangs des neuen Hauses

Abb.8: neu errichteter Eingang einer T.angustula Kolonie, Soldiers um den Eingang herum positioniert

Abb.9: S.pectoralis Kopf

Abb.10: S.pectoralis

Abb.11: Soldiers von S.pectoralis tagsüber in der Eingangsröhre ihres Nestes positioniert

Abb.12: S.pectoralis Eingang bei Nacht, besetzt mit mehreren Guards

Abb.13: S.pectoralis beißen sich in die Gesichtsbehaarung meines Kollegen

Abb.14: T.angustula Soldiers im Kampf mit L.limao Soldiers direkt neben N.mellaria Bienenhaus

Abb. 15 : schwebende T.angustula Soldiers in der Luft und kämpfende Soldiers vor dem Eingang gegen L.limao

Abb. 16: S.subobscuripennis Kopf

Abb. 17: S.subobscuripennis lateral

Abb.18 : S.subobscuripennis-Eingang und Nest der Kolonie gebaut aus diversem Schlamm und Erde

Abb. 19 S.luteipennis lateral

Abb. 20 S.luteipennis Kopf

Abb.21: Eingangsröhre bei Nacht von S.luteipennis, weder verschlossen noch mit Soldiers besetzt

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 diverse Tierarten Costas 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, genauer gesagt in Puerto Viejo. 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 Wirkungsbereich, somit kein tiefes Verständnis für das, was Carlos macht. Anfang diesen Jahres wurde es Zeit für mich meine Bachelor-Arbeit zu verfassen, wobei mir wichtig war, über ein Thema schreiben zu können, welches heutzutage aktuell und interessant 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.

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, da er sich dafür entschieden hat, sie zu

retten und ein Zuhause zu geben, worauf ich aber noch im Kapitel „Carlos Cortes“ weiter drauf eingehen werde.

In Carlos' Projekt stehen derzeit um die 130 Kolonien stachelloser Bienen, wobei es sich dabei um etwa 15 verschiedene Spezies handelt.

Die Mehrheit von stachellosen Bienen kann in den Neotropen (77%) gefunden werden, gefolgt von der Indo-Malay/Australischen Region (16%) und den Afrikanischen Tropen (7%). Es ist auffallend wie wenig wir über die meisten Spezies wissen, speziell im Hinblick ihrer ökologischen Bedeutung für tropische Ökoysteme und im Vergleich mit Honigbienen und Hummeln. Auch wenn sie ~70% aller eusozialen Bienenspezies ausmachen, beschäftigen sich nur 6% aller wissenschaftlichen Publikationen über eusozialen 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). Sie gehören zu den oben angesprochenen hoch eusozialen Bienen und bilden dauerhafte Kolonien. Dieser Begriff wird meist bei Spezies verwendet, welche über verschiedene Kasten von Königin und Arbeiter Kasten verfügen (Michener 1974; 2007; Danforth et al. 2013; Boomsma und Gawne 2018). Dabei handelt es sich bei den Arbeitern um Sammler/ Worker, welche sich um die innere Neststruktur und das Sammeln von Pollen kümmern und um sog. Soldiers/ Guards, welche den Nesteingang bewachen und schützen. Bestimmte Spezies besitzen Guards mit ausgeprägter Größe (Grüter et al. 2012, 2017a; segers et al. 2015; Wittwer und Elgar 2018). Da sie, nicht etwa wie ihre Verwandten *Apis mellifera*, einen Stachel zum Verteidigen besitzen, haben die Meliponini über die Jahre eine Vielfalt an Strategien und Mechanismen entwickelt, welche sich auch innerhalb einer Spezies unterscheiden können (Roubik 1989, S.234).

Insbesondere in Costa Rica, wo die Artenvielfalt sehr hoch ist, existieren viele potentielle Feinde auf die sich stachellose Bienen in gewisser Art und Weise einstellen müssen.

Es ist immer mehr darüber bekannt, wie verschiedene Faktoren, wie die Art Nestbaus, des Nesteingangs, Verwendung chemischer Signale, Verhalten der Soldiers miteinander zum Verteidigungsverhalten beitragen. Da sich dieses Verhalten allerdings, wie oben erwähnt, von Kolonie zu Kolonie einer Spezies unterscheiden kann, gibt es mögliche individuelle Verhaltensweisen zu beobachten. Grüter (2020) beschreibt zum Beispiel das Verhalten einer Spezies, welche normalerweise sehr friedlich dem Menschen gegenüber ist, als ihm gegenüber sehr aggressiv.

Dabei war es besonders interessant, auf das Verhalten von Soldiers verschiedener Kolonien zu achten und mehr über das Prinzip und die Möglichkeiten der Kommunikationswege über chemische Signale außerhalb des Nestes herauszufinden. Dabei wird von sog. Alarm-Pheromonen gesprochen, wovon bis heute nur einige identifiziert werden konnten, überwiegend in den Mandibel Drüsen gebildet werden und stark flüchtig sind (Blum et al. 1970; Luby et al 1973; Weaver et al. 1975; Johnson und Wiemer 1982; Smith und Roubik 1983; Cruz-Lopez et al. 2005,2007). Dabei können sie einen starken Geruch mit sich bringen wie z.B. „ranzige Butter“ oder „Blaukäse“ ähnliche Gerüche in einigen *Scaptotrigona*, *Melipona* und *Trigona* Spezies, abgesehen davon kommen jedoch auch schöne Gerüche wie Rosen oder Zitronendüfte vor (Schwarz 1948).

Es kamen grundlegende Fragen, welche näher untersucht werden sollten. Wie schaffen sie es, sich auf ein bestimmtes Ziel konzentrieren zu können und es untereinander ausfindig zu machen? Wie verhalten sich Soldiers verschiedener Spezies und Kolonien und was für natürliche Verhaltensweisen und Phänomene können beobachtet werden? Findet eine friedliche Co-Existenz der Bienen auf der Farm statt, da so viele Kolonien dicht beieinander beheimatet sind? Dabei waren für mich fünf Spezies, wozu *Lestrimelitta limao*, *Tetragonisca angustula*, *Scaptotrigona pectoralis*, *Scaptotrigona subobscuripennis* & *Scaptotrigona luteipennis* zählen, besonders interessant, da diese Spezies für mich sehr präsent und auffallend außerhalb ihres Nestes wirkten.

