Entomologie heute 25 (2013): 137-145

Pollen oder Nektar? Spezialisierung beim Sammelverhalten fouragierender Hummeln (*Bombus terrestris*) im Labor

Pollen or nectar? Special Foraging tasks of laboratory-reared bumblebees (*Bombus terrestris*)

Sabine Konzmann & Klaus Lunau

Zusammenfassung: Eusoziale Bienenstaaten sind gekennzeichnet durch überlappende Generationen, Kastendifferenzierung und Arbeitsteilung. Arbeitsteilung ermöglicht die Spezialisierung von Arbeiterinnen für unterschiedliche Aufgaben und in unterschiedlichem Maße. In der vorliegenden Studie werden diese Spezialisierungen beim Sammeln von Pollen und von Nektar in einer im Labor gehaltenen Kolonie der Dunklen Erdhummel *Bombus terrestris* verglichen. Die individuell markierten Hummelarbeiterinnen konnten an jeweils fünf Pollenspendern und fünf Nektarspendern, die nur im Flug zu erreichen waren, Zuckerwasser (in verschiedenen Konzentrationen) und Pollen (in verschiedenen Mischungsverhältnissen mit dem Surrogat Cellulosepulver) sammeln. Die Arbeiterinnen spezialisierten sich weder dauerhaft noch vorübergehend auf das Sammeln von Zuckerwasser und Pollen. Sie entwickelten eine stärkere Präferenz für die am höchsten konzentrierte Zuckerwasserlösung als für die am höchsten konzentrierte Pollen-Cellulose-Mischung (reiner Pollen) und akzeptierten alle Pollen-Cellulose-Mischungen bis auf reines Cellulosepulver. Die unterschiedliche sensorische Erkennung von Zuckerwasser und Pollen ist vermutlich der Grund dafür, dass verschiedene Zuckerwasserqualitäten präziser voneinander unterschieden werden können als Pollenqualitäten.

Schlüsselwörter: Pollen, Nektar, *Bombus*, Fouragieren, Arbeitsteilung

Abstract: Eusocial bees are characterized by overlapping generations, differentiation of castes and division of labour. Division of labour enables specialization on different tasks and to a different degree. In this study the specialization on pollen and nectar foraging are compared in a laboratory reared colony of the Buff-tailed Bumblebee *Bombus terrestris*. The individually marked bumblebee workers could feed on five pollen feeders and five nectar feeders, which had to be approached by flying. Nectar feeders offered sugar water (in various concentrations) and the pollen feeders offered pollen (mixed with cellulose powder). The workers did not specialize in the collection of sugar water or pollen, neither permanently, nor temporarily. The bumblebee workers developed stronger preferences for the highest sugar water concentration than for the highest pollen-cellulose mixture (pure pollen) and accepted all pollen-cellulose mixtures except for pure cellulose powder. Differences in the sensorial detection of sugar water and pollen for foraging were probably responsible for the better discrimination among sugar water qualities as compared to pollen qualities.

Keywords: Pollen, nectar, *Bombus*, foraging, division of labour

1. Einleitung

Soziale Bienenstaaten sind auf nur zwei Nahrungsressourcen angewiesen, die sie aus der gleichen Quelle beziehen: Nektar und Pollen, die in unterschiedlicher Menge von Blüten angeboten werden. Während Nektar die hauptsächliche Energiequelle

aller Arbeiterinnen und der Königin ist, dient Pollen als Proteinquelle für sich entwickelnde Larven, frisch geschlüpfte Arbeiterinnen sowie die eierlegende Königin (HAYDAK 1970; CRAILSHEIM 1992); somit ist die Verfügbarkeit von Pollen verantwortlich für das Wachstum einer Kolonie (SAGILI & PANKIW 2007). Das Sammeln von Nektar und Pollen wird prinzipiell von Menge und Art der eingelagerten Reserven bestimmt (PLOWRIGHT et al. 1999; DORNHAUS & CHITTKA 2001, 2005; STABENTHEINER 2001; MOLET et al. 2008), kann jedoch auch von dem floralen Angebot beeinflusst werden (HARDER 1990; GOULSON 1999; HOFSTEDE & SOMMEIJER 2006). Unbekannt ist, ob im Hummelvolk verschiedene Arbeiterinnen während des Fouragierens die Ressourcen unterschiedlich bewerten und ob sie prinzipiell unterschiedliche Sammelaufgaben übernehmen, d.h. etwa ausschließlich Nektar oder ausschließlich Pollen sammeln.

