

Präferenz von Honigbienen für Blütenattrappen in Abhängigkeit von deren Oberflächenstruktur

Preference for Artificial Flowers Dependent of its Microtexture in Honeybees

MICHAEL ERKELENZ, SASKIA WILMSEN & KLAUS LUNAU

Zusammenfassung: Die Beziehung zwischen Blütenpflanzen und Bestäubern ist mutualistischer Natur, bei der die Pflanzen durch das Anlocken von Bestäubern ihren Reproduktionserfolg erhöhen und Bestäuber Blütenressourcen nutzen. Die Aufmerksamkeit der Bestäuber wird durch optische, olfaktorische, gustatorische und taktile Reize der Blüten gelenkt. Eine wenig untersuchte Art der Modifikation ist die an Blütenblättern weit verbreitete konische Struktur der Epidermiszellen. In dieser Arbeit untersuchen wir, ob Honigbienen (*Apis mellifera*) eine natürliche Präferenz für konisch strukturierte Oberflächen besitzen. Zu diesem Zweck wurden 40 Honigbienen in Wahlversuchen mit unterschiedlich strukturierten Epoxid-Imitaten von Blütenblättern (*Rosa* sp.) auf eine vorhandene Präferenz unter unterschiedlichen Lichtbedingungen untersucht. Die Auswertung der Daten ergab eine Präferenz von Honigbienen für konisch strukturierte Oberflächen unter verschiedenen Lichtbedingungen. Des Weiteren konnte gezeigt werden, dass durch die konische Strukturierung eine Verstärkung der spektralen Reinheit und eine verminderte Winkelabhängigkeit des optischen Signals der Blüten und Attrappen bewirkt wird. Die beiden Parameter, gesteigerte spektrale Reinheit und verminderte Winkelabhängigkeit des Farbsignals, erhöhen die Attraktivität des Blütenfarbsignals für Bienen.

Schlüsselwörter: Honigbiene, *Apis mellifera*, Glanz, spektrale Reinheit, Farbpräferenz

Abstract: The relationship between flowering plants and insects is mutualistic. The reproductive success of entomophilous plants is dependent on the ability to attract pollinators for the exploitation of floral resources. Directing the attention of pollinators to the flowers occurs through optical, olfactory, gustatory and tactile stimuli. One rarely studied type of floral modifications is represented by the structure of epidermal cells in petals. Here we ask if there is a preference of conically structured surfaces in honeybees (*Apis mellifera*). For this purpose 40 honeybees were tested in choice experiments with epoxy casts of petals (*Rosa* sp.) with conical epidermal cells and epoxy discs with smooth surfaces to study the preference under different natural light conditions. We found a significant preference for conically structured surfaces in honeybees. Calculations based on spectral reflectance properties show that conical epidermal cells enhance the bee-subjective spectral purity and minimize the angle dependence of the optical signal of the casts. These factors enhance the colour signal for the bees and thus increase the attractiveness of the artificial flowers.

Keywords: Honeybee, *Apis mellifera*, gloss, spectral purity, colour preference

1. Einleitung

Das weithin sichtbare optische Signal der Blütenkrone ist maßgeblich am reproduktiven Erfolg der Pflanzen beteiligt. Es

signalisiert einem potenziellen Bestäuber durch seine Größe, Farbe und Form, dass ein Blütenbesuch durch Nektar als Energie- oder Pollen als Proteinquelle belohnt werden könnte (OSCHE 1979; LUNAU 1993b;

LUNAU & WACHT 1997; CHITTKA & RAINE 2006; BURGER et al. 2008; LUNAU et al. 2009; MILLER et al. 2009; VAN DER KOOI 2014; VIGNOLINI et al. 2015). Durch blütenstetes Verhalten von Bestäubern und Pollentransfer zwischen Blüten einer Spezies wird der Reproduktionserfolg einer Pflanze erhöht. Um potenzielle Bestäuber auf sich aufmerksam zu machen, werben Pflanzen mit auffälligen Farben, Formen und Mustern ihrer Blütenblätter.