Durch persönlich durchgeführte Versuche, Literaturrecherche & intensive Beobachtungen sollen die vorliegenden Spezies genauer präsentiert und dokumentierte Verhaltensweisen aufgeführt werden.

Carlos Cortes - eine kurze Biografie



Abb.1 : Carlos Cortes im April 2021 in Costa Rica

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.

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 gefällt 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.

Mittlerweile beherbergt er um die 130 Kolonien und bietet Führungen & Präsentationen für Touristen an, um mehr Leute erreichen zu können und auf die Wichtigkeit des Schutzes der Bienen aufmerksam zu machen.

Material u. 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.

Um verschiedene Spezies vor Ort auf engem Raum so untersuchen zu können, sind selbstgebaute Bienenhäuser vorhanden, in denen sie ihren Stock haben.



Abb. 2: selbstgebaute Bienenhäuser

In der Abbildung 2 ist zu erkennen, wie Bienenhäuser nebeneinander und hintereinander angeordnet sind. Dabei bezieht eine Kolonie eines solcher Häuser. Diese Häuser bestehen aus mehreren Etagen von Hölzern, welche im Innern durch spezielle Drahtgitter stabilisiert und aufgeteilt sind. Die Häuser werden mit einem Dach besetzt, sodass sie vom tropischen Regen geschützt sind. Für die Materialien dieser Häuser werden umgerechnet etwa 12€ benötigt. Mithilfe eines Trucks (Abb.3, unten rechts im Bild) werden gerettete Bienen zur Farm gebracht und dort, wenn nötig in die beschriebenen Häuser überführt oder aber in ihrem naturbelassenem Nest gelassen,

wenn dieses noch stabil ist, wie etwa Baumstämme oder Nester aus Erde und Schlamm.

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.



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

Lestrimelitta limao - Die Räuberbiene, Smith 1863

Lestrimelitta limao ist eine mittelgroße (4-7mm), schwarze, glänzende, robuste Spezies der neotropischen Räuberbienen, welche von Mexiko bis nach Argentinien verteilt ist (March und Melo 2006; Michener 2007; Gonzalez und Griswold 2012; Camargo und Pedro 2013).

Diese Spezies gehört zu den Cleptoparasiten, wozu insgesamt etwa 4-5% aller stachellosen Bienenarten gehören. Dies bedeutet, dass sie keine Blumen besuchen, um Nektar und Pollen zu sammeln (Müller 1874; Friese 1931; Michener 1946; Sakagami und Laroca 1963; Roubik 1989).

Bei einigen stachellosen Bienen kann ein spezielles Kolonieverhalten beobachtet werden. Bienen wie *L.limao* produzieren sehr süßen Honig. Um diesen jedoch herstellen zu können, sind sie darauf angewiesen andere Bienenkolonien auszurauben. Daher der Name: Räuberbiene.

Sie selbst wird nicht im Projekt Api-agricultura beherbergt. Allerdings kommt es jedoch hin und wieder zu Attacken von *L. Limao*, welche allen Anschein nach aus dem nichts kommen und laut Carlos Cortes die Aufgabe eines Jäger erfüllen, der im Grunde die Populationen im Gleichgewicht hält.

Bei einem Angriff von *L.limao* auf andere Kolonien spielen Pheromone wahrscheinlich eine sehr wichtige Rolle, vor allem um weitere Soldiers rekrutieren zu können.

Ein Pheromon, von dem vermutet wird, dass es als Rekrutierungssignal fungiert, ist Citral (Bluem et al. 1970; Wittmann et al. 1990; Sakagami et al. 1993; van Zweden et al. 2011; von Zuben et al. 2016), ein zitronenähnlicher Geruch, produziert in den Mandibular Drüsen der Räuberbienen. Bei dessen Ausstoß führt es im besten Falle zur Desorientierung der attackierten Kolonie, was so die Verteidigung durchbricht und gleichzeitig noch mehr Soldiers von *L.limao* anzieht (Wilson-Rich 2014; 178).

Studien über Robber bees zeigen, dass Raubzüge von ein paar dutzend bis zu mehreren Tausend Bienen involvieren kann, jedoch mit einem oder ein paar Scouts ihren Raubzug beginnen um ein passendes Opfer zu identifizieren (Wittmann 1985; Sakagami et al. 1993).

Kurze Zeit später trifft eine große Gruppe von Robber bees am Nest der Opfer ein (Sakagami et al. 1993; Grüter et al. 2016; Mascena et al. 2017).

Robber bees bewachen den Eingang der attackierten Kolonie und erbauen oft Ihre eigene Eingangsröhre (Sakagami und Laroca 1963; Nogueira-Neto 1970; Mascena et al. 2017).

Sie verfügen über sehr starke Mandibeln, welche Ihnen erlauben Soldiers und Worker von attackierten Kolonien mit Leichtigkeit zu töten (Nogueira-Neto 1970).

Rund um die 50 Spezies zählen zu Opfern der Attacken anderer Bienenarten (Grüter et al. 2016), wobei es sehr wahrscheinlich ist, dass das Rauben ein großer Teil des Lebens vieler stachellosen Bienenkolonien darstellt.

Dabei können die Angriffe von Robber bees in Ihrer Dauer wesentlich variieren (Sakagami und Laroca 1963; Nogueira-Neto 1970; Sakagami et al. 1993; Grüter et al. 2016).

Sie können von ein paar Stunden bis hin zu mehreren Tagen andauern, bis die meisten Ressourcen der Opfer erbeutet wurden.

In vielen Fällen bringt so ein Raubzug große Opfer mit sich.

Auch wenn es bei einem Raub nicht unbedingt zum Tod einzelner adulter Bienen kommt, kann dieser trotzdem zum Tod einer ganzen Kolonie führen, da die ausgeraubten Kolonien in den meisten Fällen ihren gesamten Nahrungsvorrat verlieren und der Verlust von Larvennahrung in den Zellen alle Eier und die darin entstehenden Larven tötet (Grüter et al. 2016).

Die Worker der Robber bees verfügen über reduzierte oder gar keine Pollensäckchen (Frieese 1931; Parizotto 2010).

Sie können dennoch mit ihrer hinteren Tibiae Nestmaterial oder Pollen von ausgeraubten Kolonien zu Ihrem Nest befördern (von Zuben und Nunes 2014).

