

Der komplizierte Weg zum Larvenfutter – Hummeln reagieren auf multimodale Stimuli von Pollen

The Complex Path to Larval Food – Bumblebees Respond to Multimodal Pollen Stimuli

SASKIA WILMSEN, ROBIN GOTTLIEB, KLAUS LUNAU

Zusammenfassung: Melittophile Pflanzen und Hummeln als Blütenbesucher sind in einer mutualistischen, ökologischen Beziehung assoziiert, indem die Hummeln als Blütenbestäuber den Reproduktionserfolg der Pflanzen erhöhen, während die Pflanzen ihnen Nektar und Pollen als Nahrung bieten. Um für ihre potenziellen Bestäuber attraktiv zu sein, nutzen Blütenpflanzen visuelle, olfaktorische, taktile und gustatorische Reize, die auf Blütenbesucher eine Signalfunktion ausüben, so dass während eines erfolgreichen Blütenbesuchs erlernte Stimuli künftig der Wiedererkennung artgleicher Blüten dienen. Um zu analysieren, wie eine blütennaive Hummel den komplizierten Weg zum Larvenfutter findet, wurden 356 blütennaiven Arbeiterinnen der Dunklen Erdhummel *Bombus terrestris* multimodale Pollenstimuli in verschiedenen Kombinationen unter Laborbedingungen alternativ zu natürlichem Löwenzahnpollen präsentiert und die sensomotorischen Reaktionen der Hummeln erfasst. Die Auswertung der Daten ergab eine Rangfolge der Stimuli, bei der der visuelle Reiz von herausragender Bedeutung war, danach folgten entsprechend ihrer Bedeutung olfaktorische, taktile und gustatorische Stimuli. Die Kombination aller Stimuli mit Quercetin als visuellem, Eugenol als olfaktorischem, Prolin und Glukose als gustatorischem und Glaspulver als taktilem Stimulus zeigte eine der natürlichen Ressource, *Taraxacum officinale*-Pollen, gleichwertige Attraktivität auf *Bombus terrestris*.

Schlüsselwörter: Hummel, *Bombus terrestris*, Pollen, Signal, sensomotorische Reaktion

Summary: The mutualistic ecological relationship between melittophilous flowers and bumblebees as their visitors comprises the increase of reproductive success for the flowers on the one hand and the provision with nectar and pollen as reward for the bumblebees as pollinators on the other hand. Flowers use color, scent, tactile and gustatory signals in order to attract potential pollinators. Flower-visitors will learn the signals if associated with reward and then use these signals for foraging at conspecific flowers. However, how newly hatched, inexperienced bumblebees detect a rewarding flower and how they identify the larval food supply is not known. To answer that question 356 flower-naive worker bumblebees of the Buff-tailed Bumblebee *Bombus terrestris* were offered multimodal pollen stimuli in various combinations and natural dandelion pollen under laboratory conditions to record the bumblebees' sensorimotor reactions. The data showed a ranking of stimuli in regard to importance with the visual stimulus being most important, followed by olfactory, tactile and gustatory stimuli. The attractiveness of a combination of all stimuli with Quercetin as visual, Eugenol as olfactory, Proline and Glucose as gustatory and glass powder as tactile stimulus was equivalent compared to the natural resource, *Taraxacum officinale* pollen, for *Bombus terrestris*.

Keywords: bumblebee, *Bombus terrestris*, pollen, signaling, sensorimotor reaction

1. Einleitung

Unter den Hummeln gilt *Bombus terrestris* als Generalist und Opportunist, weniger als Spezialist (WILLMER 2011). Einzelne Individuen verhalten sich wie fast alle eusozialen Bienen blütenstet und fliegen für kürzere Zeitabschnitte nur Blüten einer oder ähnlicher Spezies an (LUNAU 1990, 1993, 2007; WILLMER 2011). Mit dieser Blütenstetigkeit erhöhen sie vermutlich die Effektivität des Nektar- und Pollensammelns, da die Vorgehensweise zum Erhalten der Belohnung immer die gleiche bleibt, dadurch die Besuchszeit einer Blüte minimiert wird und damit der höchste Gewinn pro Zeiteinheit erzielt werden kann (POHL & LUNAU 2007; MICHENER 2007). Dabei können nach LUNAU & WACHT (1997) sowohl optische als auch olfaktorische und gustatorische Blütenstimuli eine angeborene Verhaltensreaktion bei der ersten Blütenerkennung einer blütennaiven Hummel auslösen.

Der Blütenbesuch einer Hummel besteht aus einer Vielzahl von einzelnen Verhaltensreaktionen, beginnend mit der Fernorientierung, dem Anflug, worauf der erste physische Kontakt mit der Blüte in Form einer Antennenreaktion erfolgt, bis zur Landung und schließlich dem Auffinden der Belohnung und ihrer Aufnahme mit den Mundwerkzeugen, bzw. Sammelstrukturen. Einzelreaktionen, die in ihrer Gesamtheit eine Reaktionssequenz ergeben, werden dabei von uni- oder multimodalen Blütensignalen ausgelöst. Die bei der Fernorientierung aktiven Sinnesorgane der Hummel sind die Komplexaugen und die Antennen. Die Augen der Honigbiene, die in vielen Eigenschaften mit denen der Hummeln übereinstimmen (SPAETH & CHITTKA 2003), sind in der Literatur umfassend beschrieben (GIURFA et al. 1996; BRISCOE & CHITTKA 2001; KEVAN et al. 2001; CHITTKA & WELLS 2004; SKORUPSKI et al. 2006; KAPUSTJANSKY et al. 2010). Sie bestehen aus mehreren tausend funktionellen Einheiten, den Ommatidien,

die jeweils mit einer eigenen Linse und einem Satz Photorezeptoren ausgestattet sind. Unter kleinem Schwinkel, also bei großer Entfernung zwischen Hummel und Objekt, werden nur Informationen der in ihrer Anzahl dominierenden Grünrezeptoren ausgewertet und daher nur der achromatische Kontrast erkannt (LEHRER et al. 1990; GIURFA & LEHRER 2001), vergleichbar etwa dem Dämmerungssehen des Menschen mit den ebenfalls im grünen Wellenlängenbereich empfindlichen Stäbchen. Nach DYER et al. (2008) kann *Bombus terrestris* ab einem Schwinkel von 2,7° Farben von Objekten erkennen; dafür muss ein Objekt mit einem Durchmesser von 5 mm eine Distanz zur Hummel von weniger als 100 mm aufweisen. Die Sensillen der Antennen dienen neben der Wahrnehmung von Temperatur und Feuchtigkeit (AGREN & HALLBERG 1996) der olfaktorischen (LUNAU 1991), gustatorischen (DE BRITO SANCHEZ et al. 2005) und mechano-rezeptorischen (DIETZ & HUMPHREYS 1971) Detektion. Insgesamt überwiegen olfaktorische Sensillen und Rezeptoren (AGREN & HALLBERG 1996), abgestimmt auf die dominante Rolle von Duftstoffen (WRIGHT & SCHIESTL 2009) im Leben von Insekten. LUNAU (1991) bezeichnet olfaktorische Stimuli bei der Fernorientierung als den ersten Weckreiz, der eine Suchstimmung auslöst, aber noch kein zielgerichtetes Verhalten. Zahlreiche Arbeiten belegen für *Bombus terrestris*, dass Objekte besser unterschieden werden bei gleichzeitiger Präsenz visueller und olfaktorischer Stimuli (KUNZE & GUMBERT 2001; GEGEAR & LAVARTY 2001, 2005; KULAHCI et al. 2008).

Sowohl beim Pollensammeln als auch beim Nektarsammeln landet die Hummel zunächst bei belohnungsversprechenden Reizen, indem sie nach einem ersten Kontakt mit der Antenne mit allen sechs Beinen auf der Blütenoberfläche aufsetzt. Nach der Landung erfolgt bei der Detektion von Zucker der Rüsselreflex (PER = Proboscis Extension Reflex), ausgelöst durch Saccha-

rose und andere Zucker als gustatorische Stimuli für die Zuckerrezeptoren (BITTMANN et al. 1983). Die Erkennung von Pollen erfolgt wahrscheinlich nicht über einen vergleichbaren Reaktionsautomatismus wie beim Nektar, da nach derzeitigem Wissensstand kein vergleichbarer Rezeptor existiert und auch kein für Pollen charakteristischer chemischer Stimulus bekannt ist (LUNAU 2007). Um die Bedeutung einzelner Stimuli für die Erkennung von Pollen zu testen, wurden charakteristische Pollenstimuli, wie das Pollenpigment Quercetin, der häufig im Pollen vorkommende Duftstoff Eugenol, die von Pollen bekannten Geschmacksstoffe Glucose und Prolin sowie als taktiler Stimulus Microglaskugeln von ähnlichem Durchmesser wie Pollenkörner in verschiedenen Kombinationen naiven Erdhummeln angeboten. In experimentellen Testreihen wurden die beschriebenen Verhaltensreaktionen beim Pollensammeln von *Bombus terrestris* anhand von natürlichem Löwenzahnpollen und alternativ angebotenen Stimuli-Kombinationen analysiert, um die Bedeutung einzelner Stimuli für die genannten Verhaltensreaktionen aufzuzeigen.