Eine wichtige optische Eigenschaft der Blütenkrone, das Farbsignal, wird durch die Epidermis hervorgerufen und moduliert. Das Farbsignal von Blütenblättern entsteht durch nicht von den Pigmenten im Blütenblatt absorbiertes und innerhalb des Petalums zurückgestreutes Licht (VAN DER KOOI et al. 2014). Neben der Einlagerung von Pigmenten wie Anthocyanen in die Vakuolen der Epidermiszellen führt insbesondere die Form der Zellen zu einer Veränderung des optischen Signals der Blüte. Bei ca. 80 % aller Blütenpflanzen existieren konische oder papillöse epidermale Strukturen (GLOVER & MARTIN 1998; WHITNEY et al. 2009a, b, c, 2011a, b; PAPIOREK et al. 2014). Die konischen Mikrostrukturen und nanoskaligen Riefen der Epidermis sind in der Lage, das Licht zu brechen und den Anteil des in das Blütenblatt eindringenden Lichtes zu erhöhen (GORTON & VOGELMANN 1996; GLOVER & MARTIN 1998; WHITNEY et al. 2011b; GKIKAS et al. 2015). Dies geschieht durch die unterschiedlichen Brechungsindizes der Luft und der Kutikula der Epidermiszellen, wodurch Licht durch Brechung und Rückreflexion in seinem Strahlengang in Richtung Epidermis abgelenkt wird. Dadurch können die konisch geformten Epidermiszellen als Linse fungieren und das Licht in der Pigmente enthaltenden Vakuole bündeln (NODA et al. 1994; GORTON & VOGELMANN 1996; VAN DER KOOI et al. 2014; GKIKAS et al. 2015; VIGNOLINI et al. 2015). Dadurch, so die Hypothese, wird ein größerer Anteil des Lichtes, auch bei niedrigem Einstrahlwinkel,

durch die Pigmente der Blütenblätter absorbiert. Aufgrund des dadurch abnehmenden Anteils des an der Oberfläche reflektierten weißen Lichtes wird das Farbsignal der Blüte verstärkt (PAPIOREK et al. 2014). Von dem Blütenblatt reflektiertes Licht wird zusätzlich durch die konische Form der Epidermiszellen diffus gestreut, was die Farbe matt erscheinen lässt (VAN DER KOOI et al. 2014). Eine Verminderung von Lichtreflexionen durch mikroskopische Strukturen auf Oberflächen ist am Auge von 19 verschiedenen Schmetterlingsarten, zum Beispiel *Polygonia c-aureum* erforscht worden (STAVENGA et al. 2006). Hier bewirken konische Nanostrukturen auf der Cornea eine stark verminderte Reflexion und erhöhen die Lichtausbeute der Ommatidien (STAVENGA et al. 2006; DEWAN et al. 2011). Im Gegensatz dazu weisen glatte Oberflächen Glanz auf, welcher durch die winkelabhängige totale Reflexion einfallenden Lichtes entsteht (PAPIOREK et al. 2014). Das von der Blütenkrone abgegebene optische Signal ist folglich abhängig von dem Maß der Reflexion, Transmission, Absorption, Brechung und dem Grad der Streuung des Lichtes, welche durch den Aufbau und die Zusammensetzung des Petalums mit bestimmt wird.

Die optischen Signale werden von den Honigbienen über ihre Komplexaugen, in welchen die Ommatidien ihrerseits jeweils eine Linse und 0-2 UV-, 0-2 Blau- und 6 Grün-Rezeptoren besitzen, wahrgenommen (WAKAKUWA et al. 2005). Das Absorptionsmaximum der Grün-Rezeptoren liegt bei 544 nm, das der Blau- bei 436 nm und das der UV-Rezeptoren bei 344 nm (PEITSCH et al. 1992; WAKAKUWA et al. 2005). Das Komplexauge der Honigbiene besitzt ein um den Faktor 100 schlechteres räumliches Auflösungsvermögen als das menschliche Auge (CHITTKA & RAINE 2006; LUNAU et al. 2009). Ein weiterer, die Nahrungssuche erschwerender Faktor ist der Schinkel, der nötig ist, um Objekte chromatisch wahrnehmen zu können. Bei einem Schinkel von

~5° kann die Honigbiene Objekte lediglich achromatisch durch den Grünkontrast detektieren (GIURFA & MENZEL 1997; CHITTKA & RAINE 2006), was dem Dämmerungssehen des Menschen mit Stäbchen entspricht. Der minimale Schwinkel, bei dem Objekte chromatisch durch Farbkontraste unterschieden werden können, beträgt bei der Honigbiene 15° (GIURFA & MENZEL 1997).

Die höchste Attraktivität für Bienen haben Farbsignale, welche einen starken Farbkontrast zum Hintergrund aufweisen und die drei Farbrezeptoren unterschiedlich stark erregen, also eine hohe spektrale Reinheit aufweisen (LUNAU et al. 1996). Die spektrale Reinheit lässt sich unter Berücksichtigung der Beleuchtung und der Empfindlichkeit der Photorezeptorzellen der Biene berechnen und in einem Farbhexagon darstellen (CHITTKA 1992; LUNAU 1993a, b; LUNAU & WACHT 1997).

