

Untersuchungen zur Pollendetektion von Hummeln

Investigations about Pollen Detection in Bumblebees

ISABELLE EHRLICH & KLAUS LUNAU

Zusammenfassung: Blütenpflanzen verfügen über Pollen und Nektar als Nahrung für Blütenbesucher. Pollen kann allerdings nach Entnahme von der Blüte nicht nachproduziert werden. Wir haben untersucht, ob Ackerhumeln (*Bombus pascuorum*) an Blüten vom Echten Beinwell (*Symphytum officinale*) die gesamte Pollenmenge bei einem einzigen Blütenbesuch durch „buzzing“ ernten oder ob sie die Pollenmenge während mehrerer unmittelbar aufeinanderfolgender Blütenbesuche sammeln. Die Anzahl der „buzzings“ war an Blüten mit großen Pollenmengen größer; die Dauer der „buzzings“ stieg mit der vorhandenen Pollenmenge. Bei über 77 % der Blüten wurde bei einem einzigen Blütenbesuch die gesamte Pollenmenge geerntet. Bei den restlichen Blüten wurden nur geringe Pollenmengen zurückgelassen. Im Labor wurde zudem an Blütenattrappen untersucht, ob Erdhumeln (*Bombus terrestris*) beim „buzzing“ feststellen können, dass sie Pollen sammeln. Die Erdhumeln sammelten Pollen von Blütenattrappen, aber auch Substanzen wie Hydroxyethylcellulose, die keine Nährstoffe für die Erdhumeln enthalten.

Schlüsselwörter: *Bombus pascuorum*, *Symphytum officinale*, buzzing, Pollen, *Bombus terrestris*

Summary: Flowering plants offer pollen and nectar as a reward for flower visitors. However, flowers can not replenish pollen. We investigated, if bees (*Bombus pascuorum*) through buzzing harvest the complete pollen reward of flowers of Comfrey (*Symphytum officinale*) during a single flower visit or during several subsequent flower visits. The number of buzzings of the bumblebees increased on flowers with large pollen reward; the duration of buzzings was longer on flowers with large pollen reward. At more than 77% of the flowers the bumblebees harvested the complete pollen reward. At the remaining flowers only few pollen grains were not harvested. In a laboratory using artificial flowers it was studied, if bumblebees (workers of *Bombus terrestris*) can sense that they collect pollen when buzzing. Bumblebees collected pollen at artificial flowers as well as substances like hydroxyethyl cellulose lacking any nutritional value.

Keywords: *Bombus pascuorum*, *Symphytum officinale*, buzzing, pollen, *Bombus terrestris*

1. Einleitung

Blütenpflanzen, die durch Bienen bestäubt werden, bieten nur Nektar und/oder Pollen als Lockspeise für ihre Bestäuber an (ROULSTON & CANE 2000; THORP 2000; LUNAU 2002, 2004). Viele Blütenpflanzen sind in der Lage, nach der Entnahme des Nektars durch eine Biene ihren Nektarvorrat innerhalb kurzer Zeit wieder aufzufüllen und somit wieder für einen erneuten Bienenbesuch attraktiv zu werden. Pollen als Blütennahrung kann

dagegen von den Blüten nach der Entnahme nicht nachproduziert werden. Wie Blütenpflanzen dennoch für pollensammelnde Bienen über einen längeren Zeitraum und für zahlreiche Besuche attraktiv bleiben, ist weitgehend unbekannt. In der vorliegenden Studie wird die Pollenentnahme von Blüten untersucht, die von Bienen durch das Vibrationssammeln („buzzing“) erfolgt (BUCHMANN 1983). Dabei nehmen die Bienen zur Blüte oder zu den Antheren eine C-Position ein (Abb. 1) und übertragen über

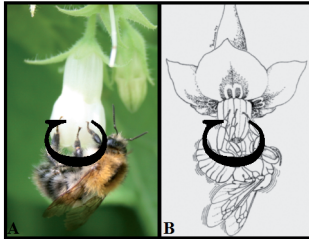


Abb. 1: **A** C-Position einer Arbeiterin von *Bombus pascuorum* beim „buzzing“ einer Blüte von *Symphytum officinale*; **B** C-Position einer hypothetischen Biene beim „buzzing“ der Antherenröhre einer Blüte von *Solanum xanti* (verändert nach BUCHMANN & HURLEY 1978).

Fig. 1: **A** C-Position of a worker of *Bombus pascuorum* during buzzing on a flower of *Symphytum officinale*; **B** C-Position of a hypothetical bee during buzzing the anther tube on a flower of *Solanum xanti* (modified after BUCHMANN & HURLEY 1978).