2. Material und Methoden

2.1. Versuchsaufbau

Der Versuchsaufbau bestand aus einem Hummelnest mit Zugang zu einem größeren Flugraum, in dem die Tiere mit Biogluc[®] versorgt wurden, und Zugang zu einer kleineren Plexiglasskammer, die als Versuchsraum diente (Abb. 1). Im abgedunkelten Nest wurde von Honigbienen gesammelter Blütenpollen zur Ernährung der Hummeln und Larven zugegeben. Um konstante Bedingungen und einheitliche Testsituationen zu bewahren, wurde der Versuchsraum ausschließlich künstlich beleuchtet mit zwei Leuchtstoffröhren der Firma Osram, Typ L58W/865, Lumilux cool daylight. Das Raumklima wurde nicht explizit gesteuert, sondern durch die

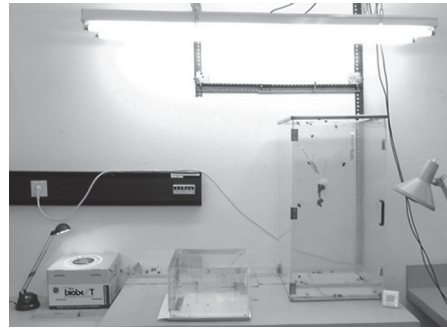


Abb. 1: Versuchsaufbau: links: Nest, Mitte: Versuchsarena, rechts: Flugraum.

Fig. 1: Experimental setup: left: nest, middle: test arena, right: flight cage.

Einstellung der Zentralheizung vorgegeben. Es variierte zwischen 18,2 °C und 27,7 °C. Die relative Luftfeuchtigkeit lag zwischen 21 % und 59 % RLF. Im Versuchsraum wurde einzelnen Individuen von *Bombus terrestris* auf Blütenattrappen neben natürlichem Löwenzahnpollen (*Taraxacum officinale*) die zu testende Kombination einzelner oder verschiedener Pollenstimuli sowie eine Negativkontrolle mit dem Lösungsmittel angeboten. Zur Präparation der Attrappen als Träger der Testsubstanzen wurden runde Filterpapiere mit 7,0 cm Durchmesser (Rundfilter MN 615 von Macherey-Nagel, Düren) verwendet, auf die Löwenzahnpollen, Stimuli-Kombination und Kontrolle randlich in einem Abstand von 4,5 cm aufgetragen wurden (Abb. 2). Die Filter-

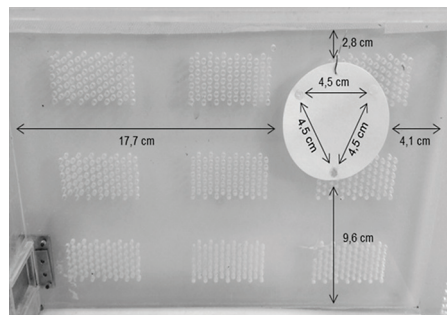


Abb. 2: Blütenattrappe mit Pollen (mittig unten), Treatment (oben links), Kontrolle (oben rechts).

Fig. 2: Flower dummy with pollen (middle bottom), treatment (top left), control (top right).

papiere wurden bei jedem Einzelversuch an gleicher Position, vertikal im Versuchsraum angeordnet (Abb. 2).

Die Testsubstanzen bestanden aus dem natürlichen Pollen, dem jeweiligen Treatment, einzelner oder kombinierter visueller, chemischer oder taktile Stimuli und der Kontrolle, bestehend aus dem Lösemittel, in dem die Stoffe gelöst waren. Eine Versuchsreihe mit einer Stimuli-Kombination umfasste zwölf Blütenattrappen ($n = 12$), bei denen die Lage von Pollen, Treatment und Kontrolle variierte, um mögliche Positionseffekte auszuschließen. Die verwendeten Substanzen, die den Versuchstieren als multimodale Stimuli angeboten wurden, sind in Tabelle 1 aufgeführt. Quercetin ist ein dem Löwenzahnpollen in der Farbe sehr ähnlicher Farbstoff. Quercetin ist ein natürliches Farbpigment aus der Gruppe der Flavonoide und kommt häufig in Blütenpollen vor (HARBORNE & WILLIAMS 2000). Eugenol, ein natürlich vorkommender, sekundärer Pflanzenstoff ist als Duftstoff in vielen Pollenarten enthalten (DOBSON et al. 1999). Prolin ist ein häufiger Bestandteil des Pollenkitts (CARTER et al. 2006). Glucose ist der Hauptbestandteil von Nektar und somit das eigentliche Nahrungsmittel von *Bombus terrestris* (WILLMER 2011). Beim Nektarsammeln wird sie über Rezeptoren erkannt und löst den angeborenen Rüsselreflex aus (BITTERMANN et al. 1983). Im Pollen dagegen ist sie im Inneren enthalten und kann somit nur nach dem Aufbeißen detektiert werden (PACINI 2000; NEPI et al. 2003). Um einen taktilen Oberflächeneindruck zu schaffen und die Pollenstruktur zu simulieren, wurden Glaskugeln mit einer Größe von 40–80 μm eingesetzt.

2.2. Versuchsdurchführung

Nachdem der Versuchsraum mit der Attrappe präpariert war, wurde eine nicht markierte Arbeiterin auf dem Weg zum Flugraum abgefangen und in den Versuchsraum gesetzt. Sobald eine erste Annäherung von *Bombus terrestris* auf das Filterpapier im Bildausschnitt erkennbar war, wurde für die Dauer von 1 min mit einer Videokamera des Typs Panasonic HC-V707, die auf einem Stativ Primax 180 vor dem Versuchsraum fixiert wurde, eine Videoaufnahme gestartet. Reaktionen außerhalb dieses Zeitfensters gingen nicht in die Wertung ein. Ein Versuchstier wurde maximal 5 min im Versuchsraum belassen. Für die Wertung der einzelnen Verhaltensreaktionen wurden folgende Regeln eingehalten:

Als Anflug wurde das Ausrichten der Antennen auf Pollen, Treatment oder Kontrolle der Attrappe aus kurzer Distanz gewertet (Abb. 3a).

Als Antennenreaktion wurde das Berühren der Attrappe mit den Antennen nach erfolgreichem Anflug gewertet (Abb. 3b).

Als Landung wurde das Aufsetzen aller sechs Beine auf der Attrappe nach erfolgter Antennenreaktion gewertet (Abb. 3c).

Als Rüsselreaktion wurde das Berühren der Attrappe mit dem ausgestreckten Rüssel nach der Landung gewertet (Abb. 3d).

Als Mandibelreaktion wurde das Berühren der Attrappe mit den sich bewegenden Mandibeln nach der Landung gewertet (Abb. 3e).

Als Buzzen wurde das hörbare und sichtbare Vibrieren der Flugmuskulatur nach der Landung gewertet (Abb. 3f).

Eine Hummel konnte in dem Versuchszeitraum sowohl einzelne Verhaltensreaktionen

Tab. 1: Verwendete Stimuli nach Art, Wirkung, Substanz.

Tab. 1: Applied stimuli regarding type, effect and substance.