Ziel dieser Arbeit ist es, die Oberfläche eines Blütenblattes, welche die optischen, olfaktorischen und gustatorischen Eigenschaften kombiniert, durch verschiedene Abformverfahren mit Silikon und Epoxidharz ausschließlich auf die optischen Eigenschaften einer Attrappe zu reduzieren. Die so hergestellten Blütenattrappen mit ihrer definierten Oberflächenstruktur und Pigmentkonzentration ermöglichen es, die komplexe natürliche Blütenblattmorphologie auf eine Variable, die Oberflächenstruktur, zu reduzieren und experimentell zu untersuchen. Durch Wahlversuche mit trainierten, erfahrenen Honigbienen (*Apis mellifera*) soll eine Spontanpräferenz für unterschiedliche Oberflächenstrukturen, glatt und konisch strukturiert, ermittelt werden. Es ist noch nicht geklärt, ob Honigbienen in der Lage sind, diese optischen, oberflächenabhängigen Unterschiede unter Freilandbedingungen wahrzunehmen und ob sie eine Präferenz für Oberflächen mit konischen Mikrostrukturen im Vergleich zu glatten Oberflächen besitzen. Zudem soll dieses Experiment unter unterschiedlichen

Lichtbedingungen durchgeführt werden, um den Einfluss der natürlichen Beleuchtung auf die Präferenzen zu ermitteln.

2. Material und Methoden

2.1. Attrappenherstellung und -kontrolle

Für die Herstellung der Blütenattrappen wurden die konisch strukturierten Oberflächen der Oberseite der Blütenblätter von einer Rose (*Rosa* sp.) genutzt. Die Rückseite der Blütenblätter besitzt im Gegensatz zu der Vorderseite eine glatte Epidermis, welche zum Vergleich der spektralen Reflexion der Attrappen und natürlichen Blütenblattoberflächen genutzt wurde. Die Blütenblätter waren für die Herstellung der Attrappen ausreichend groß und die Blüten wurden von Honigbienen als Nahrungsquelle genutzt.

An die Attrappen, die für die Wahlversuche gebraucht wurden, wurden besondere Anforderungen gestellt. Sie mussten aus einem einfach zu verarbeitenden, kontrolliert anzufärbenden und widerstandsfähigen Material sein (Abb. 1). Die Abbildung der Oberfläche eines Blütenblattes von *Rosa* sp. durch ein Silikon-/Epoxid-Abformverfahren ermöglichte eine detailgenau imitierte Oberflächenstruktur der Attrappen bei einheitlicher Pigmentierung. Gustatorische und olfaktorische Reize, welche das Wahlverhalten der Versuchstiere beeinflussen, wurden durch die künstlichen Blütenattrappen aus Epoxidharz ausgeschlossen. Zur Herstellung der konisch strukturierten und glatten Attrappen mit einem Durchmesser von 40 mm und einer Dicke von 5 mm musste die abzuformende Oberfläche trocken und staubfrei sein, um die Bildung von Artefakten zu verhindern.

In eine Glas-Petrischale mit einem Durchmesser von 80 mm und einer Höhe von 50 mm wurde eine kleinere Petrischale (SPL, Tissue Culture Dish, 35 x 10 mm) mit doppelseitigem Klebeband der Firma Tesa