Thorax und Beine die Vibrationen, die durch die Flugmuskulatur bei entkoppelten Flügeln erzeugt werden, auf die Blüten (KING et al. 1996). Bei den Blumen, die angefliegen werden, handelt es sich meistens um Blüten mit porizierten Antheren (Beispiele: Boraginaceae, Solanaceae, Melastomataceae), deren Pollen erst durch Vibration freigesetzt wird (BUCHMANN 1983).

Mit der folgenden Studie sollte geklärt werden, ob solche Blüten bei einem einmaligen Blütenbesuch vollständig geleert werden können oder ob die Blüten in der Lage sind, Pollen für spätere Besuche zurück zuhalten. Untersuchungsobjekte waren Arbeiterinnen der Ackerhummel (*Bombus pascuorum*) und Blüten des Echten Beinwells (*Symphytum officinale*). Mit einem weiteren Versuch werden Mechanismen der Pollendetektion von Hummeln untersucht. Dazu wurde eine Blütenatrappe entwickelt, an der Hummeln durch „buzzing“ Pollen und andere Substanzen



Abb. 2: *Bombus terrestris*-Arbeiterin an einer Blütenatrappe mit Pollenbelohnung.

Fig. 2: *Bombus terrestris*-worker at an artificial flower rewarding with pollen.

sammeln konnten. Diese Versuche wurden mit Arbeiterinnen aus Laborkolonien der Erdhummel (*Bombus terrestris*) durchgeführt.

2. Material und Methoden

Die Studiengebiete waren natürliche Habitate von *Bombus pascuorum* und *Symphytum officinale* im Umkreis von Düsseldorf im Sommer 2008. *S. officinale* ist eine Blütenpflanze, die Nektar und Pollen produziert. *B. pascuorum* ist eine häufige Hummelart, die an *S. officinale* Nektar und durch „buzzing“ Pollen erntet.

Die Aktivitäten von *B. pascuorum* an Blüten von *S. officinale* wurden mit einem Stereomikrofon und dem Programm Adobe Audition 1.5 auf Feuchtwiesen in den Studiengebieten aufgenommen. Die Entfernung des Stereomikrofons zu den Blüten, an denen die Arbeiterinnen der Ackerhummel Nektar und Pollen sammelten, betrug maximal 1 cm. Die Anzahl und Dauer der „buzzings“, der Trinkvorgänge und der gesamten Blütenbesuche wurden mit Hilfe des Programms Adobe Audition 1.5 ausgewertet. Arbeiterinnen der Ackerhummel wurden zwei verschiedenen behandelte Blüten von *S. officinale* angeboten: 1.) frisch geöffnete Blüten ohne Pollen, die zuvor mit einer elektrischen Zahnbürste geleert wurden; 2.) frisch geöffnete Blüten mit vollständiger Pollenmenge. Die Blüten wurden als Blütenknospen bis zum Versuchsbeginn mit Gaze abgedeckt, um Blüten ohne vorangegangenen Besuch verwenden zu können. Bei den Blüten mit Pollen wurde nach dem Blütenbesuch überprüft, ob noch Pollen in den Blüten vorhanden war oder ob die Hummeln die gesamte Pollenmenge der Blüten geerntet hatten. Dafür wurden die Blüten nach dem Abflug der Hummeln mit einer elektrischen Zahnbürste in Vibration versetzt und die herabfallenden Pollenkörner auf einer schwarzen Plastikplatte aufgefangen. So konnte abgeschätzt werden, ob noch Pollenkörner in den Blüten vorhanden waren. Geleerte Blüten wurden

unter einem Binokular auf noch vorhandene Pollenkörner untersucht.

Wie Hummeln Pollen detektieren, blieb nach diesem Versuch weiterhin unklar. Daher wurden Versuche mit Arbeiterinnen von *Bombus terrestris* im Winter 2008/09 mit eigens entwickelten Blütenattrappen (Abb. 2) durchgeführt, die wahlweise mit Nektarersatz (50 % Zuckerwasser), Pollen, unterschiedlich gefärbtem Weizenmehl oder Hydroxyethylcellulose bestückt werden konnten. Das Weizenmehl wurde mit zuckerfreien flüssigen Lebensmittelfarben (Wusitta) gefärbt. Die blaue Lebensmittelfarbe enthält den Farbstoff Indigotin (E 132) und die gelbe Lebensmittelfarbe Chinolingelb (E 132). Die Blütenattrappe bestand aus einem elastischen, gefärbten Schaumstoff (Moosgummi) und die Belohnungseinrichtung der Blütenattrappe aus einer veränderten Pipettenspitze, aus deren Öffnung die Hummeln durch „buzzing“ Pollen und andere Substanzen sammeln konnten. Dieser Versuch wurde in einem Flugkäfig in Versuchsräumen der Heinrich-Heine-Universität durchgeführt; die Blütenattrappen wurden mit Saugnäpfen im Flugkäfig befestigt. Durch diesen Versuch konnten bestimmte chemische Reize von Pollenkörnern als Auslöser für das Pollensammeln von Hummeln ausgeschlossen werden.