Art	Wirkung	Substanz
Gelbpigment	visuell	Quercetin
Ätherisches Öl	olfaktorisch	Eugenol
Monosaccharid	gustatorisch	Glucose
Aminosäure	gustatorisch	Prolin
Strukturelement	taktil	Microglaskugeln

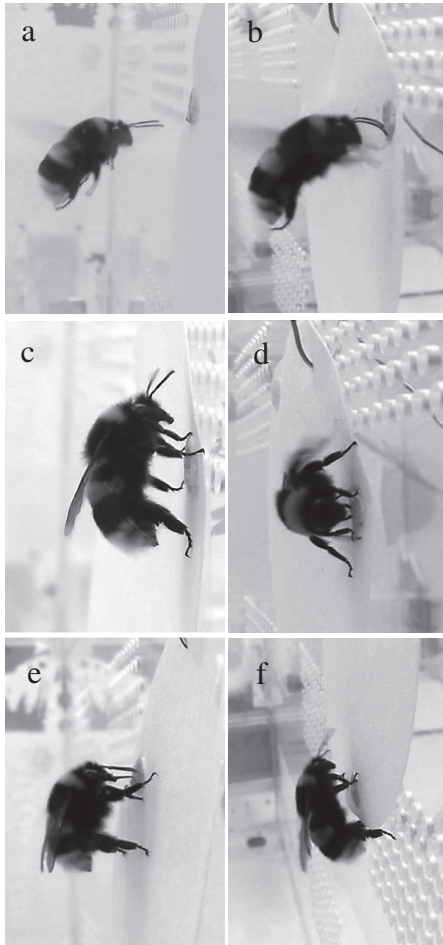


Abb. 3: Bewertung von beobachtetem Verhalten. **a** Anflug, Fixieren der Attrappe, Pollen oder Treatment, mit den Antennen aus kurzer Distanz, **b** Antennenreaktion, Berühren der Attrappe mit den Antennen, **c** Landung, Aufsetzen aller sechs Beine auf der Attrappe, **d** Mandibelreaktion, Einsetzen der Mandibeln, **e** Rüsselreaktion, Einsetzen des Rüssels, **f** Buzzen, Vibrationen mit der Flugmuskulatur.

Fig. 3: Evaluation of monitored behavioural reactions. **a** approach, orientation of antennae towards the artificial flower, pollen or treatment, from close distance, **b** antennal reaction, touching the flower dummy with antennae, **c** landing, touching the flower dummy with all six legs, **d** mandible reaction, visible mandible agitation, **e** proboscis reaction, visible proboscis extension, **f** buzzing, audible vibration of flight musculature.

als auch die gesamte Verhaltenssequenz am Pollen und/oder am Treatment und/oder an der Kontrolle zeigen. Mehrfache Reaktionen eines Versuchstieres im aufgenommenen Zeitraum waren möglich und gingen in die statistische Auswertung ein. Die Einzelversuche wurden so lange wiederholt, bis Ergebnisse von zwölf Versuchstieren vorlagen. Auch die Anzahl der nicht aktiven Erdhummeln, auf die die Attrappen nicht attraktiv wirkten, wurde erfasst. Um sicherzustellen, dass nur blütennaive Versuchstiere getestet wurden, erhielt jedes Individuum im Anschluss an den Versuch eine Kennung über Opalithplättchen.

2.3. Auswertung der erhobenen Daten

Die Bilddateien wurden mit dem Videoschnittprogramm Magix Video Studio Deluxe, 2014 plus ausgewertet. Das Programm ermöglicht die Skalierung der in Echtzeit erfassten Daten über eine Bildwechselfrequenz von 25 Hz, sodass eine zeitliche Auflösung der Videos in 25 Bilder pro Sekunde möglich wurde. Nach dieser Zeitskalierung wurde jedes Video gesichtet und die in den Regeln festgelegten Kriterien zur Verhaltensbeurteilung zusammen mit den wesentlichen Versuchsparametern erfasst. Dabei wurden die erhobenen Daten nach Treatment-Kombination katalogisiert und als Stammdaten für die statistische Auswertung bereitgestellt.

2.4. Statistische Auswertung

Für die Auswertung der Daten wurde ein Verhaltensindex V mit der folgenden Formel entworfen:

$$V = \frac{\text{Verhalten an Treatment}}{\text{Verhalten an (Pollen + Treatment)}}$$

Der Verhaltensindex kann Werte zwischen 0 und 1 annehmen, ein Wert von 0 bedeutet eine Präferenz für den Pollen, ein Wert von 1 zeigt eine Präferenz für das Treatment an

Tab. 2: Verhaltenshäufigkeiten und Anzahl der Individuen, die das Verhalten zeigten, an Pollen, Treatment und Kontrolle.

Tab. 2: Frequencies of behavioral reactions and number of individuals showing the respective behavior at pollen, treatment and control.

Verhalten an	Pollen	Treatment	Kontrolle
Anflug	509	132	1 (n=1)
Antennenreaktion	414	99	0
Landung	307	75	0
Mandibelreaktion	16	2	0
Rüsselreaktion	22	1	0
Buzzen	6	1	0

und ein Wert von 0,5 liegt dann vor, wenn Pollen und Treatment gleichwertig attraktiv waren und keine Präferenz zu beobachten war. Statistisch ausgewertet wurden Verhaltensreaktionen die mindestens sechsmal gezeigt wurden. Da Reaktionen auf die Negativkontrolle nur äußerst selten beobachtet wurden, insgesamt einer von 642 Anflügen (Tab. 2), wurde auf ihre Berücksichtigung verzichtet.

3. Ergebnisse

Insgesamt wurden 356 blütennaiven Hummeln alternativ natürlicher Löwenzahnpollen, eine von verschiedenen Kombinationen uni- und multimodaler Stimuli sowie eine Negativkontrolle auf Blütenattrappen präsentiert und das Verhalten der Versuchstiere beobachtet. Von den 356 getesteten Individuen haben 240 auf die angebotenen Stimuli reagiert, wobei 217 Hummeln sich für Pollen oder Pollen und Treatment interessierten und 23 Tiere ausschließlich eine Treatment-Kombination anfliegen. Eine Hummel flog die Negativkontrolle an (Tab. 2). Der Vergleich der Reaktionen Anflug, Antennenreaktion und Landung am Pollen ergibt, dass auf 81,3 % der 509 Anflüge eine Antennenreaktion folgte und 74,2 % der 414 Antennenreaktionen zu einer Landung führten. Die entsprechenden Reaktionen am Treatment ergeben, dass auf 75,0 % der 132 Anflüge eine Antennenreaktion folgte und

auf 75,8 % der Antennenreaktionen eine Landung. Alle anderen Reaktionen erfolgten weitaus seltener, am Pollen wurden 5,2 % der Landungen zu einer Mandibelreaktion weitergeführt, 7,2 % zu einer Rüsselreaktion und 1,9 % bis zum Buzzen. Am Treatment erfolgten auf 2,7 % der Landungen eine Mandibelreaktion, auf 1,3 % eine Rüsselreaktion und auf 1,3 % das Buzzen. Der einzige Anflug einer Hummel auf die Kontrolle wird bei den Ergebnissen gemäß der vereinbarten Stichprobengröße $6 \leq n \leq 12$ nicht weiter ausgewertet.

Insgesamt wurden 20 Versuchsreihen durchgeführt, von denen sechs ausgewählt und in Boxplot-Diagrammen (Abb. 4) dargestellt sind. Der Pollen wurde von den Versuchstieren signifikant bevorzugt, solange kein visueller Stimulus angeboten wurde. Auch der Duftstoff Eugenol ohne das Farbpigment bewirkte bis auf einzelne Ausreißer (Abb. 4a, b) kein anderes Verhalten. Quercetin als unimodaler Reiz alleine reichte aus, um die Präferenz der Hummeln für den natürlichen Pollen aufzuheben. Auf die Präsentation des visuellen Stimulus reagierten die Hummeln sowohl mit einer größeren Anflughäufigkeit als auch mit einer größeren Häufigkeit von Antennenreaktionen und Landungen (Abb. 4c). Dasselbe galt auch für die Kombination von Quercetin mit Glaskugeln (Abb. 4d). Die Lage der Mediane in der Versuchsreihe mit der Treatment-Kombination Quercetin und Glas zeigt von Anflug bis Landung eine