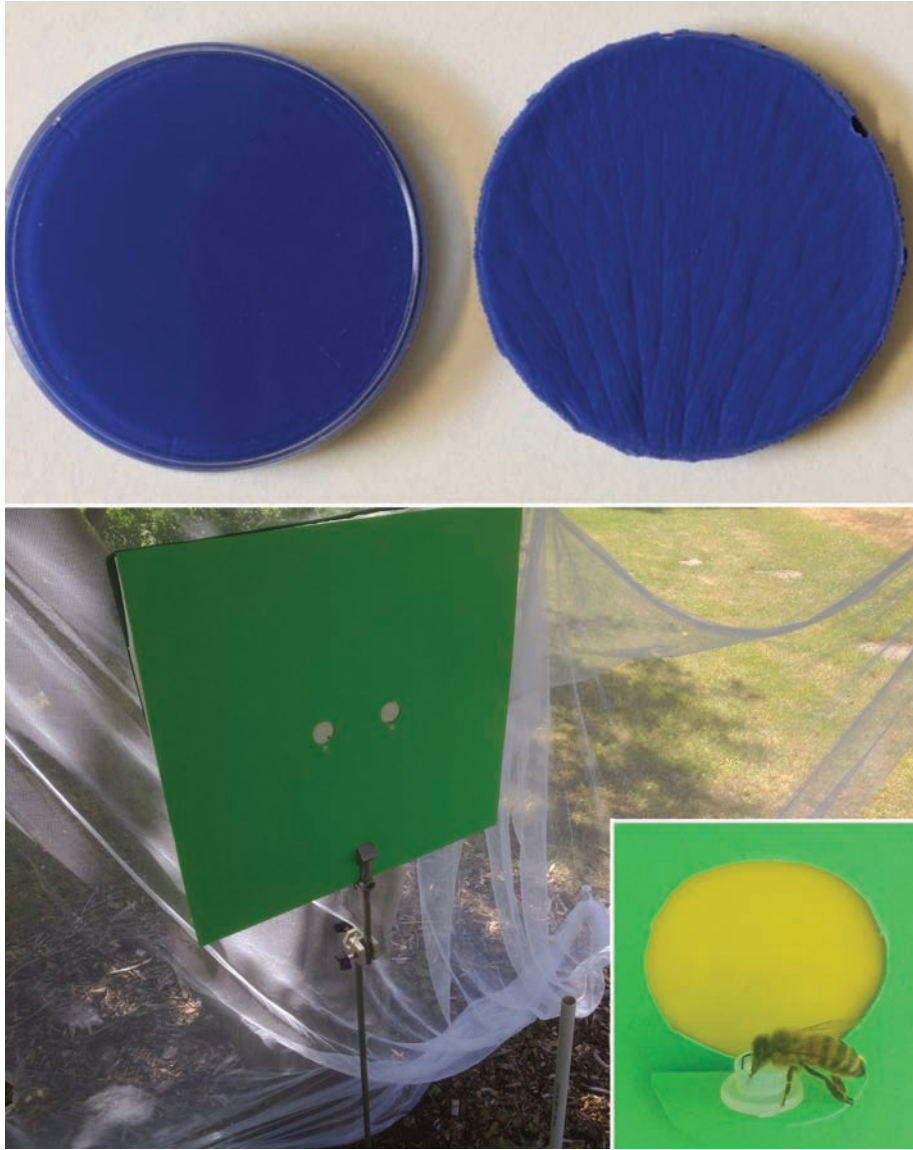


Abb. 1: Attrappen für die Wahlversuche mit verschiedenen Oberflächenstrukturen (oben links glatt, rechts konisch). Versuchsaufbau am schattigen Standort (unten). Honigbiene bei der Nahrungsaufnahme auf der Landeplattform mit Zuckerlösung vor einer gelben, glatten Attrappe im Hintergrund (Inset).

Fig. 1: Epoxy casts for the choice experiment with differently structured surface (top left smooth, right conical). Experimental board at the shady test site (bottom). Honeybee drinking sugar solution at the landing site in front of a yellow, smooth epoxy cast (inset).

(tesafix® 51570) mit der Öffnung Richtung Boden geklebt. Auf der kleineren Petrischale wurde ebenfalls mit doppelseitigem Klebeband das Petalum mit der konisch strukturierten Epidermis nach oben aufgeklebt. Anschließend wurde die Form mit dem additionsvernetzenden 2-Komponenten-Silikonkautschuk (TFC Silikonkautschuk Typ 1 Abformsilikon weich 1:1 NV), der Firma Trollfactory ausgegossen. Dieses Silikon besitzt die Eigenschaften, dass es bei Raumtemperatur vulkanisiert, eine Topfzeit von 6-8 min besitzt und nach ca. 40 min bereits ausgehärtet ist. Des Weiteren bleibt das Vulkanisat dimensionsstabil, was sich positiv auf die Abbildungsleistung auswirkt. Für die Anfertigung der Attrappe mit der glatten Oberfläche diente die glatte Rückseite der Petrischale.

Nach der Aushärtung wurden die fertigen Negativformen vorsichtig mit Hilfe eines Spatels aus den Glas-Petrischalen entfernt und von den Resten des Klebebandes und des Petalums mit einer Pinzette gesäubert, ohne die Oberfläche des Silikons zu beschädigen.

Für die Herstellung der Attrappen, die ein Positiv der Ausgangsoberfläche sind, wurden das Epoxidharz 4305 und der Härter 313 der Firma DDComposite verwendet. Diese 2-Komponentensysteme zeichnen sich durch die Aushärtung bei Raumtemperatur (21 °C) aus, welche nach 24 h abgeschlossen ist. Ein weiterer Vorteil dieser Epoxidharzkomposition ist die gute Anfärbung mit hochkonzentrierten Pigmentpasten (DDComposite, Ultramarinblau, RAL 5002), die lange Topfzeit von 40 min der gemischten zwei Komponenten sowie die niedrige Viskosität von <950 mPas.

Die drei Bestandteile wurden im Gewichtsverhältnis 100/50/10 (Epoxidharz/Härter/Pigmentpaste) durch Abwiegen mit einer Feinwaage (SARTORIUS GmbH, Göttingen, Typ H120) in einem 50 ml Falcon-Tube gemischt. Sorgfältiges, langsames Rühren mit einem Spatel verhinderte Lufteinschlüs-

se im Harz. Anschließend wurde das homogene Gemisch zu je 5 g Epoxidharz in die Silikonformen gegeben. Dies sorgt für eine gleiche Dicke der ausgehärteten Attrappen. Nach der Aushärtung (24 h) in einem geschlossenen Abzug wurden die Attrappen vorsichtig aus den Formen entfernt.

Auf diese Weise wurden nach dem beschriebenen Prozess mit den gleichen Formen jeweils zehn glatte und konisch strukturierte Attrappen hergestellt.