Ein solches Nest ist in Abbildung dargestellt, welches in einer Baumhöhle erbaut ist. Dabei kann man in Abb.4 Guards erkennen, welche in der Eingangsröhre positioniert sind, sich allerdings beim näheren Herantreten schnell zurückziehen (Abb.5) und kein aggressives Verhalten gegenüber uns Menschen zeigten.



Abb.4: *L.limao* Eingang in freier Natur mit Soldiers besetzt
Foto: Tobias Dolle



Abb.5 : *L.limao* Nest mit zurückgezogenen Guards, somit nicht sichtbar
Foto: Tobias Dolle

Nogueira-Neto stellte die Hypothese auf, dass das Defensivverhalten der Guards attackierter Kolonien durch das Lernen aus den vorherigen Angriffen beeinflusst wurde. Außerdem stellte er die Vermutung auf, dass Robber bees es eventuell vorziehen zu Kolonien zurückzukehren, bei denen Sie in der Vergangenheit erfolgreich waren (Nogueira-Neto 1970; Sakagami et al. 1993). Einige Spezies scheinen öfters attackiert zu werden als andere (Nogueira-Neto 1970; Sakagami et al. 1993; Roubik 1989; Quezada-Euan und Gonzalez-Acereto 2002). Zum Beispiel attackiert *Lestrimelitta* häufig *Plebeia*, *Nannotrigona* und *Scaptotrigona*

(Nogueira-Neto 1970; Laroca und Orth 1984; Roubiik 1989; Bego et al. 1991; Sakagami et al. 1993; Grüter et al. 2016).

Durch meine Erfahrungen und Carlos Aussagen werden häufig Kolonien von *Nannotrigona* Spezies sowie *Tetragonisca Angustula* auf der Farm attackiert, wobei es ebenso in der Vergangenheit Angriffe auf dieselbe *Nannotrigona* Kolonie gegeben hat.

In unserem Beispiel kam es eines Morgens zum Angriff von *Lestrimelitta Limao* auf eine Kolonie von *Nannotrigona* und *T.angustula*.

Während sich einige Spezies bei einem Angriff von Robber bees aggressiv verteidigen, zeigen andere so gut wie keine Aggression (Nogueira-Neto 1970; Sakagami et al. 1993; Grüter et al. 2016).

Tetragonisca Angustula

Koloniegröße: 2000-8000; 5000; (Toth et. al 2004)



Abb.6 : Eingang von T.angustula mit Soldiers in der Luft und an der Eingangsrohre
(eigenes Foto)

T. angustula sind kleine gelbe Bienen (4-5mm), verbreitet von Mexiko bis Argentinien (Camargo and Pedro 2013), welche in Ihrer Koloniegröße von 2000 - 8000 in Ihrer Anzahl variieren können. Somit sind sie in der Lage große Kolonien ausbilden zu können.

T.angustula ist einer der wohl bekanntesten stachellosen Bienenspezies und kommt im Projekt Api-Agricultura sehr häufig vor. Sie werden auch als „little angles“ bezeichnet, was womöglich daher kommt, dass sie sehr ruhig und lieb erscheinen und häufig mit einer hohen Anzahl vor ihrem Nest in der Luft herumschweben. Vor allem bei starken

Sonnenschein fiel ein vermehrtes Schwärmen vor dem Nest auf. Auf dieses Verhalten wird auch im Folgenden noch einmal näher eingegangen. Gegenüber uns Menschen wurde nicht ein einziges Mal ein aggressives Verhalten von mir beobachtet.

Sie gelten allerdings nicht nur bei uns Menschen als bekannt, sondern auch bei anderen stachellosen Bienenarten, wie zum Beispiel den zuvor beschriebenen Räuberbienen. Daher haben sie auch ein gewisses Verteidigungsverhalten entwickelt, als Anpassung auf ständig lauende Gefahren.

Etwa 1-2% einer Kolonie sind sog. Soldiers, wovon sich durchgehend etwa 20-40 am und um den Eingang herum aufhalten (Wilson-Rich 2014; 179), wie in Abb.6 angedeutet ist. Sie sind in der Lage über mehrere Tage den Verteidigungsmodus beizubehalten und vor ihrem Eingang Stellung zu halten, ca. 5 Tage (Hammel et. al 2018).

Bei *T.angustula* wurde der bisher größte gemessene Größenunterschied zwischen Guards und Sammlern festgestellt (Grüter et al. 2012; Segers et al. 2016).

Da Sie eines der Hauptziele von der Räuberbiene *Lestrimelitta* darstellen, wird angenommen, dass sich als Reaktion darauf größere Soldiers entwickelt haben (Nogueira-Neto 1970; Bego et al. 1991; Sakagami et al. 1993; Grüter et al. 2016,2012, 2017a; Segers et al. 2016).

In einer Beobachtung von *T.angustula* wurde häufiger beobachtet, dass deren Guards sehr aggressiv gegenüber Objekten reagieren, welche chemisch oder visuell (schwarz) ein Ebenbild von *Lestrimelitta* Arbeitern darstellt (Wittmann 1985; Bowden et al. 1994; van Zweden et al. 2011; Segers et al. 2016; Campollo-Ovalle und Sanchez 2018; Baudier et al. 2020). Interessanterweise scheinen die Antennen der Guards gegenüber Citral sensitiver zu sein als die der Sammler (Balbuena und Farina 2020).

Die Soldiers von *Tetragonisca angustula* können in 2 Gruppen unterteilt werden.

Die erste Gruppe schwebt in Nähe des Eingangs, wobei sie dem zum Eingang führenden Flugkorridor zugewandt sind (Zeil und Wittmann 1989; Kelber und Zeil 1997; van Zweden et al. 2011; Shackleton et al. 2018; Baudier et al. 2019, 2020; Burget et al.

2020). Schwebende Guards nähern sich kurz allen Näherkommenden, wahrscheinlich um eine bessere visuelle Inspektion gewährleisten zu können.

Die Anzahl der dieser Guards wird jeweils auf die rechte und linke Seite des Eingangs verteilt (Shackelton et al. 2018).

Die zweite Gruppe der Soldiers steht auf, in oder in Nähe der Eingangsröhre (Wittmann 1985; Kärcher und Ratnieks 2009; Grüter et al. 2011; van Zweden et al. 2011). Die Größe der Soldiers ist ein entscheidender Faktor im Bezug auf die Defensiv-performance.