Von den Messdaten wurden Mittelwerte und die Standardabweichungen mit Microsoft Excel berechnet, die für die statistische Analyse in gepaarten (p^*) oder ungepaarten (p) t-Tests verwendet wurden. Berechnet wurden die p -Werte mit Microsoft Excel oder GraphPad InStat.

3. Ergebnisse

Die Anzahl der „buzzings“ von *Bombus pascuorum*-Arbeiterinnen bei *Symphytum officinale*-Blüten mit Pollen war signifikant höher als die Anzahl ihrer Trinkvorgänge auf diesen Blüten. Bei Blüten ohne Pollen war die Anzahl der „buzzings“ und Trinkvorgänge nicht signifikant verschieden. Bei Blüten mit Pol-

len war die Anzahl ihrer „buzzings“ mit $2,29 \pm 1,06$ doppelt so hoch wie bei Blüten ohne Pollen mit $1,15 \pm 0,97$ (Abb. 3).

Die Dauer der „buzzings“ war bei Blüten ohne Pollen signifikant kürzer als bei Blüten mit Pollen. Ein „buzzing“ bei Blüten ohne Pollen dauerte $0,14 \pm 0,12$ s und bei Blüten mit Pollen $0,47 \pm 0,37$ s und war damit 3,5 mal länger. Die Dauer der Trinkvorgänge war bei beiden Blüten nicht signifikant verschie-

den. Bei Blüten mit Pollen dauerte ein Trinkvorgang 18 mal länger (8,81 s) als ein „buzzing“, bei Blüten ohne Pollen 81 mal länger (11,37 s) (Abb. 4).

Insgesamt versetzten die Hummeln die Blüten mit Pollen signifikant länger in Vibration als Blüten ohne Pollen (Abb. 4). Die gesamte Dauer aller „buzzings“ betrug durchschnittlich pro Blütenbesuch bei einer Blüte mit Pollen $0,94 \pm 0,63$ s und bei Blüten ohne

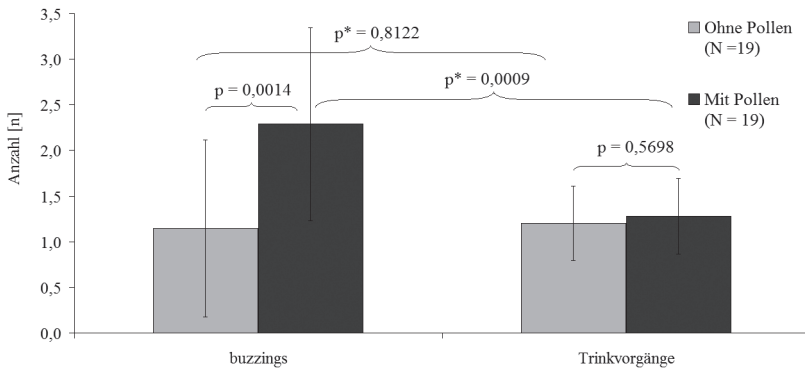


Abb. 3: Anzahl (Mittelwerte und Standardabweichung) der „buzzings“ und Trinkvorgänge pro Blütenbesuch an Blüten von *Symphytum officinale* 38 *Bombus pascuorum*-Arbeiterinnen.

Fig. 3: Number (means and standard deviation) of buzzings and drinkings per flower visit of 38 *Bombus pascuorum*-workers on flowers of *Symphytum officinale*.