2.2. Spektrophotometrische Vermessung

Das Spektrophotometer misst die spektrale Reflexion einer Oberfläche in einem vorher eingestellten Winkel. Zu diesem Zweck wurde das verwendete Spektrophotometer (Ocean Optics, USB 4000, Lichtquelle UV-VIS-NIR LIGHTSOURCE, Ocean Optics, DH-2000-BAL) mit einem Hell- und einem Dunkelstandard aus Teflon (LABSPHERE, Reflection Standard) kalibriert. Gemessen wurde in zwei verschiedenen Winkeln (45° und 90°) zwischen der Lichtquelle und der Oberfläche, um auch verschiedene Anflug- und Betrachtungswinkel der Honigbienen vergleichen zu können. Sowohl die Strukturen der künstlichen glatten und konischen Attrappen als auch die Oberflächen des natürlichen Blütenblattes von *Rosa* sp. wurden vermessen.

2.3. Bestimmung der spektralen Reinheit der Attrappen

Zur Analyse der spektralen Reinheit des Farbsignals der glatten und konisch strukturierten Attrappen wurden diese spektrophotometrisch vermessen und über die Reflexionswerte die Farbloci im Farbhexasagon (CHITTKA 1992) geplottet. Das Farbhexasagon mit dem speziesspezifischen Spektralfarbenzug für *Apis mellifera* ist ein Modell zur Darstellung der bienensubjektiven Farbwahrnehmung. Es basiert auf

der kalkulierten Erregung der drei Photorezeptortypen, die in einem Winkel von 120° aufgetragen sind. Die Sensitivität der Photorezeptorzellen von *Apis mellifera* (PEITSCH et al. 1992), die Standardbeleuchtung durch Tageslicht D65 (WYSZECKI & STILES 1982) und die spektrale Reflexion des grünen Hintergrunds wurden für die Berechnung der relativen Erregung der Photorezeptoren durch das Farbsignal der Attrappen verwendet. Die Erregung der Photorezeptoren wird vektoriell addiert und kann Werte zwischen Null und Eins annehmen. Aus dem sich ergebenden Vektor und dem Mittelpunkt des Farbhexagons lässt sich ein Farbort im Hexagon bestimmen (CHITTKA 1992).

Die durch eine Linie verbundenen Farborte innerhalb des Farbhexagons stellen den an die Helligkeit des vorherrschenden Hintergrunds adaptierten Spektralfarbenzug für *A. mellifera* dar, auf dem die Farborte der monochromatischen Lichter mit der maximalen relativen spektralen Reinheit liegen (LUNAU et al. 1996; RHODE et al. 2013).

2.4. Untersuchung der Attrappenoberfläche mittels Rasterelektronenmikroskopie (REM)

Die Attrappen wurden auf metallene Objektträger geklebt, mit Gold besputtert und in einem Rasterelektronenmikroskop (LEO 1430 VP, ZEISS) bei 17 kV untersucht.

2.5. Wahlversuch mit Honigbienen

Die Dressur der Honigbienen geschah nach einer Methode, die bereits Karl von Frisch im Jahr 1965 beschrieb. Hierbei wurde auf einem Flugbrett, wenige Zentimeter vor der Flugöffnung des Bienenstocks, eine Futterstation aufgestellt, welche 50 ml einer 30 %igen Zuckerlösung beinhaltet. Von der Futterstation wurde mit Hilfe einer Pasteurpipette eine Tropfenspur zu dem Flugloch gelegt, welcher die Bienen nach zufälligem Kontakt folgten. Nachdem die

Honigbienen an der Futterstation ihren Honigmagen gefüllt hatten, kehrten sie zum Bienenstock zurück, um ihn zu entleeren. Bei einer ausreichend hohen Zuckerkonzentration wurde die Position der Futterquelle durch die Tanzsprache anderen Honigbienen mitgeteilt. Wenn ca. zehn Bienen gleichzeitig an der Futterstation Zuckerwasser aufnahmen, konnte sie um einige Zentimeter von ihrer bisherigen Position in Richtung des Versuchsortes bewegt werden. Anschließend wurde die Futterstation von dem Flugbrett auf einen direkt am Flugbrett stehenden Ständer verschoben. An diesem Punkt der Bienenendressur konnte die Entfernung, die bei dem schrittweisen Verschieben des Ständers mit der Futterstation zurückgelegt wurde, von 10 cm auf bis zu 3 m gesteigert werden, ohne dass eine Abnahme der Anzahl Zuckerwasser trinkender Bienen zu beobachten war. Insgesamt wurden so 35 m zum Ort des Wahlversuches zurückgelegt, wo die Konzentration der Zuckerlösung (von ca. 5 % bis 30 %) stetig an die Frequenz der Bienen an der Futterstation angepasst werden konnte.

Da eine einzelne Biene bis zu achtmal für eine Wahlentscheidung genutzt und eine Gesamtzahl von 40 Bienen getestet wurde, wurden die Bienen vor dem Wahlversuch individuell auf dem Thorax und dem Abdomen mit verschiedenen Farben schnell trocknenden Nagellackes markiert. Das Markieren erfolgte direkt nach der Landung, wenn die Bienen an der Futterstation zu trinken begannen.