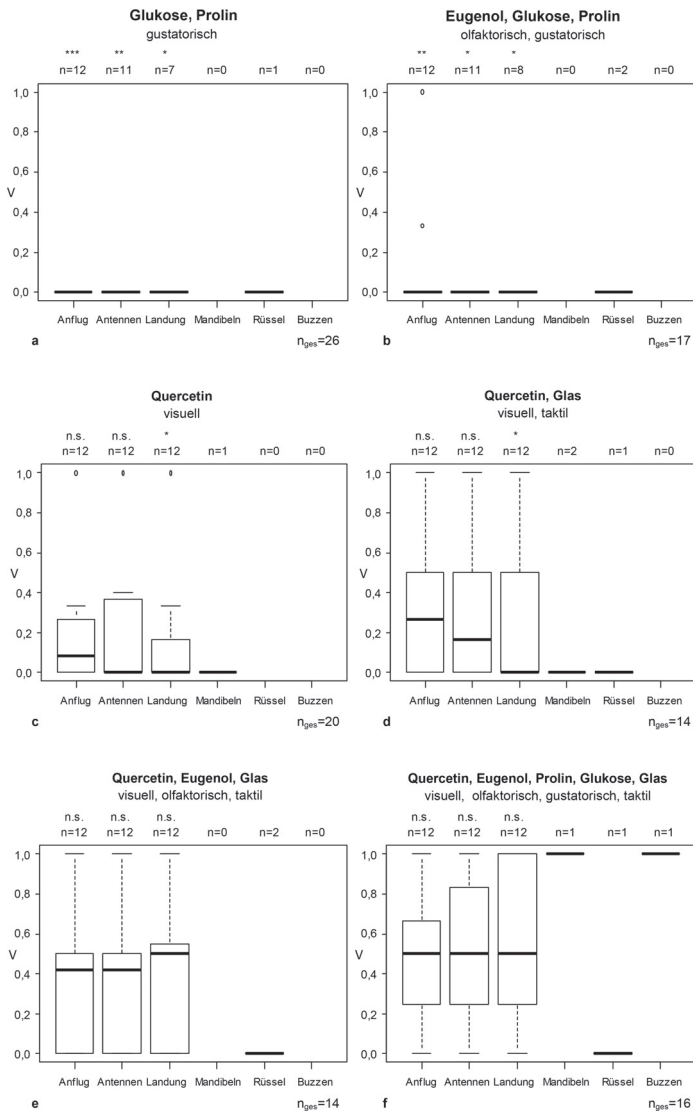


Abb. 4: Relative Präferenz für ausgewählte Treatment-Kombinationen. **a** Glucose, Prolin, **b** Eugenol, Glucose, Prolin, **c** Quercetin, **d** Quercetin, Glas, **e** Quercetin, Eugenol, Glas, **f** Quercetin, Eugenol, Prolin, Glucose, Glas im Vergleich. $V = 0,5$: keine Präferenz, $V < 0,5$: Präferenz für Pollen, $V > 0,5$: Präferenz für Treatment. Getestete Individuen (Angaben unten rechts); n_{ges} : Anzahl aller Versuchstiere, die für die Versuchsreihe eingesetzt wurden, n : Anzahl der Individuen, die das Verhalten gezeigt haben (Angaben oberhalb des Diagramms), gepaarter Wilcoxon-Test nur bei $n \geq 6$. Signifikanzniveaus: $p \leq 0,001 \triangleq ***$, $p \leq 0,01 \triangleq **$, $p \leq 0,05 \triangleq *$, n.s. \triangleq nicht signifikant.

Fig. 4: Relative preference for selected treatment combinations. **a** Glucose, Prolin, **b** Eugenol, Glucose, Prolin, **c** Quercetin, **d** Quercetin, Glas, **e** Quercetin, Eugenol, Glas, **f** Quercetin, Eugenol, Prolin, Glucose, Glas. $V = 0.5$: no preference, $V < 0.5$: pollen preference, $V > 0.5$: treatment preference. Number of individuals tested; n_{ges} (indicated at the bottom right), n : number of individuals responding (indicated above the diagram); paired Wilcoxon test if $n \geq 6$. Level of significance: $p \leq 0.001 \triangleq ***$, $p \leq 0.01 \triangleq **$, $p \leq 0.05 \triangleq *$, n.s. \triangleq not significant.

stetig fallende Tendenz. Eugenol als zusätzlicher Duftstoff (Stimulus-Kombination Quercetin, Eugenol, Glas) reichte aus, um diese Tendenz aufzuheben und die Bevorzugung der Stimuli-Kombination gegenüber Pollen bei Anflug, Antennenreaktion und Landung zu steigern (Abb. 4e). Bei der Kombination aller Stimuli zeigten die Versuchstiere bei den Verhaltensweisen Anflug, Antennenreaktion und Landung weder eine Präferenz für den natürlichen Pollen noch für das Treatment (Abb. 4f). Der Pollen wurde bei Anflug und Antennenreaktion weniger stark bevorzugt und es wurden mehr Landungen am Treatment beobachtet als am Pollen. Neben einer Mandibelreaktion konnte auch ein Buzzen am Treatment beobachtet werden. Dieses Verhalten am Treatment bei Kombination aller Stimuli, das bei keiner der vorher betrachteten Versuchsreihen zu erkennen war, zeigt, dass diese Treatment-Kombination eine gleich

hohe Attraktivität auf die Versuchstiere ausübte wie die natürliche Ressource Pollen. Abbildung 5 zeigt die kumulierten Verhaltensindex-Werte für alle durchgeführten Versuchsreihen. Es sind jeweils die Präferenzen der einzelnen Versuchstiere aufsummiert. Dabei wird deutlich, dass eine Anflugreaktion häufig erfolgte, wenn das Pigment Quercetin angeboten wurde, jedoch Anflüge bis auf zwei Ausnahmen unterblieben, wenn der Farbstimulus fehlte (Abb. 5). Das Angebot der Geschmacksstoffe Glukose und Prolin einzeln, aber auch in Kombination löste genauso wie das Angebot des taktilen Stimulus Glas keinen Anflug am Treatment aus, allerdings verstärkte das eigentlich taktile Element Glaspulver wohl auch die optische Wirkung von Quercetin. Sechs von zwölf Hummeln präferierten das Treatment mit der Kombination Quercetin, Eugenol, Glukose, Prolin und Glas. In dieser Versuchsreihe unterschied *Bombus terrestris*

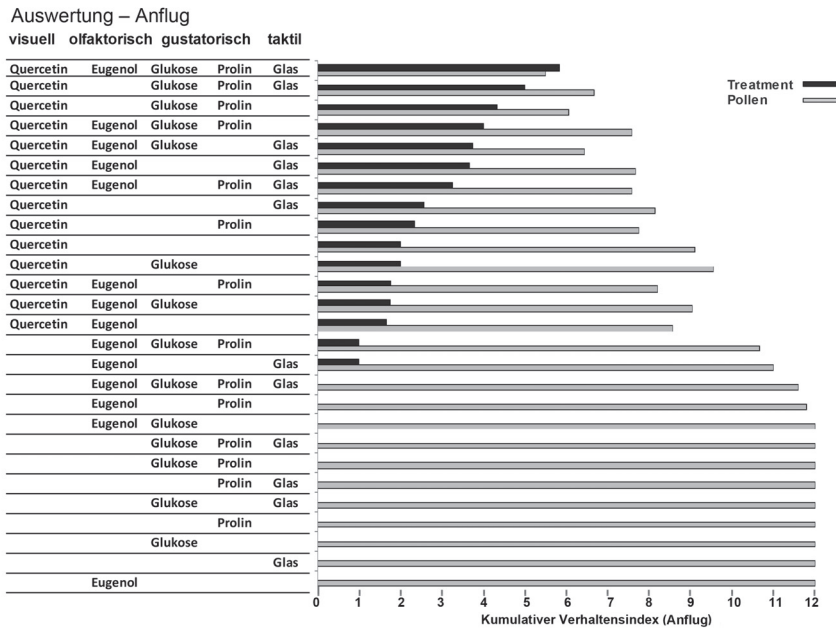


Abb. 5: Kumulierter Verhaltensindex für die Verhaltensreaktion „Anflug“, basierend auf den Präferenzen der einzelnen Versuchstiere.

Fig. 5: Cumulative performance index for „approach“, based on preference data of the individual bumblebees.

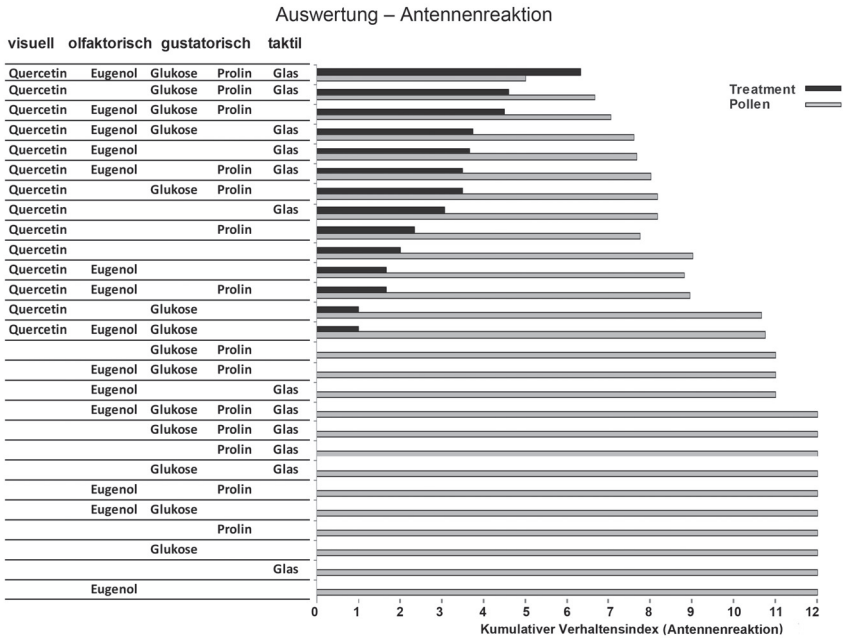


Abb. 6: Kumulierter Verhaltensindex für die Verhaltensreaktion „Antennenreaktion“, basierend auf den Präferenzwerten der einzelnen Versuchstiere.