Der Sinn für das Massen Ausschwärmen bzw. das Schweben mit mehreren Soldiers in der Luft eine visuelle zur Schauellung von Stärke sein (Grüter et al.2016).

Das gleiche Verhalten kann bei einigen *Melipona* Kolonien beim Angriff von *Lestrimelitta* Robber bees durch chemische Säure/ Citral beobachtet werden (Wittmann et al.1990; Segers et al.2016; Jernigan et al.2018; Campollo-Ovalle und Sanchez 2018). Außerdem verfügen Kolonien von *T. angustula* in Bereichen mit vielen Robber Bees über eine höhere Anzahl von Soldiers und ein Aussetzen von crushed Heads von *Lestrimelitta* im Rahmen eines Experiments, führt zu einem langanhaltenden Anstieg von Soldiers am Kolonie Eingang (Segers et al. 2016). Species von Stachellosen Bienen, welche zu den Opfern von Robber bees gehören, verfügen mit höherer Wahrscheinlichkeit über große Guards (Soldiers) als diese, welche nicht bekannte Ziele von Robber bees sind (Grüter et al. 2017) (Fig7.8).

In 2 *Scaptotrigona* Spezies und *Tetragonisca angustula* wurden Benzaldehyde als wichtige Komponenten der Alarm-pheromone identifiziert (Luby et al. 1973; Wittmann et al.1990; Jernigan et al. 2018), was eines der wenigen Beispiele für die Identifikation von Pheromonen bei stachellose Bienen darstellt.

Grüter et al. (2011) fiel ein intraspezifischer Unterschied bei verschiedenen Kolonien von *Tetragonisca angustula* auf. Nur die Hälfte aller Kolonien verschloss 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).

Ob eine zum Eingang anfliegende Biene Freund oder Feind ist, kann nicht von allen Spezies gleich gut unterschieden werden. Zum Beispiel *Tetragonisca angustula* akzeptierte 13,3 % von Non-Nestmates (nicht zum Nest zugehörnde Bienen am Nesteingang und 60-70% auf einer Petrischale (Couvillion et al. 2013) und bei *Tetragonula carbonaria* hängt die Aggression gegenüber anfliegenden Bienen stark von bekannten Nestgerüchen ab (Wittwer und Elgar 2018).

Außerdem verfügen Kolonien von *T. angustula* in Bereichen mit vielen Robber Bees über eine höhere Anzahl von Soldiers und ein Aussetzen von crushed Heads von *Lestrimelitta* im Rahmen eines Experiments, führt zu einem langanhaltenden Anstieg von Soldiers am Kolonie Eingang (Segers et al. 2016). Species von Stachellosen Bienen, welche zu den Opfern von Robber bees gehören, verfügen mit höherer Wahrscheinlichkeit über große Guards (Soldiers) als diese, welche nicht bekannte Ziele von Robber bees sind (Grüter et al. 2017) (Fig7.8).

Beobachtetes Phänomen auf der Farm

Zwei *Tetragonisca angustula* Kolonien, deren vorausgegangene Kolonien zu groß geworden waren, befanden sich jeweils mit einer neuen Königin auf der Suche nach einem neuen Nest. Dabei werden die selbstgebauten Bienenhäuser bereitgestellt, die „einzugsbereit“ für neue Kolonien zur Verfügung stehen.



Abb.7: kämpfende *T.angustula* Soldiers vor bzw. unterhalb des Eingangs des neuen Hauses
Foto: Tobias Dolle

Allerdings wurde dabei ein Kampf beobachtet, da zwei verschiedene Kolonien das selbe Haus besiedeln wollten. Dabei bekämpften sich Soldiers beider Kolonien vor (s.Abb.7) und schließlich an dem Eingang des neuen Hauses, wobei aufgefallen ist, dass es Ziel jeder Kolonie war, schnellstmöglich einen Eingang errichten zu können und diesen dann zu verteidigen.

Es waren abgeschnittene Köpfe einiger Bienen und vor allem das Verhalten der *T.angustula*, dass sie mit bis zu drei Soldiers einen gegnerischen Soldier attackierten und Flügel und diverse andere Extremitäten entfernten, zu erkennen.

Dieser Kampf hielt insgesamt etwa über eine Woche lang an und kam nur durch die Eliminierung einer Kolonie zum Stillstand.

Allerdings setzte sich nach ein paar Tagen schon eine Kolonie durch, was bedeutet, dass sie in das neue Haus gelangten und einen Eingang errichten konnten, der in Abbildung 8 gezeigt wird. Dennoch setzte sich der Kampf für mehrere Tage vor dem Eingang fort, bis schließlich eine Kolonie besiegt wurde.



Abb.8: neu errichteter Eingang einer *T.angustula* Kolonie, Soldiers um den Eingang herum positioniert
Foto: Tobias Dolle

Sie bekämpfen sich gegenseitig über eine Woche lang aufgrund eines neuen Hauses. Es ist ein Kampf bis zum Tod, bei dem keine der beiden Kolonien vorher aufgibt. Die Anzahl der bereitgestellten Soldiers kämpfen bis zum Ende.

Scaptotrigona Moure, 1942

Scaptotrigona Spezies gehören, mit einer Größe von 5-7 mm, zu den kleineren bis mittelgroßen sehr robusten Bienen, welche in enger Verwandtschaft zu *Oxytrigona* stehen (Rasmussen und Cameron 2010).

Zu ihnen gehören 23 Spezies, welche es bevorzugen in Hohlräumen zu nisten (Michener 2007; Camargo und Pedro 2013; Hurtado-Burillo et al. 2017). Sie sind von Mexiko bis nach Argentinien verbreitet.

Im Projekt befinden sich insgesamt 3 verschiedene Spezies:

S. pectoralis

S. luteipennis

S. subobscuripennis

Scaptotrigona pectoralis (Soldiers/Guards; Pehromone)

Koloniegröße: 2300-5600; Ø 3600 (Roubik 1983, Quezada-euan 2018)



Abb. 9: *S. pectoralis* Kopf



Abb. 10:

Eine Spezies, die mit rund 20 Kolonien sehr häufig im Projekt Api-Agricultura vertreten ist. Sie sind etwa 5mm groß und zum größten Teil orange/ gold.