Die Versuche wurden im Botanischen Garten der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf durchgeführt. Das Versuchszelt unter dem das Experiment durchgeführt wurde, bestand aus einem feinmaschigen Gazenetz. An den Standorten des Experimentes wurde das Netz über ein in den Boden gestecktes Steckrohrsystem gespannt. Es wurde so ein für Insekten eigenständig unzugänglicher Raum mit den Maßen 1,8 m x 1,5 m x 1,5 m (H x B x T) geschaffen, unter dem die Ver-

suchsapparatur aufgebaut werden konnte. Die Versuchsapparatur bestand aus einem 50 cm x 50 cm (L x B) großen Stück vertikal aufgestellter grüner Pappe (HKS 64N) auf einem ebenso großen Stück Styrodur (BASF). In den Hintergrund wurden mittig horizontal zwei Löcher gestanzt, in welche die Attrappen gesteckt werden konnten. Die Belohnung, welche eine Biene nach einer Wahlentscheidung erhielt, wurde auf einer Landeplattform unterhalb der beiden Attrappen angeboten (Abb. 1). Der Aufbau der Landeplattform, die aus einem rechtwinklig geknickten runden Stück Pappe, einem Eppendorfgefäßdeckel und einer Klettbefestigung bestand, ermöglichte eine regelmäßige Auswechslung, um die Beeinflussung der Bienen durch olfaktorische Fußabdrücke (WITJES & ELTZ 2007) zu unterbinden.

Bevor der Wahlversuch stattfinden konnte, mussten die Bienen die Attrappen als eine potentielle Futterquelle kennen lernen. Zu diesem Zweck wurde den zwei Wahldurchgängen für jede Biene ein Trainingsdurchlauf vorgeschaltet. Von den 40 Bienen wurden 20 auf die Fütterung an glatten Attrappen und 20 auf die Belohnung an konisch strukturierten Attrappen trainiert. Dadurch konnten Unterschiede in der Präferenz der Attrappen zwischen den unterschiedlich trainierten Bienen als eine spontane Präferenz für eine der Oberflächen gewertet werden. Das Training begann mit dem Abfangen einer zuvor markierten und an der Futterstation trinkenden Biene mit einem Plexiglasbehälter mit einem Durchmesser von ca. 4 cm, mit welchem die Biene zu der Versuchsapparatur transportiert wurde. Dort wurde die Biene mit Hilfe einer Mikropipette mit 10 µl einer 30 %igen Zuckerlösung angefüttert und auf eine der beiden Landeplattformen der Attrappen überführt. Wurde die Belohnung aufgenommen und anschließend zwischen den beiden identischen Attrappen mindestens viermal hin und her gewechselt, wobei die Eppendorfgefäßdeckel nach jedem Wechsel

wieder aufgefüllt wurden, konnte die Biene wieder eingefangen und an der Futterstation freigelassen werden. Sie konnte zum Stock zurückkehren und ihren Honigmagen entleeren. Bei dem nächsten Besuch derselben Biene an der Futterstation konnte mit dem Wahlversuch begonnen werden.

Die zuvor in einem Trainingsdurchlauf trainierte Biene wurde mit dem Plexiglasbehälter wieder an der Futterstation abgefangen und zu der Versuchsapparatur gebracht. Dort wurde die Biene in dem festgelegten Abstand von 30 cm zu den Attrappen, welcher durch ein in den Boden gestecktes PVC-Rohr markiert wurde, freigelassen, um die Attrappen anzufliegen (Abb. 1). Der Abstand, in dem die Biene zu den Attrappen freigelassen wurde, ergab sich aus dem minimalen achromatischen Schwinkel von 5°, unter dem Attrappen über den Grünkontrast zum Hintergrund für die Bienen wahrnehmbar sind nach folgender Formel:

$$r = g/2 * \tan\left(\frac{\alpha}{2}\right)$$

r = Entfernung

g = Attrappendurchmesser

α = achromatischer Schwinkel

Daraus ergab sich ein maximaler Abstand von 34,4 cm, bei einem sichtbaren Attrappendurchmesser von 3,0 cm und einem achromatischen Schwinkel von 5°.

In der Versuchsanordnung wurden eine glatte und konisch strukturierte Attrappe gleichzeitig zur Wahl gestellt. Die Eppendorfgefäßdeckel auf den beiden Landeplattformen der Attrappen wurden mit 10 µl einer 30 %igen Zuckerlösung als Belohnung versehen. Jede der 40 Bienen wurde bis zu achtmal getestet. Da einige Bienen nicht kontinuierlich zum Versuchsort zurückkamen, wurde ein Gesamtstichprobenumfang von lediglich 260 Wahlentscheidungen statistisch ausgewertet. Die Entscheidung für eine Attrappe war gekennzeichnet durch eine Landung auf der Landeplattform und der Nahrungsaufnahme der Belohnung. Um Positionspräferenzen zu vermeiden, wurde

die Anordnung der Attrappen nach jeder Entscheidung verändert.