Fig. 6: Cumulative performance index for „antennae operation“, based on preference data of the individual bumblebees.

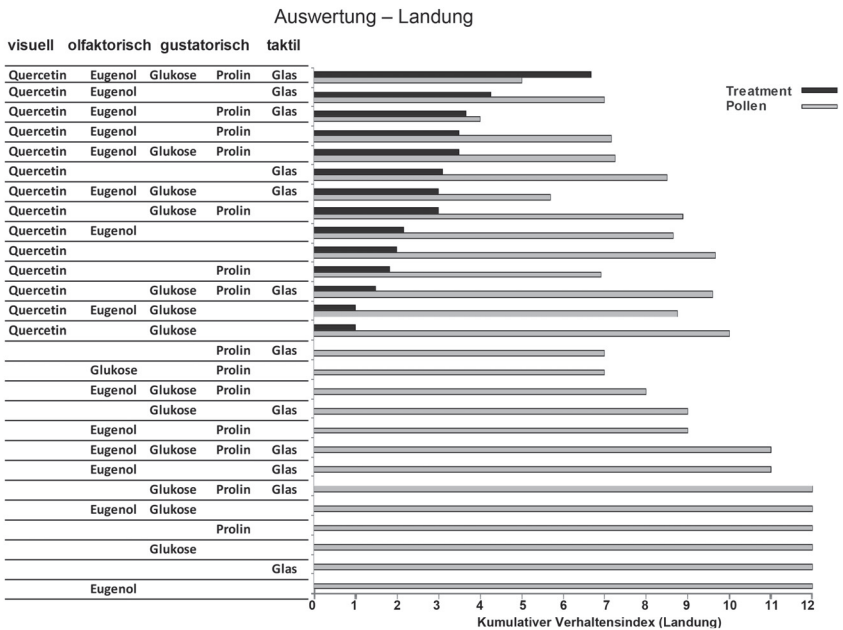


Abb. 7: Kumulierter Verhaltensindex für die Verhaltensreaktion „Landung“, basierend auf den Präferenzwerten der einzelnen Versuchstiere.

Fig. 7: Cumulative performance index for „landing“, based on preference data of the individual bumblebees.

also nicht mehr zwischen dem natürlichen Pollen und dem Treatment. Die Anflüge der beiden Treatment-Kombinationen ohne Quercetin (Abb. 5) wurden nicht zu einer Antennenreaktion weitergeführt (Abb. 6). Der olfaktorische Stimulus fördert die Entscheidung zur Antennenreaktion, jedoch handelt es sich bei den attraktivsten Stimuli-Kombinationen um die mit visuellen und/oder taktilen Stimuli. Bei der Kombination aller fünf eingesetzten Stimuli wird das Treatment ($V_{\text{KUM}}=6,67$) sogar dem Pollen ($V_{\text{KUM}}=5$) vorgezogen. Nachdem Antennenreaktionen nur in Gegenwart von Quercetin erfolgten, sind auch bei den Landungen nur Stimuli-Kombinationen mit dem Farbpigment Quercetin relevant (Abb. 7). Die meisten Versuchstiere reagierten auf Kombinationen des visuellen Stimulus Quercetin mit dem olfaktorischen Stimulus Eugenol. Mikroglaskugeln, die über die Antennen möglicherweise als taktiler Stimulus wahrgenommen werden konnten, fördern ebenfalls die Häufigkeit der Landungen.

4. Diskussion

4.1. Anflugverhalten

Auf Basis des Verhaltensindex V , der eine Präferenz für Pollen oder Treatment ausweist, konnte gezeigt werden, dass für den Anflug an eine Blütenattrappe das gelbe Farbpigment Quercetin von ausschlaggebender Bedeutung war. Ohne den visuellen Stimulus Quercetin wurde der natürliche Pollen alternativ zum Treatment signifikant bevorzugt. Dadurch wird bestätigt, dass ein visueller Stimulus für die Fern- und Nahorientierung der Hummeln von entscheidender Bedeutung ist (LEHRER et al. 1990; LUNAU 1990, 1991, 1992, 1993; DYER & CHITTKA 2004; RAGUSO 2004; LUNAU et al. 2006, 2009; SKORUPSKI et al. 2006; DYER et al. 2008; KULAHCI et al. 2008; KAPUSTJANSKY et al. 2010; AVARGUES-WEBER et al. 2011). Pollen stellt ein visuelles Locksignal für Hummeln dar,

das von vielen Blüten in Form von Antheren und Staubgefäße imitierenden Blütenmalen nachgeahmt wird; das häufige Vorkommen von Staubgefäßimitationen bei melittophilen Blüten (LUNAU 2000, 2007) unterstützt das in dieser Studie vorgestellte Ergebnis, dass ein visuelles Signal entscheidend für das Initiieren einer Besuchssequenz bei Hummeln ist. Obwohl gelber Blütenpollen im Nest gefüttert wurde, kann eine Konditionierung auf die Farbe ausgeschlossen werden, da das Nest lichtdicht aufgestellt war. Die hier vorgestellten Ergebnisse bestätigen die in Arbeiten von LUNAU (1990, 1992, 1993, 1995) erhobenen Daten über die angeborene Erkennung von Blüten bei *Bombus terrestris* aufgrund optischer Signale. Die erhobenen Daten korrespondieren ebenso mit den Beobachtungen von OSCHIE (1979, 1983) sowie LUNAU & WACHT (1997) über die herausragende Stellung der Farbe Gelb in ihrer Signalwirkung auf Bestäuber zur Detektion von Pollen und Stamina. Dabei handelt es sich bei der gelben Farbe von Pollen und bei der gelben Farbe von Pollen und Staubgefäße imitierenden Blütenmalen ausschließlich um ein UV-absorbierendes Gelb (HEUSCHEN et al. 2005). Der gelbe UV-absorbierende Farbton der Blütenmale ist jedoch im Unterschied zu der Schwebfliege *Eristalis tenax* nicht die verhaltenswirksame Eigenschaft der Farbe für *B. terrestris*, die auf die höhere spektrale Reinheit der Blütenmale im Vergleich zur umgebenden Blütenkrone reagieren (LUNAU et al. 1996).

Farblose Attrappen mit gustatorischen oder taktilen Stimuli sowie Kontrollsubstanzflächen, die einen, wenn auch geringen, Kontrast zum Hintergrund bildeten, waren für die Versuchstiere nicht attraktiv. Die Anflugsequenz mit Antennenreaktion an gelben Blütenmalen wird bei Honigbienen auch dann beobachtet, wenn sie an einer anderen Stelle belohnt werden, somit ist sie also kein spezifisch auf den Pollen gerichtetes Verhalten (LUNAU et al. 2009). Vielmehr lenken Staubgefäße imitierende Blütenmale

den Anflug von Bienen oftmals an Stellen, die Zugang zum Nektarhaltern bilden (LUNAU 2007). Quercetin war der einzige unimodale Stimulus, der die Präferenz der Hummeln für Pollen aufhob, während Eugenol als Einzelstimulus kein Anflugverhalten auslöste; nur in Kombination mit anderen Stimuli wie Prolin und Glas interessierten sich einzelne Versuchstiere für den olfaktorischen Reiz. Obwohl ERBER et al. (1993) die Detektion olfaktorischer Stimuli während des Anflugs nachweisen konnten und eine Konditionierung auf Eugenol nach MENZEL & MÜLLER (1996) aus dem Pollenduft durch die Nestfütterung wahrscheinlich war, reagierten die Hummeln nicht auf Eugenol. Mögliche Ursachen hierfür können sein, dass Eugenol nicht oder aufgrund von Verflüchtigung nicht mehr im gefütterten, getrockneten Höschenpollen enthalten und den Versuchstieren somit unbekannt war. Es ist ebenfalls möglich, dass der Duftstoff in einer zu geringen Konzentration präsentiert wurde. In den hier beschriebenen Versuchsreihen wurde der Stimulus im Unterschied zu den Versuchen von ERBER et al. (1993) ohne kontrollierte Luftströmung eingesetzt, sodass keine Aussage darüber getroffen werden kann, ob und wann die Versuchstiere den Duft in ausreichender Stärke wahrnehmen konnten. Durch den beim Flug erzeugten Luftstrom fächeln sich Hummeln jedoch den Duft beim Anflug regelrecht zu, so dass nicht eine zu geringe Duftstoffkonzentration, sondern eher eine Adaptation der Geruchsrezeptoren an den im kleinen Versuchsraum akkumulierten Duft als Ursache für das Ausbleiben einer Reaktion plausibel erscheint.