Sie bildet im Vergleich zu anderen Spezies mit um die 3000 Individuen durchaus große Kolonien, was Ihre Angriffslust ohne Rücksicht auf Verluste erklären könnte.

Sie besitzen eine sehr lange Eingangsröhre, welche von vielen Soldiers besetzt wird.



Abb.11: Soldiers von *S.pectoralis* tagsüber in der Eingangsröhre ihres Nestes positioniert

Foto: Tobias Dolle

Dies trifft sowohl bei Tag als auch bei Nacht zu, wie in Abb.11 & 12 dokumentiert wurde.

Sie verhalten sich im Verteidigungsverhalten aggressiv gegenüber jeglicher Art von Fremdobjekten. Auf der Farm sind die Kolonien von *S.pectoralis* untereinander nebeneinander positioniert und nicht zwischen diversen Kolonien anderer Spezies. Je nach Bedarf wird jedoch eine Kolonie bewegt, um eine andere schwächere Art vor zum Beispiel einem Räuberbienen-Angriff zu schützen (Bsp. Video: *Lestrimelitta limao* Angriff auf *Nannotrigona* und *T. angustula*). Dazu im Folgenden mehr.



Abb.12: *S.pectoralis* Eingang bei Nacht, besetzt mit mehreren Guards
Foto: Tobias Dolle

Bei einem persönlich durchgeführten versuch, zeigte sich ein gewisses Kommunikationsverhalten unterschiedlicher Kolonien. Nachdem ich eine Kolonie durch nahes Herantreten an den Eingang und leichte Schläge an deren Haus provoziert habe, flogen mehrere Soldiers heraus, die mich und meinen Partner sofort attackierten. Mein Partner stellte sich ebenfalls als Versuchsobjekt zur Verfügung. Dabei orientierten sie sich vor allem zu Haaren am Kopf und im Gesicht hin, aber auch zu sämtlichen anderen Körperstellen und bissen hinein. Dies kann man in Abbildung 13 erkennen, wobei oberhalb der Lippe zwei Soldiers zu erkennen sind und links im Bild noch einmal zwei.

Da auf dem Grundstück mehrere *S.pectoralis* Kolonien stehen, war es interessant zu sehen, ob sich auch andere Kolonien mit einschalten würden.

Nachdem ich mich von der provozierten Kolonie etwa 30m entfernt habe, und sich allmählich die Soldiers von *S.pectoralis* von mir lösten bzw. ich sie entfernen konnten, wartete ich etwa 10 Minuten außerhalb des Grundstücks und näherte mich anschließend einer anderen *S.pectoralis* Kolonie, welche von der zuvor provozierten



Abb.13: *S.pectoralis* beißen sich in die Gesichtsbehaarung meines Kollegen
Foto: Tobias Dolle

Kolonie gut 25m entfernt positioniert ist. Bei dieser Kolonie verzichtete ich allerdings auf etwaige Reizstimulierung wie Erschütterung des Nestes oder sehr nahes Herantreten.

Dies war allerdings auch nicht nötig, da Soldiers der Kolonie sofort aggressives Verteidigungsverhalten mir gegenüber zeigten. Sie schwärmten schon bei einer gewissen Distanz von mir zum Bienenstock heraus und fingen ebenfalls an mich mit beißen zu attackieren.

T.angustula in Zusammenarbeit mit S.pectoralis gegen die Räuberbiene L.limao, welche zudem Nannotrigona mellaria angreift

Im beobachteten Fall griff eine *L.limao* Kolonie eine *Nannotrigona mellaria* Kolonie an, welche sich nicht etwa durch beißen wehren, sondern sich in ihr Nest zurückziehen und abwarten. Sie zeigen kein offensives Angriffsverhalten. Da neben der *Nannotrigona* Kolonie eine *Tetragonisca angustula* Kolonien beheimatet ist, wurden diese ebenfalls attackiert und es entstand ein Kampf mit der Kolonie der Räuberbiene. *T.angustula* griff, im Gegensatz zu *N.mellaria*, die *Lestrimelitta limao* Kolonie mit Soldiers an und versuchte so das Eindringen in deren Bienenhaus zu verhindern. Mehrere Soldiers hielten sich in der Luft und vor dem Eingang ihres eigenen Bienenhaus (Abb.15), aber auch vor dem Eingang der *N.mellaria* Kolonie auf, wie in der Abbildung 14 zu sehen ist, um die Räuberbiene zu vertreiben. Dabei griffen sie *L.limao* häufig zu zweit an und versuchten sie durch beißen in deren Flügel flugunfähig zu machen und zu Boden zu bringen. Es entstand ein Kampf vor den Eingängen beider Bienenhäuser.



Abb.14: *T.angustula* Soldiers im Kampf mit *L.limao* Soldiers direkt neben *N.mellaria* Bienenhaus
Foto: Tobias Dolle



Abb. 15 : schwebende *T.angustula* Soldiers in der Luft und kämpfende Soldiers vor dem Eingang gegen *L.limao*
Foto: Tobias Dolle

Allerdings entschloss sich Carlos Cortez dazu, auch wenn es ein natürliches Phänomen ist, einzugreifen und seinen Kolonien zu helfen. Mithilfe eines kleinen Steins verschloss er zunächst den Eingang der *N.mellaria* Kolonie, um ein weiteres Eindringen der *L.limao* Soldiers verhindern zu können.

Des Weiteren machte er sich das aggressive Verhalten von *S.pectoralis* zu Nutze, indem er eine Kolonie in die Nähe des Kampfes brachte und dort durch Klopfen auf das Bienenhaus das Herauskommen einiger Soldiers provozierte. Diese Soldiers griffen ohne zu zögern die *L.limao* Soldiers an und halfen somit kämpfenden *T.angustula*

Soldiers. Dabei griffen sie ausschließlich *L.limao* Soldiers an und töteten keine Bienen der *T.angustula* Kolonie.

Durch dieses Vorgehen konnte die angreifende *L.limao* Kolonie abgewehrt und die oben beschriebenen Kolonien vor einem zu schweren Angriff bewahrt werden.