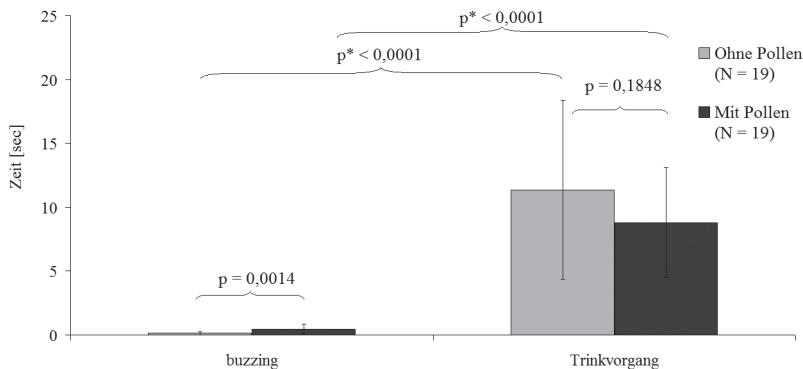


Abb. 4: Dauer (Mittelwerte und Standardabweichung) pro „buzzing“ (a) und Trinkvorgang (b) von 38 *Bombus pascuorum*-Arbeiterinnen an Blüten von *Symphytum officinale*.

Fig. 4: Duration (means and standard deviation) of buzzings (a) and drinkings (b) of 38 *Bombus pascuorum*-workers on flowers of *Symphytum officinale*.

Pollen $0,23 \pm 0,22$ s. Die Trinkvorgänge dauerten bei Blüten mit Pollen etwa 13 mal länger ($12,20 \pm 6,52$ s) als alle „buzzings“. Bei Blüten ohne Pollen waren die gesamten Trinkvorgänge etwa 57 mal länger ($13,09 \pm 7,46$ s) als die gesamten „buzzings“ (Abb. 5). Das erste „buzzing“ dauerte bei Blüten ohne Pollen $0,13 \pm 0,10$ s, das zweite war mit $0,06 \pm 0,13$ s signifikant kürzer als das erste. Bei Blüten mit Pollen war die Dauer des ersten „buzzings“ mit $0,45 \pm 0,35$ s länger als die

Dauer des zweiten mit $0,30 \pm 0,31$ s. Dieser Unterschied war statistisch aber nicht signifikant (Abb. 6).

Die durchschnittliche Dauer eines Blütenbesuches an den Blüten mit Pollen betrug $16,68 \pm 6,58$ s und an den Blüten ohne Pollen $14,93 \pm 7,76$ s. Dieser Unterschied war nicht signifikant ($p = 0,458$, ungepaarter t-Test). Bei 77 % der *S. officinale*-Blüten mit Pollen ernten die Ackerhummel-Arbeiterinnen bei einem Blütenbesuch durch „buzzing“ die ge-

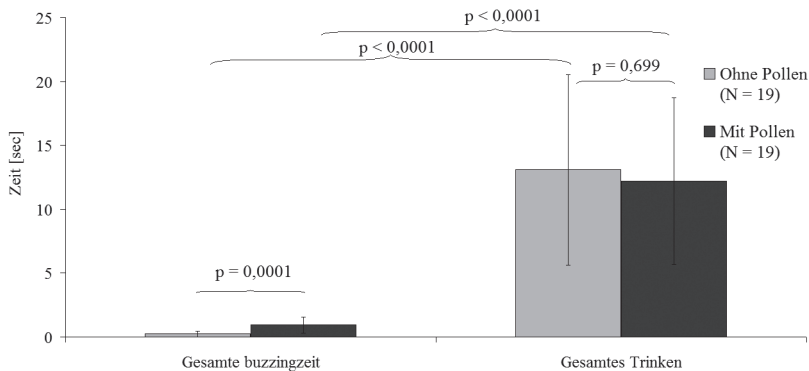


Abb. 5: Dauer (Mittelwerte und Standardabweichung) aller „buzzings“ (a) und aller Trinkvorgänge (b) pro Blütenbesuch von 38 *Bombus pascuorum*-Arbeiterinnen an Blüten von *Symphytum officinale*.

Fig. 5: Duration (means and standard deviation) of all buzzings (a) and all drinkings (b) per flower visit of 38 *Bombus pascuorum*-workers on flowers of *Symphytum officinale*.

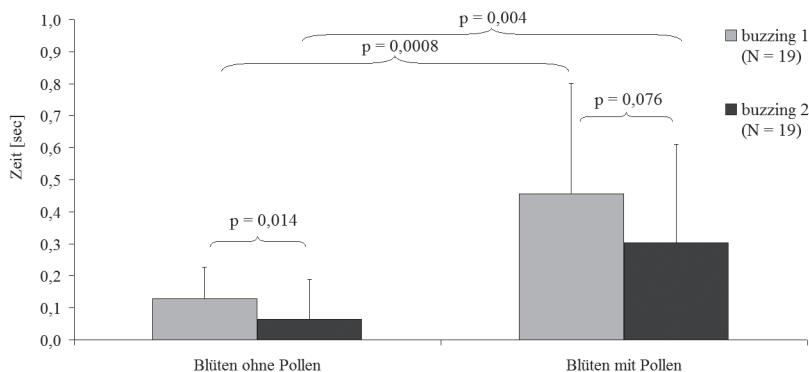


Abb. 6: Dauer (Mittelwerte und positive Standardabweichung) des ersten und zweiten „buzzings“ von 38 *Bombus pascuorum*-Arbeiterinnen an Blüten von *Symphytum officinale*.