Da die Qualität der gesammelten Ressourcen maßgeblich für den Erhalt des Hummelvolkes ist, muss diese von den Arbeiterinnen kritisch bewertet werden und ist sogar positiv mit der Thoraxtemperatur der Sammlerin korreliert. Diese Korrelation ist bei Nktar stark (NIEH et al. 2006), bei Pollen eher mäßig ausgeprägt (MAPALAD et al. 2008). Allerdings ist fraglich, ob Hummeln überhaupt in der Lage sind, die Qualität einer Pollenressource festzustellen. Die Zuckerkonzentration einer Nektarquelle kann von den Sammlerinnen leicht detektiert werden (BUTLER 1945; DE BRITO SANCHEZ 2011), da die Zuckermoleküle unmittelbaren Kontakt zu den Sensillen auf Antennen und Mundwerkzeugen haben. Im Gegensatz dazu sind die Nährstoffe des Pollens von einer widerstandsfähigen Wand aus Sporopollenin umschlossen (STANLEY & LINSKENS 1985; WIERMANN & GUBATZ 1992) und können nicht direkt wahrgenommen werden. Obwohl in Pollen enthaltene Steroide attraktiv für Bienen sind (HÜGEL 1962) und auch beispielsweise das in Pollen enthaltene Carotinoid Lutein als Attraktivstoff ausgemacht werden konnte (LEPAGE & BOCH 1986), ist nicht bekannt, ob Hummeln während des Fouragierens in der Lage sind, den Nährstoffgehalt von reinen, zuckerfreien Pollen wahrzunehmen.

Um das Fouragierverhalten von Hummeln (*Bombus terrestris*) in Abhängigkeit vom Angebot der Zuckerwasser- und Pollenressourcen zu testen, wurden die Versuche an Labor-Hummelvölkern durchgeführt. Hierbei konnte der Stand der Vorräte stets beobachtet und die Menge an gefütterten Ressourcen dementsprechend so angepasst werden, dass zu keinem Zeitpunkt Mangel oder Überfluss an Vorräten bestand, damit das Sammelverhalten nicht durch äußere Faktoren wie beispielsweise akutem Mangel an einer der beiden Ressourcen bestimmt war. Zunächst wurde das Sammelverhalten einzelner Arbeiterinnen über einen Zeitraum von mehreren Wochen analysiert. Anschließend wurde die Fouragierentscheidung aller Sammlerinnen bei simultanem Angebot verschiedener Qualitäten von Zuckerwasser bzw. Pollen getestet. In Anbetracht der Tatsache, dass Hummeln den Nährstoffgehalt von Pollen – sofern sie überhaupt dazu in der Lage sind – schlechter detektieren können als den Zuckergehalt von Nektar, erwarteten wir deutlichere Sammelentscheidungen bei Variation der Zuckerkonzentration als bei Variation der Pollenkonzentration.

2. Material und Methoden

2.1. Versuchstierhaltung

Die Versuche wurden von Januar bis Juli 2011 sukzessive an zwei blütennaiven Hummelvölkern (von Fa. Koppert, Niederlande, und Fa. re-natur, Deutschland) durchgeführt. Das Nest wurde aufstellbereit in einem Pappkarton geliefert, der durch einen Verbindungsgang aus Plexiglas (ca. 4 cm × 75 cm × 4 cm) an einen Plexiglaskasten (ca. 40 cm × 40 cm × 80 cm) angeschlossen wurde. In diesem Kasten konnten

die Arbeiterinnen Zuckerwasser und Pollen aus Futterspendern fouragieren. Als Nektarersatz wurde das mit den Völkern gelieferte Apiinvert® (Koppert) bzw. BIOGLUC® (renatur), eine annähernd gesättigte Zuckerlösung, auf 30 % Zuckerkonzentration verdünnt und in modifizierten Kunststoffspritzen in den Kasten gehängt. Von Honigbienen gesammelter Höschenpollen wurde mit Wasser gewaschen, getrocknet und in pulveriger Form in Pollenspendern (bestehend aus einem Eppendorf-Gefäß mit abgeschnittener und mit einem Gitter versehener Spitze) angeboten. Die Futtergefäße waren für die Hummeln nur im Flug zu erreichen, so dass an den Futtergefäßen geeignete, flugfähige Sammlerinnen für spätere Experimente ausgewählt werden konnten.
Die Nestdecke wurde entfernt, damit die Zuckerwasser- und Pollenvorräte beobachtet und die Menge des Nahrungsangebots angepasst werden konnten, um extreme Knappheit sowie Überfluss an Vorräten zu vermeiden. Dementsprechend wurden pro Tag zwischen 10 und 25 ml Zuckerwasser sowie 1 bis 2 g Pollen gefüttert.