Scaptotrigona subobscuripennis



Abb. 16: *S.subobscuripennis* Kopf



Abb. 17: *S.subobscuripennis* lateral

Diese Spezies verhält sich sehr aggressiv im Defensivverhalten. Der groß und offen gebaute Eingang ist sehr gut bewacht, immer von einer hohen Anzahl (ca. 20- 30) an Guards. Dieser Eingang erleichtert wohl vor allem die Nahrungsbeschaffung, stellt allerdings gleichzeitig ein höheres Risiko für Angriffe dar (Biesmeijer et al. 2007; Couvillon et al. 2008b). Daher wird auf den Schutz des Eingangs viel Wert gelegt und ständig von vielen Guards bewacht.

Sie sind auf der Farm **in mitten** von Kolonien anderer Spezies platziert.

Droht keine Gefahr, verhalten sie sich sehr ruhig, reagieren allerdings sofort auf Erschütterung bzw. Veränderung ihres Hauses. Durch eine von mir persönlich hervorgerufene Erschütterung, ausgelöst



Abb.18 : *S.subobscuripennis*-Eingang und Nest der Kolonie gebaut aus diverssem Schlamm und Erde

Foto: Tobias Dolle

durch leichtes **klopfen** mit der flachen Hand gegen deren Bienenhaus, konnte ich beobachten, wie sie nicht länger als 3 Sekunden benötigen, um in den Verteidigungsmodus über zu gehen und sofort auszuschwärmen. Dabei schickten sie nicht etwa nur einen Scout oder ein paar wenige Soldiers aus dem Nest heraus, um das Ziel bzw. Gefahr zu lokalisieren, sondern schwärmten direkt mit vielen Soldiers aus, die währenddessen das Ziel ausfindig gemacht haben und attackierten. Dabei bissen sie sehr feste zu, sodass es schwer war, es über eine gewisse Zeit als Testobjekt auszuhalten. Dabei orientierten sie sich nicht zwingend zu sensiblen Stellen, wie zu den Augen hin, sondern attackierten am ganzen Körper, wodurch sie durch festes beißen eine große Abwehrwirkung zeigten.

Einige Soldiers verfolgten ihr Ziel bis zu 25m entfernt vom Nest und zeigten selbstloses Verhalten im Sinne von Aufopferung für die Kolonie.

Sie erkennen das Ziel nach gemessenen 10 Minuten sofort vor ihrem Haus wieder und fangen sofort wieder an es zu attackieren ohne Setzung eines erneuten Reizes des Angreifers.

Scaptotrigona luteipennis

Koloniegröße: 3000-10000; Ø 5600 (Roubik 1983); Combs



Abb. 19 *S.luteipennis* lateral



Abb. 20 *S.luteipennis* Kopf

S.luteipennis ist von der Größe her ähnlich, wie die beiden zuvor aufgeführten *Scaptotrigona* Spezies.

Sie unterscheidet sich vom Körperbau nicht sonderlich von anderen *Scaptotrigona* Spezies, jedoch zeichnet sie sich durch einen gelben Rüssel und gelbe Flügel aus. Sie leben in verhältnismäßig großen Kolonien mit einem Durchschnitt von 5600 Individuen pro Kolonie. Damit gehören sie zu den Spezies, mit über einem Durchschnitt von 1200 Einwohnern (Grüter „stingless Bees“ S.17), welche sehr große Kolonien bilden.

Häufig sind viele Soldiers außen um den Eingang positioniert, wie man in Abb. erkennen kann.

Im Gegensatz zu anderen *Scaptotrigona* Spezies verschließen *S. luteipennis* Ihre Eingangsröhre bei Nacht nicht und verzichten ebenfalls auf Soldiers in der Eingangsröhre, wie in Abbildung .. zu erkennen ist. Sie gehören zu den Spezies, die einen gut sichtbaren herausstechenden Eingang bauen, welcher Die Außenwelt mit dem Inneren des Nests verbinden.



Abb.22: Soldiers/ Guards um den Eingang herum angeordnet
Foto: Tobias Dolle



Abb.21: Eingangsröhre bei Nacht von *S.luteipennis*, weder verschlossen noch mit Soldiers besetzt
Foto: Tobias Dolle

Bei einem Versuch aggressives Verhalten durch starke Erschütterung des Hauses zu provozieren, da bei einer leichten Folge von Schlägen keine Reaktion zu beobachten war, stellte sich heraus, dass dennoch nur wenige Soldiers den Weg nach draußen vor den Nesteingang suchten. Sie verhielten sich sehr ruhig und geduldig und verzichteten darauf, mich zu attackieren.

Diskussion & Diskussion der Beobachtungen

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 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 Subtropenbewohnern, 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 Spektrum verschiedene Nahrungspflanzen nutzen.

Entwicklung und Evolution der Honigbiene

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 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 beschränken.

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)

Was sind stachellose Bienen ?

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 zum Beispiel ist 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). Des Weiteren 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; Nadungu et al. 2017; Roubik 2018). Sie gehören zu den hoch eusozialen Bienen wird meist bei Spezies verwendet welche über verschiedene Kasten von Königin und Arbeiter Kasten verfügen (Michener 1974; 2007; Danforth et al. 2013; Boomsma und Gawne 2018).

Am häufigsten kommen sie in den Neotropen (~426 Spezies) vor, wo sie von Kuba und Mexiko im Norden bis in den Süden nach Argentinien verteilt sind. In Afrika (ca. 36 spezies) sind am diversesten in äquatorialen Regionen (Eardley 2004; Eardley und Kwabong 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).

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

Gruppen produzieren Honig in mehrjährigen Nestern, gegründet von einem Schwarm von sterilen **Worker** und einer Königin, wobei die Kolonien hin und wieder männliche Bienen produzieren. Da es von stachellosen Bienen 50 mal mehr Spezies gibt als von der Honigbiene, wodurch sie sich in diversen signifikanten Wegen von der Honigbiene unterscheiden.

Im Gegensatz zu der Königin der Honigbiene, paaren sich stachellose Bienenköniginnen nur mit einem Partner. Ein **weiter** 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 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. 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 für längere erweiterte Zeitperioden bewachen und in den meisten Fällen größer sind als andere Worker (Grüter et al. 2011; 2017; Wittwer und Elgar 2018; Baudier 2019).