Fig. 6: Duration (means and positive standard deviation) of the first and second buzzing of 38 workers from *Bombus pascuorum* on flowers of *Symphytum officinale*.

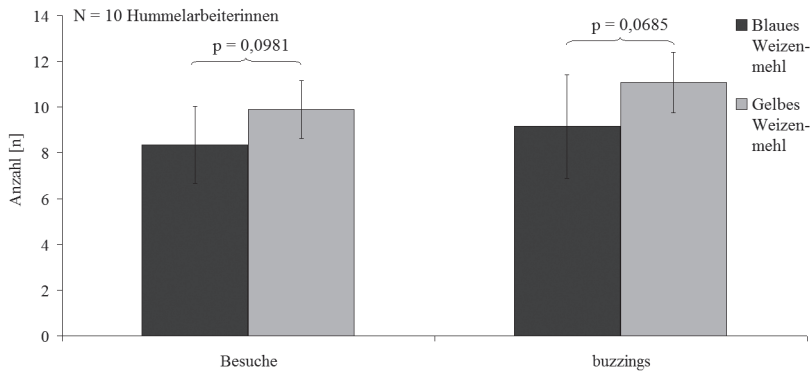


Abb. 7: Anzahl (Mittelwerte und Standardabweichung) der Besuche und des „buzzings“ von zehn *Bombus terrestris*-Arbeiterinnen an den Blütenattrappen mit verschieden gefärbtem Weizenmehl.

Fig. 7: Number (means and standard deviation) of visits and buzzings of *Bombus terrestris*-workers on artificial flowers with differently coloured wheat flour.

samte Pollenmenge der Blüten. Bei 23 % der Blüten mit Pollen ließen sie geringe Pollenmengen zurück.

Arbeiterinnen von *Bombus terrestris* sammeln Pollen, unterschiedlich gefärbtes Weizenmehl und Hydroxyethylcellulose auch an künstlichen Blüten. Beim Sammeln von blau und gelb gefärbtem Weizenmehl unterschied sich die Anzahl ihrer Besuche und „buzzings“ nicht signifikant (Abb. 7). Von zehn *B. terrestris*-Arbeiterinnen sammelten fünf auch die Hydroxyethylcellulose an Blütenattrappen.

4. Diskussion

Die hier mitgeteilten Beobachtungen an *Bombus pascuorum* stimmen im Wesentlichen mit den Beobachtungen von ZIMMERMANN (1982), HAYNES & MESLER (1984), BUCHMANN & CANE (1989), HARDER (1990), DOBSON et al. (1999), SHELLY et al. (2000), TEPPNER (2005) und KAWAI & KODO (2009) überein. Diese Autoren beobachteten alle, dass verschiedene Bienenarten an Blüten mit einer größeren Pollenmasse länger Pollen sammeln als an Blüten ohne oder mit wenig Pollen. BUCHMANN & CANE (1989), HARDER (1990), DOBSON et al. (1999), SHELLY et al. (2000), TEPPNER (2005) und KAWAI & KUDO (2009) stellten zudem fest, dass an pollenhaltigen Blü-

ten von nektarlosen Blütenpflanzen, deren Antheren den Pollen über Poren beim „buzzing“ abgeben (*Solanum elaeagnifolium*, *Dodecatheon conjugens*, *Rosa rugosa*, *Solanum lycopersicum*, *Pedicularis chamissoni*), die Anzahl der „buzzings“ höher und deren Dauer, länger waren als bei pollenlosen oder pollenarmen Blüten und dass die verschiedenen Bienenarten immer nur eine geringe Pollenmenge pro Blütenbesuch sammelten. Wir stellten fest, dass Arbeiterinnen von *B. pascuorum* pollenhaltige Blüten länger in Schwingungen versetzten als pollenlose Blüten und im Gegensatz zu den genannten Arbeiten an nahezu allen Blüten von *Symphytum officinale* die gesamte Pollenmenge ernteten. Pollenlose Blüten wurden meist nur ein einziges Mal kurz in Vibrationen versetzt. Daraus folgt, dass die Arbeiterinnen von *B. pascuorum* bereits beim ersten „buzzing“-Vorgang vermutlich über mechanische Sensoren bemerken, dass die Antheren keine Pollenkörner enthalten und die Blüte daraufhin nicht erneut in Vibration versetzen.