2.2. Versuch: Sammelaufgaben

Der erste Versuch bestand darin, das tägliche Sammelverhalten aller Arbeiterinnen des ersten Hummelvolkes zu dokumentieren. Hierzu wurden zunächst alle beim Fouragieren beobachteten Sammlerinnen abgefangen und durch Aufkleben eines nummerierten Opalithplättchens individuell markiert. An 41 Tagen wurde während der siebenstündigen Fütterungszeit durchgehend beobachtet, welche der insgesamt 48 markierten Sammlerinnen nur Zuckerwasser, nur Pollen, sowohl Zuckerwasser als auch Pollen sammelte oder gar nicht fouragierte. Das reine Pollensammeln beinhaltete auch mehrmaliges kurzzeitiges Trinken von Zuckerwasser, jedoch kein Eintragen von Zuckerwasser ins Nest. Zuckerwasser benötigen die Pollensammlerinnen, um Energie zum Flug zu haben und um Nektar zum Höseln des Pollens regurgitieren zu können. Da das verwendete Hummelvolk im Vergleich zu anderen Laborvölkern vergleichsweise wenige Brutzellen anlegte und das Nest dadurch nicht sehr umfangreich wurde, muss berücksichtigt werden, dass die Verteilung und Gewichtung der Sammeltätigkeiten nur eingeschränkt repräsentativ für andere Völker ist.

2.3 Versuch: Zuckerwasser- und Pollenkonzentration

Im zweiten Versuch wurden dem zweiten Hummelvolk im Fouragierkasten je fünf Futterspender mit verschiedenen Zuckerwasser- und Pollenkonzentrationen angeboten (Abb. 1). Für Zuckerkonzentrationen von 36 %, 27 %, 18 %, 9 % und 0 % wurde das mit dem Volk gelieferte BIOGLUC® mit Leitungswasser verdünnt. Der gewaschene Höschenpollen wurde mit gelb gefärbtem Cellulosepulver in Volumenverhältnissen von 100 % (reiner Pollen), 75 %, 50 %, 25 % sowie 0 % (reines Cellulosepulver) gemischt. Die Futterspender wurden mit je 5 ml Zuckerwasser verschiedener Konzentrationen oder mit je 1 ml verschiedener Pollenqualitäten gefüllt und den Hummeln zum Fouragieren angeboten. Sobald die Arbeiterinnen den ersten Futterspender geleert hatten, wurde die in den Futterspendern verbliebene Menge an qualitativ unterschiedlichen Ressourcen gemessen. Anschließend wurden alle Futterspender der entsprechenden Ressource wieder aufgefüllt für den nächsten Durchgang. Gegen Ende der täglichen Fouragierzeit konnten die Arbeiterinnen an den wieder aufgefüllten Spendern ad libitum fouragieren. In diesem Versuchsteil wurden die Restmengen der in den Futterspendern verbliebenen Ressourcen am Ende des Tages gemessen. Die Daten dieses Versuchs wurden durch ANOVA und Tukey's HSD-Test mithilfe des Programmes R 2.12.1 analysiert.

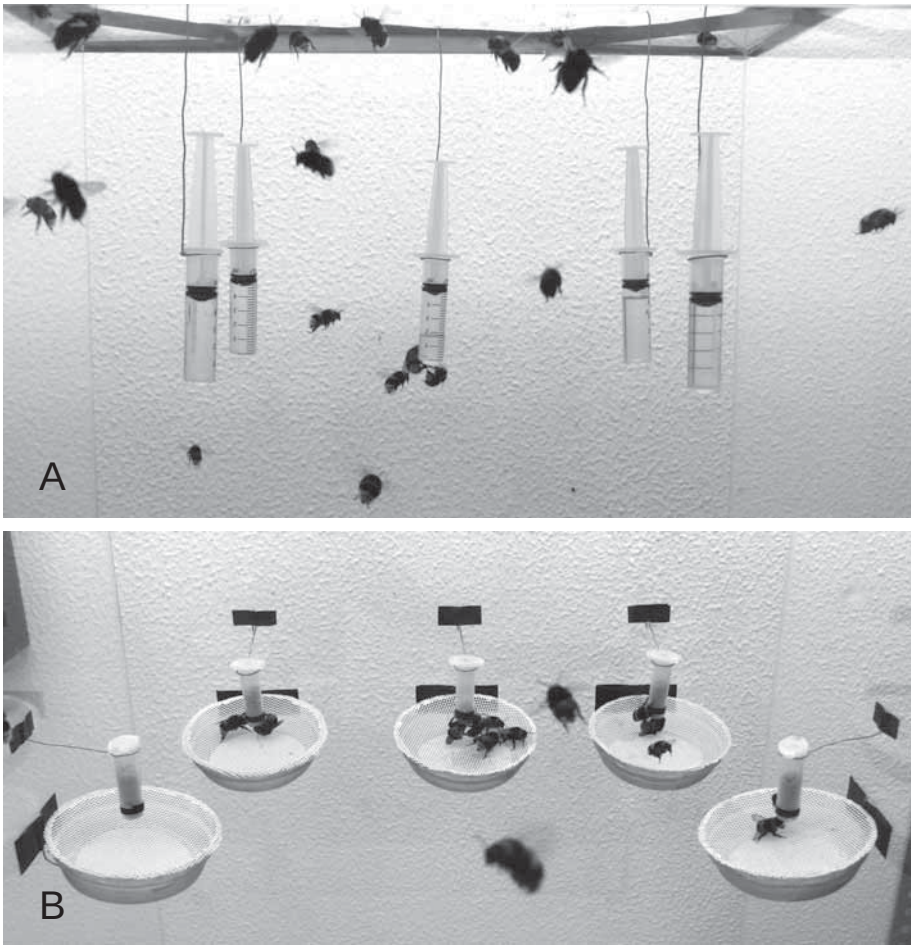
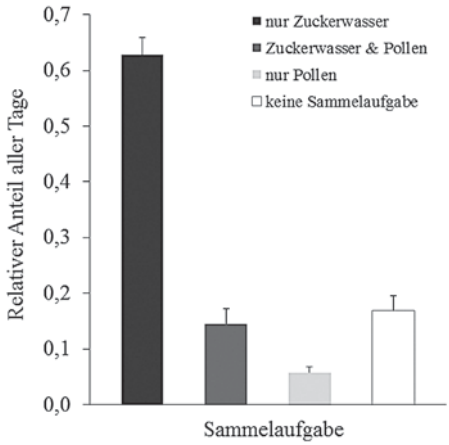