2.6. Radiometrische Vermessung der Versuchsumgebung

Bei der radiometrischen Vermessung der Versuchsumgebung wurde die spektrale Intensität des Lichtes mit Hilfe des JAZ-ULM-200 Radiometers der Firma Ocean Optics erfasst. Dies ist aufgrund des Einflusses der Umgebungsstrahlung auf die Wahlentscheidung der Bienen relevant, da sie das Medium des Informationsflusses zwischen Biene und Attrappe ist. Aus diesem Grund wurden die Wahlversuche an zwei Orten mit unterschiedlichen Lichtbedingungen durchgeführt. Es wurde ein sonniger Standort mit direktem, intensivem Lichteinfall und ein schattiger Standort mit diffusen Lichtbedingungen gewählt.

Der erste Versuchsort der Bienenwahlversuche befand sich im Schatten eines Baumes. Gemessen wurde um 12:00 Uhr MESZ. Der zweite Versuchsort befand sich ca. 15 m von dem ersten entfernt auf einem freiliegenden Feld ohne Schatten. Die radiometrische Messung fand um 12:05 Uhr MESZ statt.

Montiert wurde das Radiometer auf einem Stativ, mit der Messöffnung zur Sonne ausgerichtet. Das Gerät wurde vor der Messung

zuerst einer Adaption an die Lichtverhältnisse unterzogen, bei der die Dauer des Messvorganges durch das Gerät bestimmt wurde. Anschließend erfolgte der Dunkelabgleich, bei dem die Verschlusskappe des Messkopfes geschlossen wurde. Danach wurde eine Echtzeitmessung vorgenommen. Gemessen wurde die absolute Zahl an auf den Sensor treffenden Photonen (in *counts*) in einem vorher durch die Adaption des Gerätes an die Lichtbedingungen festgelegten Zeitraum. Bei einem konstanten Spektrum erfolgte eine Sicherung der Daten auf einer SD-Karte. Das Auslesen der gesammelten Daten gelang mit Hilfe des Programmes Spectra Suite (Ocean Optics) und die graphische Darstellung mit Excel (MS Office 2010).

3. Ergebnisse

Die Überprüfung der Abbildungsleistung des Silikon-/Epoxid-Abdruckverfahrens durch rasterelektronische Aufnahmen der Blütenblatt- und Attrappenoberfläche zeigt eine detailgenaue Übertragung der Oberflächenstruktur von dem Blütenblatt über das Silikon in das Epoxidharz (Abb. 2). Die Basis der Abdrücke der Epidermiszellen der Petalum-Oberfläche zeigt eine hexagonale Anordnung. Die Größe der Zellen reicht hierbei im basalen Durchmesser von 20 μm bis 35 μm . Es ist eine hohe, flächendeckende

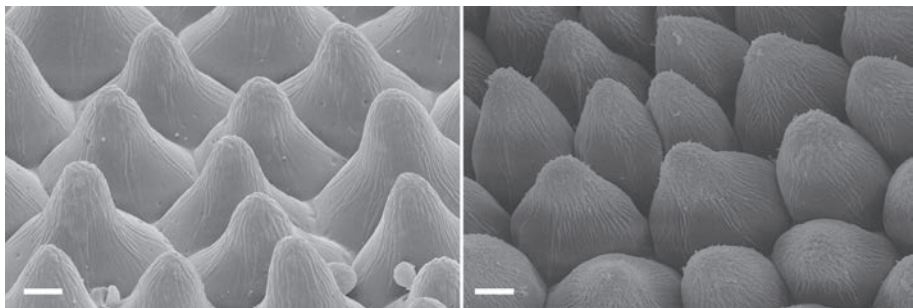


Abb. 2: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme der Oberfläche einer Attrappe mit konisch strukturierter Oberfläche (links) und der Oberfläche eines Petalums von *Rosa* sp. (rechts). Größenvergleich 10 μm .

Fig. 2: Scanning electron microscopy photo of the conical structured epoxy cast surface (left) and of the conical structured petal surface of *Rosa* sp. (right). Scale bar 10 μm .

Abbildungsleistung des Abdruckverfahrens zu erkennen, was beispielsweise an dem Ausbleiben von Fragmenten, Artefakten oder unklaren Zellkonturen deutlich wird.

Die Reflexionskurven der spektrophotometrischen Messungen des gelblichen Petalums von *Rosa* sp. zeigen bei einem Messwinkel von 45° eine stärkere Reflexion im langwelligeren Bereich der Vorderseite im Vergleich zur glatteren Rückseite und bei 90° eine stärkere Reflexion im kurzwelligen Bereich der Rückseite im Vergleich zur Vorderseite (Abb. 3). Die Reflexionskurven der spektrophotometrischen Messungen der blauen Blütenattrappen zeigen bei einem Messwinkel

von 45° einen ähnlichen Verlauf, während die glatte Blütenattrappe (Messwinkel 90°) eine weitaus höhere Reflexion im gesamten Wellenlängenbereich aufweist im Vergleich zur Blütenattrappe mit dem Replikat der Rosenblütenblattoberfläche (Abb. 4).