Die gesamte Besuchsdauer der Hummeln war bei den Blüten mit und ohne Pollen nicht signifikant verschieden. Das liegt wahrscheinlich daran, dass das „buzzing“ der Ackerhummer-Arbeiterinnen im Vergleich zum Nektartrinken generell nur sehr wenig Zeit einnimmt.

Bombus terrestris-Arbeiterinnen sammelten an Blütenattrappen nicht nur Pollen, sondern ohne Unterschied auch gelb und blau gefärbtes Weizenmehl. Auch Hydroxyethylcellulose wurde von fünf der insgesamt zehn getesteten Individuen gesammelt, aber erst nach einiger Zeit und nachdem sie vorher Pollen von den Blütenattrappen gesammelt hatten. Diese Hummeln hatten möglicherweise gelernt, dass die Blütenattrappen Pollenquellen sind und daher beim späteren Sammeln von Hydroxyethylcellulose nur Merkmale der Blütenattrappen beachtet. Das Weizenmehl und die Hydroxyethylcellulose könnten jedoch auch durch einen gemeinsamen Inhaltsstoff wie beispielsweise Saccharose attraktiv für die Arbeiterinnen gewesen sein. Dass unerfahrene Erdhummel-Arbeiterinnen die Entscheidung erfahrener Arbeiterinnen, Pollen von bestimmten Pflanzen zu sammeln, nachahmen, haben zudem WORDEN & PAPAJ (2005) und LEADBEATER & CHITTKA (2007, 2008) nachgewiesen. Es könnte also eine einzelne *Bombus terrestris*-Arbeiterin aus nicht bekannten Gründen angefangen haben, Weizenmehl zu sammeln und andere Arbeiterinnen könnten dieses Verhalten kopiert haben.

Es ist bekannt, dass Honigbienen verschiedene Substanzen mit ähnlichen Inhaltsstoffen wie Pollenkörner sammeln, z. B. Bierhefe, Torula-Hefe und Vollsojamehle (WAHL 1954). Von Hummeln ist jedoch bekannt, dass sie die Pollenqualität, basierend auf einem Polymorphismus der Pollenqualität und unterschiedlichen Anteilen von normalen und Cytoplasma-losen Pollenkörnern, von *Mimulus guttatus* (Phrymaceae (Gauklerblumengewächse)) beim Pollensammeln erkennen (ROBERTSON et al. 1999). Blütenpollen von Pflanzenarten, die durch Hummeln bestäubt werden, enthält sehr viel Protein (HANLEY et al. 2008). Dies deutet darauf hin, dass Hummeln den Proteingehalt oder die Qualität von Pollen beim Sammeln erkennen. Bei verschiedenen sozialen Bienen und Wespen erhöht sich die Thoraxtemperatur sowie die Anzahl der sammelnden Arbeiterinnen; bei Honig-

bienen erhöht sich die Tanzrate, wenn sie Pollen, Fleisch oder Nektar von höherer Qualität sammeln (WADDINGTON et al. 1998; KOVAC & STABENTHEINER 1999; STABENTHEINER 2001; NIEH & Sanchez 2005; NIEH et al. 2006; ECKLES et al. 2008; MAPALAD et al. 2008; KITAOKA & NIEH 2009). Bienen und Wespen nehmen über saccharoseempfindliche Geschmackrezeptoren die Saccharose im Nektar beim Trinken wahr. Der Proteingehalt in den Pollenkörnern kann dagegen während des Sammelns wohl nicht über solche Rezeptoren erkannt werden, weil Pollenkörner beim Pollensammeln von Bienen nicht geöffnet werden (HRASSNIGG & CRAILSHEIM 1998; PERNAL & CURRIE 2001). Proteine, Lipide und freie Aminosäuren in den Pollenkörnern scheiden als Erkennungssubstanz für Bienen aus, weil die Pollenkörner nicht aufgebissen werden. Wahrscheinlich sind daher Substanzen auf der Oberfläche der Pollenkörner, z. B. Phenole (LIU et al. 2006), für pollensammelnde Bienen essenzielle Aminosäuren (COOK et al. 2003), Ethanol, Cyclopentane (SCHMIDT & HANNA 2006) oder Duftstoffe wie Eugenol (DOBSON et al. 1999), der mögliche Auslöser für eine chemische Pollenerkennung bei Bienen. Die Menge dieser Kennsubstanzen könnte sogar mit dem Proteingehalt in den Pollenkörnern korreliert sein und den Bienen dadurch Informationen über den Proteingehalt vermitteln. Die freie Aminosäure Prolin ist durch ihre Häufigkeit (1-2 % des Trockengewichtes von Pollenkörnern) (STANLEY & LINSKENS 1985), ihre Lokalisation auf der Oberfläche von Pollenkörnern und ihr regelmäßiges Vorkommen eine geeignete Substanz für das Erkennen von Pollen. Die pollenfressende Schwebfliege *Eristalis tenax* kann die Aminosäure Prolin mit ihren Geschmackssensillen an den Tarsen und auf dem Labellum schmecken, weil Prolin die Salzrezeptorzelle der Schwebfliege stimuliert (WACHT et al. 1996, 2000). Für Honigbienen ist Prolin dagegen keine essenzielle Aminosäure (ROULSTON & CANE 2000; COOK et al. 2003).