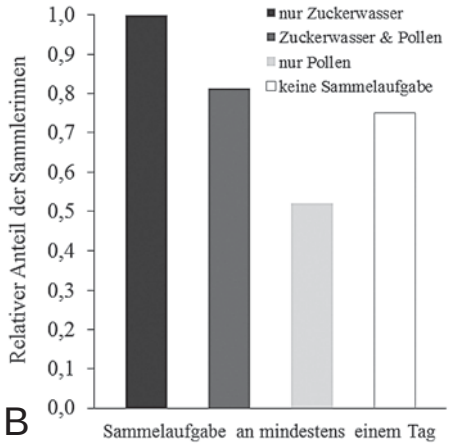
Abb. 1: Fouragierende Hummeln an Zuckerwasser- und Pollenspendern mit unterschiedlichen Qualitäten. **A** Zuckerwasser in Konzentrationen von 0 %, 18 %, 36 %, 27 % und 9 % (Zucker in Wasser; von links nach rechts). **B** Pollen in Konzentrationen von 0 %, 25 %, 100 %, 75 % und 50 % (gewaschener Höschenpollen in Cellulosepulver; v.l.n.r.).

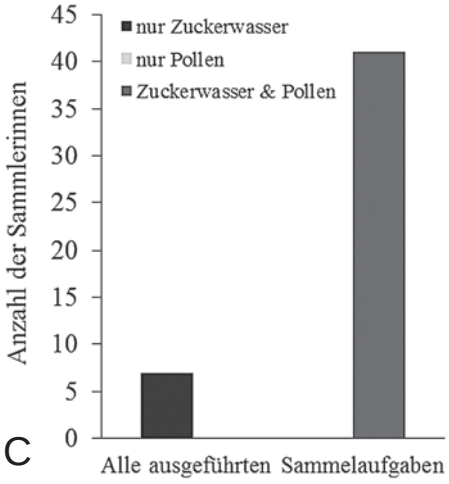
Fig. 1: Bumblebees foraging on feeders offering sugar solution and pollen in a variety of qualities. **A** Feeders containing 0 %, 18 %, 36 %, 27 % and 9 % sugar solution (sugar diluted in water; from left to right). **B** Feeders containing 0 %, 25 %, 100 %, 75 % and 50 % pollen (washed honeybee-collected pollen blended with cellulose powder; f.l.t.r.).

3. Ergebnisse

Die Auswertung der täglichen Sammelaufgaben aller markierten Sammlerinnen (Abb. 2A) zeigt, dass die Arbeiterinnen an den meisten Tagen (durchschnittlich 63 %) ausschließlich Zuckerwasser sammeln. Dagegen entfallen nur 15 % aller Tage auf das Sammeln von Zuckerwasser und Pollen sowie 6 % auf reines Pollensammeln. An durchschnittlich 16 % der Tage übernahmen die markierten Arbeiterinnen keine Sammelaufgaben. Da die am häufigsten ausgeübte Aufgabe aller Arbeiterinnen das Sammeln von Zuckerwasser war, ist es nachvollziehbar, dass jede Arbeiterin an mindestens einem Tag nur Zuckerwasser sammelte, wohingegen nur die Hälfte von ihnen







(52 %) an mindestens einem Tag ausschließlich Pollen sammelte (Abb. 2B). Betrachtet man die Gesamtheit aller Sammelaufgaben, die eine einzelne Arbeiterin im Laufe des Beobachtungszeitraums durchgeführt hat, so gab es unter den 48 markierten Sammlerinnen keine ausschließlichen Pollensammlerinnen (Abb. 2C). Lediglich sieben Individuen waren reine Zuckerwassersammlerinnen (etwa 15 %), die Mehrheit der Arbeiterinnen (etwa 85 %) sammelte sowohl Zuckerwasser als auch Pollen.