Gustatorische Stimuli wie Glucose und Prolin sowie das taktile Element Glas konnten von *B. terrestris* frühestens bei der Antennenreaktion wahrgenommen werden (KEVAN & LANE 1985). Daher sind sie als einzelne Stimuli nicht geeignet, um ein Anflugverhalten auszulösen. Allerdings scheint Prolin die Wirksamkeit des visuellen und

olfaktorischen Stimulus verbessert zu haben. Vermutlich waren die Tiere durch die Larvalfütterung mit Blütenpollen auf den Duft von Prolin, der in der Produktbeschreibung der Fa. Merck® als aminartig angegeben wird, konditioniert. Als unerwartetes Ergebnis konnte die Verstärkung des visuellen Reizes in Form des Farbpigmentes durch die als taktile Stimulus eingebrachten Mikrogaskugeln herausgestellt werden. Dieses Phänomen wurde scheinbar bisher in der Literatur noch nicht behandelt, obwohl eine erlernte Unterscheidung von pollenähnlichen Oberflächen durch Hummeln bekannt ist (GACK 1981). Es konnte jedoch deutlich eine höhere Anflugfrequenz in Gegenwart von Quercetin und Glas nachgewiesen werden, obwohl die Glaskugeln beim Anflug noch nicht als taktile Stimulus wahrgenommen werden konnten. Durch die Reflexion des Lichtes an der Oberfläche der Glaskugeln könnten Glanzeffekte entstanden sein, ähnlich der Wirkung von Nektartropfen, die attrahierend auf *B. terrestris* wirkten.

Die Auswertung des kumulierten Verhaltensindex zeigt auch, dass der visuelle Stimulus für den Anflug ausschlaggebend war, während Kombinationen mit dem Duftstoff Eugenol ohne das Farbpigment nur einzeln zu einer Reaktion führten. Die Annahme der unterstützenden, visuellen Wirkung der Glaskugeln lässt sich auch hier ableiten. Die Kombination aller getesteten multimodalen Stimuli, Quercetin, Eugenol, Prolin, Glucose und Glas, lösten bei den Hummeln nahezu die gleiche Anflughäufigkeit am natürlichen Pollen wie am Treatment aus. Obwohl die Geschmacksstoffe Prolin und Glucose ohne Kontaktrezeption nicht wahrnehmbar waren (LINANDER et al. 2012) und daher beim Anflug nicht von großer Bedeutung sein konnten, erhöhen sie in Kombination mit dem Farbpigment, den visuell unterstützenden Glaskugeln und dem Duftstoff offensichtlich die Attraktivität auf *Bombus terrestris*. KULAHCI et al. (2008), die Bienen auf uni- und multimodale Stimuli trainierten,

fanden, dass die Tiere effektivere und präzisere Entscheidungen trafen, wenn mehr als eine Modalität gegeben war. Zwar brauchten die Tiere mehr Zeit für die Entscheidungsfindung, dafür waren die Entscheidungen genauer als bei nur einem visuellen oder olfaktorischen Stimulus. Möglicherweise sind die einzelnen neuronalen Reizschwellen bei der Konfrontation mit multimodalen Stimuli geringer als bei einem unimodalen Stimulus, sodass in diesem Fall eher die Entscheidung zur weiteren Inspektion getroffen wird. In diesen Kontext würde sich das hier beobachtete Verhalten auf die Präsentation aller Testsubstanzen einfügen.

4.2. Antennierverhalten

Antennenreaktionen wurden per definitionem nur gewertet, wenn sie auf einen Anflug erfolgten. Da einzelne Anflüge auf Treatment-Kombinationen mit Eugenol, aber ohne das Farbpigment nicht zum Antennieren führten, wird auch hier deutlich, dass bei der Entscheidung zur Antennenreaktion der visuelle Reiz entscheidend war. Bei der Nahinspektion der Blütenattrappe, bei der die Hummel im Flug sich langsam dem Ziel nähert und mit den ausgerichteten Antennen die Landezone fixiert (ERBER et al. 1993; POHL & LUNAU 2007), muss davon ausgegangen werden, dass olfaktorische Stimuli detektiert werden. DOBSON et al. (1999) führten Langzeitstudien zur Untersuchung des Fouragierverhaltens von *Bombus terrestris* an *Rosa rugosa* durch und nennen Eugenol in diesem Zusammenhang eine Schlüsselsubstanz, durch die mehr als 50 % der Anflüge zu Landungen führten. Die vorliegenden Ergebnisse können mit diesen Aussagen nicht in Einklang gebracht werden. Vermutlich war den Versuchstieren in dieser Studie Eugenol fremd und es gibt keine angeborene Duftpräferenz für Eugenol. Allerdings wird die Bedeutung des olfaktorischen Reizes bei der Antennenreaktion in der Kombination mit einem visuellen Stimulus (KULAHCI et al.

2008) offenkundig. Alle Versuchstiere, die die Treatment-Kombination Quercetin, Eugenol und Glas anflogen, antennierten auch; dies traf bei den Treatment-Kombinationen ohne Duftstoff nicht zu. Somit spielt Duft bei der Entscheidung, ob sich die nähere Inspektion der Blütenattrappe durch Berührung der Oberfläche mit den Antennen lohnt, doch eine Rolle (KRELL & KRÄMER 1998; DOBSON et al. 1999), allerdings nur in Kombination mit dem visuellen Reiz (LUNAU 1992). Die Auswertung des kumulierten Verhaltensindex zeigt ein ähnliches Bild. Die Antennenreaktion als Nahinspektion des Zielobjekts erfolgt nach dem Anflug nur anhand des visuellen Reizes. Für den olfaktorischen Stimulus, Eugenol, lässt sich aus den Versuchsergebnissen keine Einflussnahme ableiten. Erst beim Antennieren war den Versuchstieren die Detektion der Haptik von Glaskugeln möglich. Somit kann angenommen werden, dass die Glaskugeln als taktile Reize von Einfluss sind. Vorstellbar wäre auch hier eine Konditionierung auf die Kugelform der Pollenkörner bei der Nestfütterung, obwohl Größe und Durchmesser der Glaskugeln mit 40-80 µm stark von der Größe der Löwenzahn-Pollenkörner mit 30-40 µm abwichen. LUNAU & WACHT (1997) halten auch eine angeborene Reaktion für bestimmte taktile Reize für möglich.