Danksagung

Wir bedanken uns bei allen Mitgliedern der AG Sinnesökologie und besonders bei PD Dr. THOMAS ELTZ für die Hilfe bei der statistischen Auswertung.

Literatur

- BUCHMANN, S.L., & HURLEY, J.P. (1978): Biophysical Model for Buzz Pollination in Angiosperms. *Journal of Theoretical Biology* 72: 639-657.
- BUCHMANN, S.L. (1983): Buzz pollination in angiosperms. Pp. 73-113 in: Jones, C.E., & Little, R.J. Little (eds.) *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand-Rheinhold; New York.
- BUCHMANN, S.L., & CANE, J.H. (1989): Bees assess pollen returns while sonicating *Solanum* flowers. *Oecologia* 81: 289-294.
- COOK, S., AWMACK, C.S., MURRAY, D.A., & WILLIAMS, I.H. (2003): Are honey bees' foraging preferences affected by pollen amino acid composition? *Ecological Entomology* 28: 622-627.
- DOBSON, H.E. M., DANIELSON, E.M., & VAN WESEB, I.D. (1999): Pollen odor chemicals as modulators of bumble bee foraging on *Rosa rugosa* Thunb. (Rosaceae). *Plant Species Biology* 14: 153-166.
- ECKLES, M.A., WILSON, E.E., HOLWAY, D.A., & NIEH, J.C. (2008): Yellowjackets *Vespula pensylvanica* thermoregulate in response to changes in protein concentration. *Naturwissenschaften* 95: 787-792.
- HARDER, L.D. (1990): Behavioral responses by bumble bees to variation in pollen availability. *Oecologia* 85: 41-47.
- HANLEY, M.E., FRANCO, M., PICHON, S., DARVILL, B., & GOULSON, D. (2008): Breeding system, pollinator choice and variation in pollen quality in British herbaceous plants. *Functional Ecology* 22: 592-598.
- HRASSNIGG, N., & CRAILSHEIM, K. (1998): The influence of brood on the pollen consumption of worker bees (*Apis mellifera* L.). *Journal of Insect Physiology* 44: 393-404.
- HAYNES, J., & MESLER, M. (1984): Pollen foraging by bumblebees. Foraging patterns and efficiency on *Lupinus polyphyllus*. *Oecologia* 61: 249-253.
- KAWAI, Y., & KUDO, G. (2009): Effectiveness of buzz pollination in *Pedicularis chamissonis*: significance of multiple visits by bumblebees. *Ecological Research* 24: 215-223.
- KING, M.J., BUCHMANN S.L., & SPANGLER, H. (1996): Activity of asynchronous flight muscle from two bee families during sonication buzzing. *Journal of Experimental Biology* 199: 2317-2321.
- KITAOKA, T., & NIEH, J. (2009): Bumble bee pollen foraging regulation: role of pollen quality, storage levels, and odor. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63: 501-510.
- KOVAC, H., & A. STABENTHEINER (1999): Effect of food quality on the body temperature of wasps (*Paravespula vulgaris*). *Journal of Insect Physiology* 45: 183-190.
- LEADBEATER, E., & CHITTKA, L. (2007): The dynamics of social learning in an insect model, the bumblebee *Bombus terrestris*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61: 1789-1796.
- LEADBEATER, E., & CHITTKA, L. (2008): Social transmission of nectar-robbing behaviour in bumble-bees. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences* 275: 1669-1674.
- LIU, F.L., ZHANG, X.W., CHAI, J.P., & YANG, D.-R. (2006): Pollen phenolics and regulation of pollen foraging in honeybee colony. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59: 582-588.
- LUNAU, K. (2002): The evolution of flowering plants, flower visitors and the interactions between them - a look at flower biology with G. von Wahlert. *Bonner zoologische Monographien* 50: 109-136.
- LUNAU, K. (2004): Adaptive radiation and coevolution - pollination biology case studies. *Organisms Diversity & Evolution* 4: 207-224.
- MAPALAD, K.S., LEU, D., & NIEH, J.C. (2008): Bumble bees heat up for high quality pollen. *Journal of Experimental Biology* 211: 2239-2242.
- NIEH, J.C., & SANCHEZ, D. (2005): Effect of food quality, distance and height on thoracic temperature in the stingless bee *Melipona panamica*. *Journal of Experimental Biology* 208: 3933-3943.
- NIEH, J.C., LEON, A., CAMERON, S., & VANDALE, R. (2006): Hot bumble bees at good food, thoracic temperature of feeding *Bombus wilsoniae* foragers is tuned to sugar concentration. *Journal of Experimental Biology* 209: 4185-4192.