Der zweite Versuch zeigte, dass die Hummeln im direkten Vergleich qualitativ unterschiedlicher Ressourcen sowohl die höchste Zuckerwasser- als auch die höchste Pollenkonzentration stark bevorzugten. Nach einer mittleren Zeit von etwas mehr als 22 min war der erste Zuckerwasserspender geleert, nach durchschnittlich 43 min der erste Pollenspender. In beiden Fällen war dies ausnahmslos jener mit der höchsten Konzentration. Die durchschnittlich gesammelten Mengen (Abb. 3A) der zwei qualitativ hochwertigsten Zuckerwasserangebote (36 % und 27 %) unterscheiden sich signifikant voneinander und von den drei qualitativ schlechteren Angeboten (ANOVA: $F_{4;355}$ = 2.130,9; $p < 0,001$; Tukey's HSD-Test). Die

Abb. 2: Tägliches Sammelverhalten aller markierten Arbeiterinnen. **A** Mittlere relative Häufigkeit der verschiedenen Sammelaufgaben aller 48 Sammlerinnen an 20-41 Tagen mit Standardfehler. **B** Anteil der 48 Sammlerinnen, welche die jeweilige Tätigkeit an mindestens einem Tag ausgeführt haben. **C** Alle Sammelaufgaben, welche die einzelnen Arbeiterinnen innerhalb des Beobachtungszeitraums ausführten.

Fig. 2: Daily foraging behaviour of all tagged bumblebee workers. **A** Relative frequency of different foraging tasks of all 48 bumblebee workers on 20-41 days, mean values and upper standard deviations are given. **B** Proportion of bumblebee workers performing the respective foraging task at least on one day. **C** Entirety of foraging tasks that the individual bumblebee workers performed in the course of the observation period.