Wie auch viele andere Insekten, müssen sich auch die stachellosen Bienen neuen Herausforderungen wie Agrochemikalien, neuen Pathogenen oder dem Klimawandel stellen (Potts et al. 2010; Ramirez et al. 2013; Lima et al. 2016; Tsvetkov et al. 2017; Giannini et al. 2017, 2020; Snachez-Bayo und Wyckhuys 2019; Guimaraes-Cestaro et al. 2020). Eine Schlüsselrolle nimmt dabei die anthropogene Veränderung der Umwelt ein hauptsächlich die Umwandlung von natürlichem und naturnahem Land in städtisches oder intensiv bewirtschaftetes Land (Winfree et al. 2009; Potts et al. 2010, 2016).

Diskussion der Ergebnisse

Zum jetzigen Zeitpunkt ist nicht viel über die Diversität und Verbreitung von Alarm Pheromonen bei stachellosen Bienen bekannt (Roubik et al. 1989; Campollo-Ovalle und Sanchez 2018). Durch die aufgeführten Ergebnisse kann allerdings gesagt werden, inwiefern stachellose Bienen mittels chemischer Signale/ Pheromone wahrscheinlich kommunizieren, wobei es mir nicht möglich war, aufgrund fehlender technischer Mittel attackierte Stellen zu untersuchen, um wirklich bestimmte Alarm-Pheromone identifizieren zu können.

Die „Motivation zum Angriff“ scheint unter den verschiedenen Spezies sehr stark zu variieren (Jones et al. 2012) sowie ebenfalls unter Kolonien der gleichen Spezies (Grüter et al. 2017). Durch einen Kampf zweier Kolonien von *T. angustula*, wurde sichtbar, wie sich die Motivation zu einem Angriff entwickeln kann. Dabei wird sie sehr hoch, wenn es darum geht, ein neues Nest zu besiedeln. Bei einem normalerweise friedlichen Miteinander auf der Farm, gibt es somit dennoch Fälle, die für aggressives Verhalten untereinander sorgen können.

So vielfältig und divers das Verteidigungsverhalten verschiedener Spezies ist, da inter- und intraspezifische Variationen aufgeführt wurden, so vielfältig kann auch die Herangehensweise sein, defensives Verhalten stachelloser Bienen zu testen. Wie Couvillon et al. (2013) sowie van Wilgenburg und Elgar (2013) ausführten, üben unterschiedliche Methodiken mit hoher Wahrscheinlichkeit einen großen Effekt darauf aus überhaupt aggressive bzw. defensive Verhaltensweisen beobachten zu können. Sei es die Dauer der Observation, die Tages-oder Jahreszeit, das Alter der Bienen oder die Anzahl beobachteter Bienen, welche zu verschiedensten Beobachtungsfaktoren beitragen.

Inter- und intraspezifische Variationen könnten durch (1) ökologische Faktoren zu erklären sein, d.h. das Vorhandensein großer Unterschiede im Bezug auf das Risiko ausgeraubt zu werden, was zu unterschiedlichen Aggressionslevel führt, (2) durch Spezies-spezifische Unterschiede in der Überlappung des Geruchsprofils oder (3) durch Unterschiede in der Fähigkeit der Geruchsdifferenzierung, welche wahrscheinlich auf die variierende Anzahl und Sensitivität in den Antennen-Sensillen zurückzuführen ist (Downs und Ratnieks 2000; Quezada-Euan et al. 2013; Grüter et al. 2017b; Leonhardt 2017).

Zu sehen war, dass Arten, wie *S. pectoralis* und *S. subobscuripennis* außerhalb ihres Nestes anscheinend Gebrauch eines effizienten Kommunikationssystem machten, um mit mehreren Guards ihr Ziel verfolgen zu können. Dabei ist es wahrscheinlich, dass sie eine hohe Fähigkeit in der Geruchsdifferenzierung verschiedener Pheromone haben, um darauf reagieren zu können.

Allgemein lässt sich sagen, dass mehrere Kolonien einer Spezies sich sowohl untereinander aufgrund bestimmter Begebenheiten anfeinden können, allerdings auch in der Lage sind, sich gegenseitig zu unterstützen, wenn sie nah aneinander leben. Wie dies auf der Farm der Fall ist und durch eine Beobachtung mehrerer Spezies zusammen in einem Kampf gezeigt wurde. Große Guards und Soldiers, sowie die Nutzung von Alarmpheromonen scheinen bei allen beobachteten Spezies aufzutreten, allerdings wurde eine unterschiedliche Intensität Spezies-spezifisch beobachtet.

Die Ergebnisse stellen dar, wie stachellose Bienen durchaus in der Lage sind, sich gegen größere Feinde, wie uns Vertebraten, verteidigen zu können, es allerdings auch durch größere Umwelteinflüsse, wie zum Beispiel anhaltende Abholzung, schwer haben können zu überleben. Durch den Verlust größerer Habitats, wird es ihnen schwer gemacht rechtzeitig ein anderes Terrain zum Leben zu finden. **Alleine im Jahr 2019 sind 38.000 km² primären Regenwaldes durch Abholzung verloren gegangen, ein Gebiet ungefähr so groß wie die Niederlande.** Als Ergebnis dessen bieten viele durch 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).

Sie werden durch die Abholzung häufig übersehen und nicht beachtet, wenn sie ihren Bienenstock in einer Baumhöhle führen. Dadurch werden sie schnell Opfer von Abholzung. Darauf plädiert vor allem Carlos Cortes, **da** ein größeres Bewusstsein geschaffen werden sollte, damit solche Bienen schon vorher umgesiedelt werden könnten und nicht erst, wenn es zum Teil schon zu spät ist.

Durch ein Projekt wie Api-Agricultura, kann gezeigt werden, wie positiv der Eingriff des Menschen auf die Natur sein kann. Stachellose Bienen zeigen eine vielfältige Form von Verteidigungsmechanismen, können jedoch durch bewusstes Eingreifen beim Überleben unterstützt werden.

Verteidigungsstrategien stellen ein relativ junges Thema der Wissenschaft dar, welches noch enorm viele Wissenslücken birgt. Um mehr über ihr Verhalten in jeglicher Hinsicht erfahren zu können, sowie den Schutz der Bienen für die Zukunft gewährleisten zu können, sind Projekte wie Apiagricultura von großer Wichtigkeit und stellen einzigartige Möglichkeiten dar.