4.3. Landung

Um eine Landung hervorzurufen, scheint ein visueller Reiz alleine nicht auszureichen. Deutlich zu erkennen ist diese nicht ausreichende Reizwirkung bei der signifikanten Präferenz der Hummeln für Löwenzahnpollen im Vergleich zu Quercetin, abgeleitet aus der Auswertung des Verhaltensindex. Während bei Anflug und Antennenreaktion Quercetin die signifikante Präferenz des Pollens aufhob, verringert sich die Landehäufigkeit am Treatment bei der Präsentation des unimodalen, visuellen Stimulus. Hingegen gewinnt Duft bei der

Landung an Bedeutung. Diese Aussage deckt sich mit verschiedenen Literaturquellen (LUNAU 1992; DOBSON et al. 1999; KULAHCI et al. 2008). Die wirksamsten Stimuli zum Auslösen einer Landung sind Kombinationen von Eugenol (DOBSON et al. 1999) mit Prolin (CARTER et al. 2006) und Glas. Nach MENZEL (1985) verbinden Bienen eher eine Belohnung mit Duftstoffen als mit visuellen Signalen. Diese Aussage kann die Reaktion auf Eugenol erklären. Trotz der kurzen Beobachtungszeit von einer Minute waren die Versuchstiere durchaus in der Lage, sich bestimmte Orte auf den Blütenattrappen zu merken und innerhalb des Messzeitraumes wiederholt anzufliegen. Prolin, als gustatorischer Stimulus eingesetzt, scheint allerdings auch olfaktorisch wahrgenommen worden zu sein (LINANDER et al. 2012). Prolin hat nach CARTER et al. (2006) eine herausragende Bedeutung, da diese Aminosäure von einigen Insekten direkt detektiert werden kann (DE BRITO SANCHEZ et al. 2005). Allerdings wurden bei diesen Untersuchungen von Prolin in Nektar wesentlich höhere Konzentrationen als in den Stimuli-Kombinationen eingesetzt. LUNAU & WACHT (1997) vermuteten, dass Prolin der einzig reizwirksame Geschmacksstoff in Pollen ist. Die hier vorliegenden Ergebnisse scheinen diese Aussage zu untermauern. Im Unterschied zu Prolin wirkte Glucose weniger attraktiv. Die berechneten kumulierten Verhaltensindices zeigen die gleiche Tendenz. Die Landung wird durch Quercetin und Eugenol bestimmt, ebenso sind Prolin und Glas von Bedeutung. Die höchste Attraktivität übte wiederum die Versuchsreihe mit der Kombination aller getesteten Stimuli aus, die sogar die für natürlichen Pollen übertraf. Hervorzuheben ist auch, dass nur bei dieser Zusammensetzung des Treatments ein Buzzen am Treatment beobachtet werden konnte. Somit korrespondieren die Beobachtungen hier mit Ergebnissen anderer Arbeiten, nach denen die Blütenerkennung von visuellen Stimuli (CHITTKA & RAINE

2006) und der Weg zur Belohnung von visuellen und olfaktorischen Stimuli (LUNAU 1991) gelenkt werden.

4.4. Fazit

Die beschriebenen Ergebnisse können als Bestätigung der aufgestellten Hypothese, dass es eine bevorzugte Kombination und daraus ableitbar eine Rangfolge der multimodalen Stimuli gibt, die zu einer erhöhten Anzahl von Blütenbesuchen führt, gewertet werden. Denn nur die Kombination aller multimodalen Stimuli führte bei *Bombus terrestris* zu einer erhöhten Reaktionshäufigkeit am Treatment im Vergleich zum natürlichen Pollen. Für den Anflug und die Entscheidung zur Antennenreaktion war der visuelle Reiz von wesentlicher Bedeutung. Die Fortführung der Antennenreaktion zur Landung erfolgte dann häufig, wenn neben dem visuellen Reiz ein olfaktorischer Stimulus gegeben war. Von den beiden getesteten gustatorischen Stimuli, die beide ohne den visuellen Reiz wenig attraktiv wirkten, wurde Prolin bevorzugt. Prolin als wesentlicher Bestandteil vom Pollenkitt (GRÜTER et al. 2008) könnte zu einer Konditionierung der Versuchstiere durch die Nestfütterung geführt haben. Das taktile Element Glas zeigte sich, anders als erwartet, visuell unterstützend in Gegenwart des Farbpigmentes und bewirkte in Kombination mit den Geschmacksstoffen eine höhere Landehäufigkeit. Als mögliche Rangfolge der getesteten Stimuli ist demnach auch eine zeitliche Reihenfolge in der Bedeutung abzuleiten: Dem visuellen Reiz bei der ersten Blütenorientierung von *B. terrestris* kommt die größte Bedeutung zu, gefolgt von olfaktorischen und taktilen Stimuli; erst danach gewinnen gustatorische Reize an Relevanz. Die Verhaltenssequenz konnte statistisch jedoch nur bis zur Landung ausgewertet werden; für die Auswertung von Rüssel- und Mandibelreaktion sowie für das Buzzen war die Stichprobe zu gering. Eventuell wären diese Reaktionen häufiger

zu beobachten gewesen bei höher konzentrierten chemischen Stimuli. Hier sollten auf Basis der in diesen Versuchsreihen von den Hummeln präferierten Stimuli-Kombination weitere Untersuchungen folgen. Genauso sollte der Einfluss von Mikrogaskugeln in ihrer optischen Wirkung weiter verfolgt werden, da dieses Phänomen doch zu erstaunlichen Ergebnissen führte. LUNAU et al. (2015) beschreiben Studien mit reinem Glaspulver und belegen ein Buzzen von *Bombus terrestris* an den Glaskugeln. Bei der Interpretation der Ergebnisse muss beachtet werden, dass es mitunter interkoloniale und interindividuelle Verhaltensunterschiede gibt und einige Faktoren wie der jeweils aktuelle Futtevvorrat im Nest das Fouragierverhalten beeinflussen (DORNHAUS & CHITTKA 2001; KITAOKA & NIEH 2009) oder klimatische Verhältnisse wie Luftdruck nicht berücksichtigt wurden. Allerdings ist klar ersichtlich, welche Sinnesleistungen erforderlich sind und wie viele Entscheidungen eine Hummel auf dem komplizierten Weg zum Larvenfutter treffen muss. Es ist denkbar, dass eine blütennaive Hummel durch die eigene Aufzucht auf olfaktorische, gustatorische und taktile Stimuli konditioniert wurde, nicht aber auf visuelle Reize. Die visuelle Orientierung an Farbreizen und die Verknüpfung von Farbe und Nahrungsquelle scheinen angeboren zu sein.

Literatur

- AGREN, L., & HALLBERG, E. (1996): Flagellar sensilla of bumble bee males (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*). *Apidologie* 27: 433-444.
- AVARGUES-WEBER, A., DEISIG, N., & GIURFA, M. (2011): Visual cognition in social insects. *Annual Review of Entomology* 56: 423-443.
- BITTERMANN, M.E., MENZEL, R., FIETZ, A., & SCHÄFER, S. (1983): Classical conditioning of proboscis extension in honeybees (*Apis mellifera*). *Journal of Comparative Psychology* 97(2): 107-119.
- BRISCOE, A.D., & CHITTKA, L. (2001): The evolution of color vision in insects. *Annual Review of Entomology* 46: 471-510.
- CARTER, C., SHAFIR, S., YEHOANATAN, L., PALMER, R.G., & THORNBURG, R. (2006): A novel role for proline in plant floral nectars. *Naturwissenschaften* 93: 72-97.
- CHITTKA, L., & WELLS, H. (2004): Color vision in bees: mechanism, ecology, and evolution. Pp. 165-191 in: *Complex Worlds from simpler nervous systems* (PRETE, F., ed.). MIT Press; Boston.
- CHITTKA, L., & RAINE, N.E. (2006): Recognition of flowers by pollinators. *Current Opinion in Plant Biology* 9: 428-435.
- DE BRITO SANCHEZ, M.G., GIURFA, M., DE PAULO MOTA, T.R., & GAUTHIER, M. (2005): Electrophysiological and behavioural characterization of gustatory responses to antennal 'bitter' taste in honeybees. *European Journal of Neuroscience* 22: 3161-3170.
- DIETZ, A., & HUMPHREYS, W.J. (1971): Scanning electron microscopic studies of antennal receptors of the worker honey bee, including *sensilla campaniformia*. *Annals of the Entomological Society of America* 64(4): 919-925.
- DOBSON, H.E.M., DANIELSON, E.M., & VAN WESEP, J.D. (1999): Pollen odor chemicals as modulators of bumble bee foraging on *Rosa rugosa* Thunb. (Rosaceae). *Plant Species Biology* 14: 153-166.
- DORNHAUS, A., & CHITTKA, L. (2001): Food alert in bumblebees (*Bombus terrestris*): possible mechanisms and evolutionary implications. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50: 570-576.
- DYER, A.G., & CHITTKA, L. (2004): Biological significance of distinguishing between similar colours in spectrally variable illumination: bumblebees (*Bombus terrestris*) as a case study. *Journal of Comparative Physiology A* 190: 105-114.
- DYER, A.G., SPAETHE, J., & PRACK, S. (2008): Comparative psychophysics of bumblebee and honeybee colour discrimination and object detection. *Journal of Comparative Physiology A* 194: 617-627.
- ERBER, J., PRIBBENOW, B., BAUER, A., & KLOPPENBURG, P. (1993): Antennal reflexes in the honeybee: tools for studying the nervous system. *Apidologie* 24: 283-296.
- GACK, C. (1981): Zur Bedeutung von Staubgefäßattrappen als Signale für die Bestäuber. Experimente mit Hummeln (*Bombus terrestris*). *Zoologische Jahrbücher Systematik* 108: 229-246.