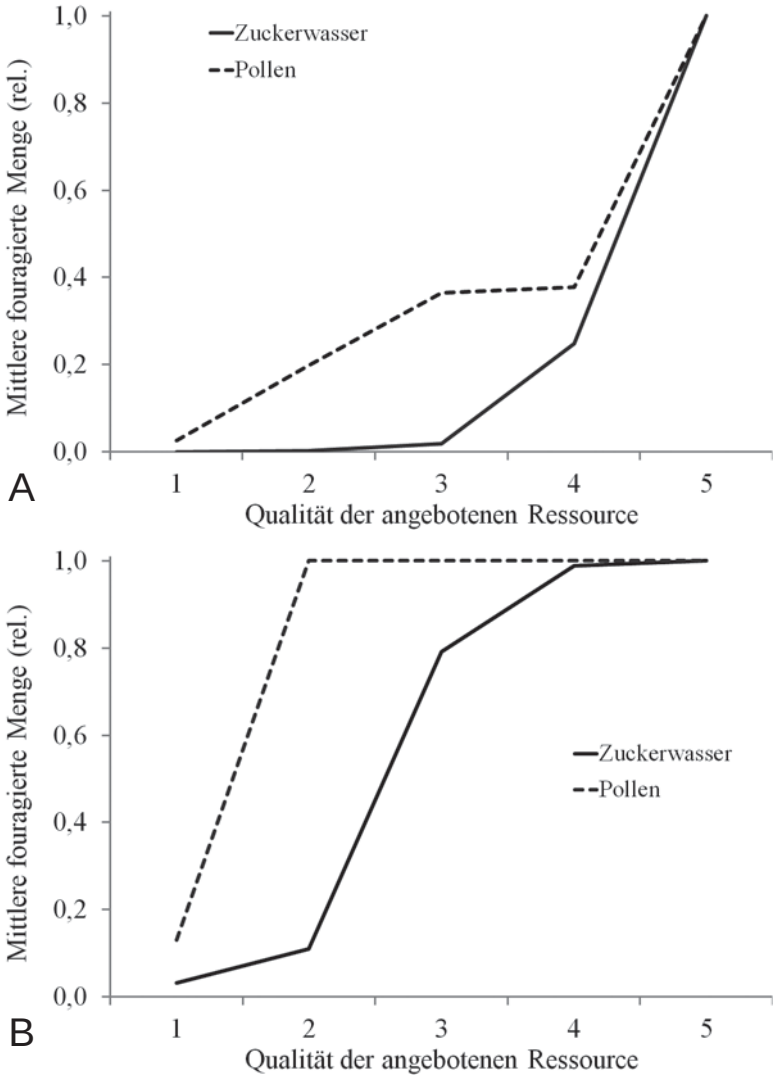


Abb. 3: Relativer Anteil der von den Hummeln fouragierten, in verschiedenen Qualitäten angebotenen Ressourcen zu zwei verschiedenen Zeitpunkten. Die unterschiedlichen Konzentrationen der angebotenen Ressourcen waren je 5 ml an 1 = 0 %, 2 = 9 %, 3 = 18 %, 4 = 27 %, 5 = 36 % Zuckerwasser bzw. je 1 ml an 1 = 0 %, 2 = 25 %, 3 = 50 %, 4 = 75 %, 5 = 100 % gewaschenem Höschenpollen in Cellulosepulver. **A** Das Fouragieren wurde unterbrochen, sobald der erste Futterspender geleert war (Zuckerwasser: n = 72; Pollen: n = 12). **B** Die Hummeln konnten bis Ende des Tages ad libitum fouragieren (Zuckerwasser: n = 22; Pollen: n = 3).

Fig. 3: Relative amount of resources – offered in a variety of concentrations – that had been foraged by the bumblebees up to two different points of time. The nectar feeders offered 5 ml of 1 = 0 %, 2 = 9 %, 3 = 18 %, 4 = 27 %, 5 = 36 % sugar solution and the pollen feeders offered 1 ml of 1 = 0 %, 2 = 25 %, 3 = 50 %, 4 = 75 %, 5 = 100 % washed honeybee-collected pollen blended with cellulose powder. **A** Foraging was interrupted as soon as the bumblebees had emptied one of the feeders (sugar solution: n = 72; pollen: n = 12). **B** The bumblebees were allowed to forage ad libitum until the end of the day (sugar solution: n = 22; pollen: n = 3).

mittlere gesammelte Menge der qualitativ verschiedenen Pollenangebote ist für fast alle Konzentrationen signifikant unterschiedlich (ANOVA: $F_{4;55} = 138{,}17$; $p < 0{,}001$; Tukey's HSD-Test); nur die gesammelten Mengen von 50 % und 75 % Pollen unterscheiden sich nicht signifikant voneinander.

Ein abweichendes Sammelverhalten für Pollen und Zuckerwasser zeigt sich, wenn die verschiedenen Qualitäten ad libitum fouragiert werden können (Abb. 3B). Über einen Zeitraum von mehreren Stunden sammelten die Sammlerinnen das Angebot der drei höchsten Zuckerkonzentrationen (36 %, 27 % sowie 18 %) fast vollständig. Die zwei am niedrigsten konzentrierten Zuckerwasserangebote (9 % und 0 %) wurden signifikant unterschiedlich stark fouragiert und beide signifikant weniger als die drei höher konzentrierten Zuckerwasserangebote (ANOVA: $F_{4;105} = 146{,}39$; $p < 0{,}001$; Tukey's HSD-Test). Durften die Arbeiterinnen ohne Unterbrechung Pollen sammeln, so leerten sie innerhalb etwa einer Stunde alle Futterspender, die Pollen in jeglicher Konzentration enthielten, lediglich die reine Cellulose (0 % Pollen) wurde fast überhaupt nicht gesammelt (aufgrund der geringen Stichprobengröße erfolgte keine statistische Analyse).

4. Diskussion

Die Ergebnisse des ersten Versuchs zeigen, dass sich Arbeiterinnen der Dunklen Erdhummel nicht auf das Sammeln einer der beiden Ressourcen – Zuckerwasser oder Pollen – spezialisieren. Im Gegensatz zu den hoch spezialisierten Honigbienen legen Hummeln allerdings keine Vorräte für den Winter an, sondern halten im Gegenteil die Vorräte eher gering, um Plünderung z. B. durch Säugetiere zu vermeiden (HEINRICH 2004). Auch die geringere Zahl der Arbeiterinnen eines Hummelvolkes im Vergleich zu den mehreren zehntausenden Individuen eines Honigbienenstocks (IMDORF et al. 1987) verlangt den Hummeln eine höhere Flexibilität ab. Eine sukzessive Spezialisierung – ähnlich wie bei der Honigbiene (PAGE et al. 2006) – auf die beiden Ressourcen wäre zwar denkbar, war allerdings innerhalb des Beobachtungszeitraums nicht erkennbar. Zudem muss berücksichtigt werden, dass für diesen Versuch nur ein einziges Volk von Laborhummeln exemplarisch untersucht wurde. Auch weichen die Fouragierverhältnisse im Labor von den natürlichen Bedingungen ab; so bieten die Futterspender große Mengen Zuckerwasser und Pollen an, während natürliche Blüten lediglich sehr geringe Belohnungsmengen aufweisen (STANLEY & LINSKENS 1985; JUNKER & BLÜTHGEN 2008). Die Distanz zu diesen Ressourcen beträgt zudem weniger als ein Meter im Labor statt bis zu mehreren Kilometern in der Natur.