- PERNAL, S.F., & CURRIE, R.W. (2001): The influence of pollen quality on foraging behavior in honeybees (*Apis mellifera* L.). Behavioral Ecology and Sociobiology 51: 53-68.
- ROBERTSON, A.W., MOUNTJOY, C., FAULKNER, B.E., ROBERTS, M.V., & MACNAIR, M.R. (1999): Bumble bee selection of *Mimulus guttatus* flowers. The effects of pollen quality and reward depletion. Ecology 80: 2594-2606.
- ROULSTON, T., & CANE, J.H. (2000): Pollen nutritional content and digestibility for animals. Plant Systematics and Evolution 222: 187-209.
- SCHMIDT, J.O., & HANNA, A. (2006): Chemical nature of phagostimulants in pollen attractive to honeybees. Journal of Insect Behavior 19(4): 521-532.
- SHELLY, T.E., VILLALOBOS, E., & STUDENTS (2000): Buzzing bees Hymenoptera (Apidae, Halictidae) on *Solanum* (Solanaceae). Floral choice and handling time track pollen availability. Florida Entomologist 83: 180-187.
- STABENTHEINER, A. (2001): Thermoregulation of dancing bees: thoracic temperature of pollen and nectar foragers in relation to profitability of foraging and colony need. Journal of Insect Physiology 47: 385-392.
- STANLEY, R.G., & LINSKENS, H.F. (1985): Pollen. Biologie, Biochemie, Gewinnung und Verwendung. Freund Verlag; Greifenberg.
- TEPPNER, H. (2005): Pollinators of tomato, *Solanum lycopersicum* (Solanaceae), in central Europe. Phytion 45: 217-235.
- THORP, R.W. (2000): The collection of pollen by bees. Plant Systematics and Evolution 222: 211-223.
- WADDINGTON, K.D., NELSON, C.M., & PAGE, R.E., Jr. (1998): Effects of pollen quality and genotype on the dance of foraging honey bees. Animal Behaviour 56: 35-39.
- WACHT, S., LUNAU, K., & HANSEN, K. (1996): Optical and chemical stimuli control pollen feeding in the hoverfly *Eristalis tenax*. Entomologia Experimentalis et Applicata 80: 50-53.
- WACHT, S., K. LUNAU, & HANSEN, K. (2000): Chemosensory control of pollen ingestion in the hoverfly *Eristalis tenax* by labellar taste hairs. Journal of Comparative Physiology A 186: 193-203.
- WAHL, O. (1954): Untersuchungen über den Nährwert von Pollenersatzmitteln für die Honigbiene. Insectes Sociaux 1: 285-292.
- WORDEN, B.D., & PAPA, D.R. (2005): Flower choice copying in bumblebees. Biology Letters 1: 504-507.
- ZIMMERMAN, M. (1982): Optimal foraging: random movement by pollen collecting bumblebees. Oecologia 53: 394-398.

Dipl. Biol. Isabelle Ehrlich
 Prof. Dr. Klaus Lunau
 Institut für Neurobiologie
 AG Sinnesökologie
 Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf
 Universitätsstraße 1
 D-40225 Düsseldorf
 E-Mail: Isabelle.Ehrlich@uni-duesseldorf.de
 E-Mail: lunau@uni-duesseldorf.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologie heute](#)

Jahr/Year: 2009

Band/Volume: [21](#)

Autor(en)/Author(s): Ehrlich Isabelle, Lunau Klaus

Artikel/Article: [Untersuchungen zur Pollendetektion von Hummeln. Investigations about Pollen Detection in Bumblebees 141-149](#)