Literatur

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

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

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

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

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 JMF, Moure JS (1994) Meliponinae neotropicais: os gêneros *Paratrigona* Schwarz, 1938 e *Aparatrigona* 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>

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, Christie P (2007) Wood ants use resin to protect themselves against pathogens. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 274:2013-2017
- Christie 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
- Cruz-Lopez L, Aguilar S, Malo E, Rincon M, Guzman M, Rojas J (2007) Electroantennogram and behavioral responses of workers of the stingless bee *Oxytrigona mediorufa* to mandibular gland volatiles. *Entomol Exp App* 123(1):43-47
- Cunningham JP, Hereward JP, Heard TA, De Barro PJ, West SA (2014) Bees at war: interspecific battles and nest usurpation in stingless bees. *Am Nat* 184(6)
- 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
- 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
- Darchen R (1969) Zur Biologie von *Trigona (Apotrigona) 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 CD (2004) Taxonomic revision of the African stingless bees (Apoidea: 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
- Freitas BM, Imperatriz-Fonseca VL, Medina LM, Kleinert AD MP, Galtet L, Nates-Parra G, JGQ-E (2009) Diversity, threats and conservation of native bees in the neotropics. *Apidologie* 40:332-346
- Friese H (1931) Wie können Schmarotzerbienen aus Sammelbienen entstehen. *Zool Jahr Abt Syst Geogr Biol Tiere* 62:1-14
- Fowler H (1979) Responses by a stingless bee to a subtropical environment. *Rev Biol Trop* 27:11-118
- 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 Entomb* 55:234-240

Giannini TC, Maia-Silva C, Acosta AL, Jaffa R, Carvalho AT, Martins CF, Tanella FCV, Carvalho CAL, Hrncir M, Saraiva Am, Siqueira JO, Imperatriz-Fonseca VL (2017) Protecting a managed bee pollinator against climate change: strategies for an area with extreme climate 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

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

Grüner 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 Entomb* 40:55-6

Grüner 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
- Grüter C, von Zuben L, Segers F, Cunningham J (2016) Warfare in stingless bee. *Insect Soc* 63:223-236
- Guimares-Cestaro L, Martins MF, Martinez LC, Alves MLTMF, Guidugli-Lazzarini KR, Nocelli RCF, Malaspina O, Serrao JE, Texeira EW (2020) Occurrence of Virus, microsporidia, and Pesticide 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
- Jernigan CM, Birgiolas J, McHugh C, Roubik DW, Weislo WT, Smith BH (2018) Colony-level non-associative plasticity of alarm responses in the stingless honey bee, *Tetragonisca angustula*. *Behav Ecol Sociobiol* 72(3):58
- Johnson LK, Wiemer D (1982) Neral: an alarm substance of the stingless bee, *Trigona fulviventrtris* (Hymenoptera: apidae). *J Chem Ecol* 8(9):1167-1181
- Junnickel H, da Costa AJS, Tentschert J, Patricio EFLRA, Imperatriz-Fonseca VL, Drijfhout FP, Morgan ED (2004) Chemical basis for inter-colonial aggression in the

- stingless bee *Scaptotrigona bipuncata* (Hymenoptera: Apidae). J Insect Physiol 50:761-766
- 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
- Kärcher M, Ratnieks FLW (2009) Standing and hovering guards of the stingless bee *Tetragonisca angustula* complement each other in entrance guarding and intruder recognition. J Apic Res 48:209-214
- Kelber A, zeil J (1998) *Tetragonisca* guard bees interpret expanding and contracting patterns as unintended displacement in space. J Comp Physiol A-Neuroethol Sens Neural Behav Physiol 181:257-265
- Kerr WE (1984) Virgilio aus Portugal Brito Aurajo (1919-1983). Acta Amazon 13:327-328
- Kerr WE, de Lello E (1962) Sting glands in stingless bee: a vestigial character (Hymenoptera, Apidae). J NY Entomol Soc 70:190-214
- Kerr WE, Sakagami SF, Zucchi R, Portugal-Aurajo Vd, Camargo JMF (1967) Beobachtungen zur Nestarchitektur und zum Verhalten einiger stachelloser Bienenarten aus der Umgebung von Manaus, Amazonas (Hymenoptera: Apoidea). In: Tagungsband des Symposiums über Amazonas-Biota. Nationalkonsulat über Forschung von Rio de Janeiro, pp 255-309
- Kirchner WH, Friebe R (1999) Nestmate discrimination in the African stingless bee *Hypotrigona gribodoi* Magretti (Hymenoptera: Apidae). Apidologie 30 (4):293-298

- Kpedam D, Jungnickel H, Tentschert J, Jones G, Morgan E (2002) Production of wax by virgin queens of the stingless bee *Melipona bicolor* (Apidae, Meliponinae). *Insect Soc* 49(3):229-233
- Leonhardt SD, Blühten N (2009), A sticky affair: Resin collection by bornean stingless bee *Biotropica* 41 (6):730-736
- Leonhardt SD , Blühten 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, Blühten 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
- Michener CD (2007) The bees of the world, 2nd edn. The Johns Hopkins University Baltimore

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 (Hymenoptera 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

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

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

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 fro 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 ablegas Indigenas Sem Ferrao, Editora Noguierapis, Sao 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 be *Tetragonula gressitti* (Sakagami, 1978) in Southwest China (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *J Epic Res* (in press)

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 cubensis* (Hymenoptera, Apidae). *J Kansas Entomol Soc* 31:203-211

Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweizer O, Kundin 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
- 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
- Rasmussen C, Gonzalez VH (2017) The neotropical stingless bee genus *nannotrigona* cockerel (Hymenoptera, Apidae: Meliponini): an illustrated key, notes on the types, and designation of lectotypes, *Zootaxa* 4299(2):191-220
- 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
- Roubik DW (1983) Nest and colony characteristics of stingless bee from Panama (Hymenoptera, Apidae). *J Kansas Entomol Soc* 56:327-355
- Roubik DW (1989) *Ecology and natural history of tropical bees*. Cambridge University Press, New York
- Roubik 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

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

Tobias Dolle

Danksagung

Ich bedanke mich vielmals bei Herr Professor Kunz für die liebevolle Betreuung und Hilfe. Außerdem möchte ich Carlos und Liz danken, die das Ganze überhaupt mit ermöglicht haben und für ihre tolle Arbeit, die sie leisten.

Außerdem danke ich meiner gesamten Familie & Freunden, die mich immer unterstützen, vor allem auf dieser Reise.