Der erste Teil des zweiten Versuchs (Abb. 3A) zeigt die eindeutige Präferenz der Sammlerinnen für Zuckerwasser und Pollen mit der höchsten Konzentration, wenn die jeweilige Ressource in verschiedenen Qualitäten angeboten wird. Was im Falle des Zuckerwassers zu erwarten gewesen war, ist für den Pollen nicht eindeutig zu erklären. Eine Möglichkeit wäre, dass die Arbeiterinnen den Nährstoffgehalt tatsächlich wahrnehmen können. Ebenfalls denkbar wäre, dass die Pollenmischungen durch ihren verschieden hohen Anteil an Pollen unterschiedlich stark duften, was sie für die Hummeln in unterschiedlichem Maße attraktiv machen könnte. Eine weitere Option ist, dass durch die Vermischung des Pollens mit Cellulosepulver die taktilen Eigenschaften des Pollens negativ beeinflusst werden und die Hummeln primär den reinen Pollen wählen, weil dieser am leichtesten zu verpacken ist. Für diese Erklärung spricht, dass aus der Mischung von Pollen und Cellulose gefertigte Pollenhöschen meist kleiner und ungleichförmiger waren als Pollenhöschen aus reinem Pollen, die stets glatt und rund waren.

Der zweite Teilversuch (Abb. 3B) zeigt den erwarteten Unterschied zwischen der Bewertung von Zuckerwasser- und Pollenressourcen. Beim Sammeln von Zuckerwasser differenzieren die Arbeiterinnen die Qualitäten signifikant; beginnend mit der höchsten Konzentration werden die Qualitäten sukzessive bis zu einem gewissen Schwellenwert gesammelt. Dieser Schwellenwert wird wohl hauptsächlich durch die Menge und Qualität der Vorräte im Nest bestimmt, in diesem Fall lag er zwischen 9 % und 18 % Zucker. Im Gegensatz dazu wurde der Pollen in allen Mischungsverhältnissen mit Cellulose relativ simultan komplett gesammelt, nur das reine Cellulosepulver wurde abgelehnt. Die geringe Menge reiner Cellulose, die aus dem entsprechenden Spender entnommen wurde, lässt sich durch das gelegentliche Anfliegen der anderen Pollenspender während des Verpackens des Pollens im Flug erklären. Dabei kann sich Pollenduft auf den Pollenspender mit der reinen Cellulose übertragen haben, was vielleicht ausreichte, um eine weniger erfahrene Arbeiterin zum Buzzing zu veranlassen. Tatsächlich verpackte keine der Sammlerinnen das reine Cellulosepulver zum Transport ins Nest.

Die Ergebnisse legen nahe, dass Hummeln tatsächlich nicht in der Lage sind, den Nährwert von Pollen zu detektieren; eine chemische Wahrnehmung ist zumindest unwahrscheinlich (PERNAL & CURRIE 2002; LINANDER 2012). Auch die Staubgefäß- und Pollenmimikry vieler Pflanzenarten ist ein Hinweis darauf, dass Hummeln den Pollen primär visuell detektieren und schließt aus, dass Pollen ausschließlich chemisch evaluiert wird (LUNAU 2000, 2007). Da für die Larvalentwicklung nicht allein der Proteingehalt des gefütterten Pollens entscheidend ist, sondern ebenso die Versorgung mit einer Bandbreite von Aminosäuren, besteht für die Sammlerinnen auch gar keine Notwendigkeit, Pollen nach Proteinkonzentration zu selektieren. Solitärbienen verproviantieren dagegen jede einzelne Nestzelle mit Pollen, ohne dass später die Möglichkeit zum weiteren Füttern der Larven besteht, und müssen beim Verproviantieren eine Entscheidung über die bereitgestellte Pollenmenge für jede Nestzelle treffen. Sowohl der fehlende Spezialisierungsgrad der einzelnen Sammlerinnen in Bezug auf das Fouragieren einer bestimmten Ressource als auch ihre vermutliche Unfähigkeit, den Proteingehalt von Pollen zu evaluieren, erklärt sich durch die Eigenschaften des Hummelvolkes, die eher eine höhere Flexibilität der Arbeiterinnen als deren Spezialisierung voraussetzen.

Literatur

BUTLER, C.G. (1945): The influence of various physical and biological factors of the environment on honeybee activity. An examination of the relationship between activity and nectar concentration and abundance. Journal of Experimental Biology 21: 5-12.

DE BRITO SANCHEZ, M.G. (2011): Taste Perception in honey bees. Chem Senses 36: 675-692.

CRAILSHEIM, K. (1992): The flow of jelly within a honeybee colony. Journal of Comparative Physiology B 162: 681-689.