- GEGEAR, R.J., & LAVERTY, T.M. (2001): The effect of variation among floral traits on the flower constancy of pollinators. Pp. 1-20 in: *Cognitive Ecology of Pollination* (CHITTKA, L., & THOMPSON, J.D., eds). Cambridge University Press; Cambridge.
- GEGEAR, R.J., & LAVERTY, T.M. (2005): Flower constancy in bumblebees: a test of the trait variability hypothesis. *Animal Behavior* 69(4): 939-949.
- GIURFA, M., VOROBYEV, M., KEVAN, P., & MENZEL, R. (1996): Detection of coloured stimuli by honeybees: minimum visual angles and receptor specific contrasts. *Journal of Comparative Physiology A* 178: 699-709.
- GIURFA, M., & LEHRER, M. (2001): Honeybee vision and floral displays: from detection to close-up recognition. Pp. 61-82 in: *Cognitive Ecology of Pollination* (CHITTKA, L., & THOMPSON, J.D., eds). Cambridge University Press; Cambridge.
- GRÜTER, C., ARENAS, A., & FARINA, W.M. (2008): Does pollen function as a reward for honeybees in associative learning? *Insectes Sociaux* 55: 425-427.
- HARBORNE, J.B., & WILLIAMS, C.A. (2000): Advances in flavonoid research since 1992. *Phytochemistry* 55: 481-504.
- HEUSCHEN, B., GUMBERT, A., & LUNAU, K. (2005): A generalised mimicry system involving angiosperm flower colour, pollen and bumblebees' innate colour preferences. *Plant Systematics and Evolution* 252: 121-137.
- KAPUSTJANSKY, A., CHITTKA, L., & SPAETHE, J. (2010): Bees use three-dimensional information to improve target detection. *Naturwissenschaften* 97: 229-233.
- KEVAN, P.G., & LANE, M.A. (1985): Flower petal microtexture is a tactile cue for bees. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 82: 4750-4752.
- KEVAN, P.G., CHITTKA, L., & DYER, A.G. (2001): Limits to the salience of ultraviolet: lessons from colour vision in bees and birds. *Journal of Experimental Biology* 204: 2571-2580.
- KITAOKA, T.K., & NIEH, J.C. (2009): Bumble bee pollen foraging regulation: role of pollen quality, storage levels, and odor. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63: 501-510.
- KRELL, F.T., & KRÄMER, F. (1998): Chemical attraction of crab spiders (Araneae, Thomisidae) to a flower fragrance component. *Journal of Arachnology* 26: 117-119.
- KULAHCI, I.G., DORNHAUS, A. & PAPA, D.R. (2008): Multimodal signals enhance decision making in foraging bumble-bees. *Proceedings of the Royal Society of London B* 275: 797-802.
- KUNZE, J., & GUMBERT, A. (2001): The combined effect of color and odor on flower choice behavior of bumble bees in flower mimicry systems. *Behavioral Ecology* 12: 447-456.
- LEHRER, M., SRINIVASAN, M.V., & ZHANG, S.W. (1990): Visual edge detection in the honeybee and its chromatic properties. *Proceedings of the Royal Society of London B* 238: 321-330.
- LINANDER, N., HEMPEL DE IBARRA, N., & LASKA, M. (2012): Olfactory detectability of L-amino acids in the European honeybee (*Apis mellifera*). *Chemical Senses* 37: 631-638.
- LUNAU, K. (1990): Colour saturation triggers innate reactions to flower signals: flower dummy experiments with bumblebees. *Journal of Comparative Physiology A* 166: 827-834.
- LUNAU, K. (1991): Innate flower recognition in bumblebees (*Bombus terrestris*, *B. lucorum*, Apidae): optical signals from stamens as landing reaction releasers. *Ethology* 88(3): 203-214.
- LUNAU, K. (1992): Innate recognition of flowers by bumble bees: orientation of antennae to visual stamen signals. *Canadian Journal of Zoology* 70: 2139-2144.
- LUNAU, K. (1993): Angeborene und erlernte Blütenerkennung bei Insekten. Ein entdecktes Geheimnis der Natur. *Biologie in unserer Zeit* 23: 48-54.
- LUNAU, K. (1995): Notes on the colour of pollen. *Plant Systematics and Evolution* 198: 235-252.
- 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.
- LUNAU, K., & WACHT, S. (1997): Signalfunktion von Pollen. *Biologie in unserer Zeit* 27(3): 169-181.
- LUNAU, K., WACHT, S., & CHITTKA, L. (1996): Colour choices of naive bumble bees and their implications for colour perception. *Journal of Comparative Physiology A* 178: 477-489.
- LUNAU, K., FIESELMANN, G., HEUSCHEN, B., & VAN DE LOO, A. (2006): Visual targeting of components of floral colour patterns in

- flower-naive bumblebees (*Bombus terrestris*; Apidae) *Naturwissenschaften* 93: 325-328.
- LUNAU, K., UNSELD, K., & WOLTER, F. (2009): Visual detection of diminutive floral guides in the bumblebee *Bombus terrestris* and in the honeybee *Apis mellifera*. *Journal of Comparative Physiology A* 195: 1121-1130.
- LUNAU, K., PIOREK, V., KROHN, O., & PACINI, E. (2015): Just spines – Mechanical defence of malvaceous pollen against collection by corbiculate bees. *Apidologie* 46: 144-149.
- MENZEL, R. (1985): Learning in honey bees in an ecological and behavioral context. Pp. 55-74 in: *Experimental Behavioral Ecology* (HÖLLEDOBLER, B. & LINDAUER, M., eds). Gustav Fischer; Stuttgart; pp 55-74.
- MENZEL, R. & MÜLLER, U. (1996): Learning and memory in honeybees: from behavior to neural substrates. *Annual Review of Neuroscience* 19: 379-404.
- MICHENER, C.D. (2007): *The Bees of the World*. The Johns Hopkins University Press; Baltimore.
- NEPI, M., GUARNIERI, M., & PACINI, E. (2003): "Real" and feed Pollen of *Lagerstroemia indica*: Ecophysiological differences. *Plant Biology* 5: 311-314.
- OSCHE, G. (1979): Zur Evolution optischer Signale bei Blütenpflanzen. *Biologie in unserer Zeit* 9: 161-170.
- OSCHE, G. (1983): Optische Signale in der Coevolution von Pflanze und Tier. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 96: 1-27.
- PACINI, E. (2000): From anther and pollen ripening to pollen presentation. *Plant Systematics and Evolution* 222:19-43.
- POHL, M., & LUNAU, K. (2007): Modification of the innate antennal reaction at floral guides in experienced bumblebees, *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae). *Entomologia Generalis* 29: 111-123.
- RAGUSO, R.A. (2004): Flowers as sensory billboards: progress towards an integrated understanding of floral advertisement. *Current Opinion in Plant Biology* 7: 434-440.
- SKORUPSKI, P., SPAETHE, J., & CHITTKA, L. (2006): Visual search and decision making in bees: time, speed, and accuracy. *International Journal of Comparative Psychology* 19: 342-357.
- SPAETHE, J., & CHITTKA, L. (2003) Interindividual variation of eye optics and single object resolution in bumblebees. *Journal of Experimental Biology* 206: 3447-3453.
- WILLMER, P. (2011): *Pollination and Floral Ecology*. Princeton University Press; Princeton.
- WRIGHT, G.A., & SCHIESTL, F.P. (2009): The evolution of floral scent: the influence of olfactory learning by insect pollinators on the honest signaling of floral rewards. *Functional Ecology* 23: 841-851.

BSc Saskia Wilmsen
 BSc Robin Gottlieb
 Prof. Dr. Klaus Lunau
 Institut für Sinnesökologie
 Department Biologie
 Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf
 Universitätsstr. 1
 D-40225 Düsseldorf
 E-Mail: Saskia.Wilmsen@uni-duesseldorf.de
 Robin.Gottlieb@uni-duesseldorf.de
 Lunau@uni-duesseldorf.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologie heute](#)

Jahr/Year: 2015

Band/Volume: [27](#)

Autor(en)/Author(s): Wilmsen Saskia, Gottlieb Robin, Lunau Klaus

Artikel/Article: [Der komplizierte Weg zum Larvenfutter – Hummeln reagieren auf multimodale Stimuli von Pollen. The Complex Path to Larval Food – Bumblebees Respond to Multimodal Pollen Stimuli 73-88](#)