DORNHAUS, A., & CHITTKA, L. (2001): Food alert in bumblebees (*Bombus terrestris*): Possible mechanisms and evolutionary implications. Behavioural Ecology and Sociobiology 50: 570-576.

DORNHAUS, A., & CHITTKA, L. (2005): Bumble bees (*Bombus terrestris*) store both food and information in honeypots. Behavioural Ecology 16: 661-666.

GOULSON, D. (1999): Foraging strategies of insects for gathering nectar and pollen, and implications for plant ecology and evolution. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 2: 185-209.

HARDER, L.D. (1990): Behavioral responses by bumble bees to variation in pollen availability. Oecologia 85: 41-47.

HAYDAK, M.H. (1970): Honey bee nutrition. Annual Review of Entomology 15: 143-156.

HEINRICH, B. (2004): Bumblebee Economics. Harvard University Press; Cambridge, Mass.

HOFSTEDE, F.E., & SOMMEIJER, M.J. (2006): Effect of food availability on individual foraging

specialisation in the stingless bee *Plebeia tobagoensis* (Hymenoptera, Meliponini). Apidologie 37: 387-397.

HÜGEL, M.F. (1962): Étude de quelques constituants du pollen. Annales de l´Abeille 5: 97-103.

IMDORF, A., BUEHLMANN, G., GERIG, L., KILCHENMANN, V., & WILLE, H. (1987): Überprüfung der Schätzmethode zur Ermittlung der Brutfläche und der Anzahl der Arbeiterinnen in freifliegenden Bienenvölkern. Apidologie 18: 137-146.

JUNKER, R.R., & BLÜTHGEN, N. (2008): Floral scents repel potentially nectar-thieving ants. Evolutionary Ecolology Research 10: 295-308.

LEPAGE, M., BOCH, R. (1986): Pollen lipids attractive to honeybees. Lipids 3: 530-534.

LINANDER, N., DE IBARRA, N.H., & LASKA, M. (2012): Olfactory detectability of L-amino acids in the European Honeybee (*Apis mellifera*). Chemical Senses 37: 631-638.

LUNAU, K. (2000): The ecology and evolution of visual pollen signals. Plant Systematics and Evolution 222: 89-111.

LUNAU, K. (2007): Stamens and mimic stamens as components of floral colour patterns. Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 127: 13-41.

MAPALAD, K.S., LEU, D., & NIEH, J.C. (2008): Bumble bees heat up for high quality pollen. Journal of Experimental Biology 211: 2239-2242.

MOLET, M., CHITTKA, L., STELZER, R.J., STREIT, S., & RAINE, N.E. (2008): Colony nutritional status modulates worker responses to foraging recruitment pheromone in the bumblebee *Bombus terrestris*. Behavioural Ecology and Sociobiology 62: 1919-1926.

NIEH, J.C., LEON, A., CAMERON, S., & VANDAME, R. (2006): Hot bumble bees at good food: thoracic temperature of foraging *Bombus wilmattae* foragers is tuned to sugar concentration. Journal of Experimental Biology 209: 4185-4192.

PAGE, R.E., SCHEINER, R., ERBER, J., & AMDAM, G.V. (2006): The developmental evolution of division of labor and foraging specialization in a social insect (*Apis mellifera* L.). Current Topics in Developmental Biology 74: 253-286.

PERNAL, S.F., & CURRIE, R.W. (2002): Discrimination and preferences for pollen- based cues by foraging honey bees *Apis mellifera* L. workers. Animal Behaviour 63: 369-390.

PLOWRIGHT, C.M.S., COHEN-SALMON, D., LANDRY, F., & SIMONDS, V. (1999): Foraging for nectar and pollen on thistle flowers (*Cirsium vulgare*) and artificial flowers: How bumble bees (*Bombus impatiens*) respond to colony requirements. Behaviour 136: 951-963.

SAGILI, R.R., & PANKIW, T. (2007): Effects of protein-constrained brood food on honey bee (*Apis mellifera* L.) pollen foraging and colony growth. Behavioural Ecology and Sociobiology 61: 1471-1478.

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. Urs Freund Verlag; Greifenberg/ Ammersee.

WIERMANN, R., & GUBATZ, S. (1992): Pollen wall and sporopollenin. International Review of Cytology 140: 35-72.

Dipl.-Biol. Sabine Konzmann
Prof. Dr. Klaus Lunau
Institut für Sinnesökologie
Department Biologie
Heinrich-Heine Universität Düsseldorf
Universitätsstraße 1
D-40225 Düsseldorf
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: 2013

Band/Volume: 25

Autor(en)/Author(s): Konzmann Sabine, Lunau Klaus

Artikel/Article: Pollen oder Nektar? Spezialisierung beim Sammelverhalten fouragierender Hummeln (Bombus terrestris) im Labor. Pollen or nectar? Special Foraging tasks of laboratory-reared bumblebees (Bombus terrestris) 137-146