Die Berechnung der Farbborte der konisch und glatt strukturierten Attrappen und deren Darstellung in dem Farbhexagon zeigen deutliche Unterschiede in der von der Biene wahrgenommenen spektralen Reinheit der Attrappenfarben und der Winkelabhängigkeit dieses Farbsignals. Die Farbborte der Attrappenfarben, errechnet aus den gemessenen spektrophotometrischen

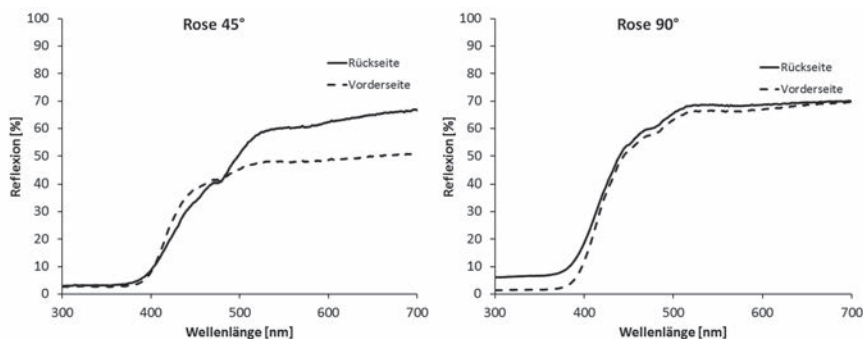


Abb. 3: Spektrale Reflexion der reflexionsgoniometrischen Vermessung der Petalum-Oberfläche von *Rosa* sp. in einem 45° Winkel (links) und 90° Winkel (rechts).

Fig. 3: Spectral reflectance of the goniospectrophotometric recording of the petal surface of *Rosa* sp. in an angle of 45° (left) and in an angle of 90° (right).

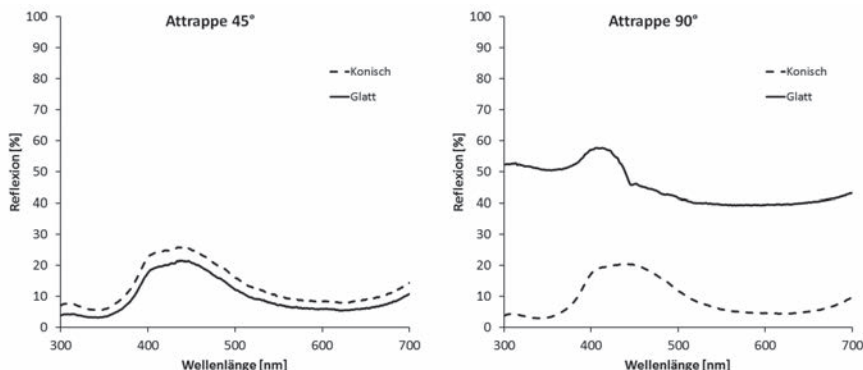


Abb. 4: Spektrale Reflexion der reflexionsgoniometrischen Vermessung der Attrappenoberflächen in einem Winkel von 45° (links) und 90° (rechts).

Fig. 4: Spectral reflectance of the goniospectrophotometric recording of the surface of the epoxy casts in an angle of 45° (left) and in an angle of 90° (right).

Daten der Messungen bei 45°, zeigen einen ähnlichen Farbkontrast zum Hintergrund (Abb. 5). Die spektrale Reinheit (relative Werte zwischen 0 und 1) der glatten Attrappe ist mit einem Wert von 0,54 bei diesem Winkel nur geringfügig höher ist als die der konisch strukturierten Attrappe mit einem Wert von 0,51. Bei einem Messwinkel von 90° unterscheidet sich der Farbkontrast zum Hintergrund der beiden Attrappen stark und die spektrale Reinheit der Attrappe mit konischer Strukturierung liegt mit einem Wert von 0,76 weit über dem der glatten Attrappe mit 0,29 (Abb. 5).

Die mit einem Radiometer gemessenen natürlichen Lichtbedingungen zeigen Unterschiede in der Lichtintensität und Unterschiede in der spektralen Zusammensetzung des eingestrahlt Lichts am Versuchsstandort unter sonnigen und schattigen Bedingungen (Abb. 6). Am sonnigen Standort des Experimentes ist die Intensität

der Lichteinstrahlung, gemessen von 300 bis 700 nm, in dem Maximum bei 540 nm um das ca. 3,5-fache höher als bei den schattigen. Nach den Maxima beider Intensitätskurven fällt die Intensität stetig ab.

Die Wahlversuche ergaben, abhängig von den Lichtbedingungen (Schatten, Sonne) und dem vorangegangenen Training der Bienen, unterschiedliche Ergebnisse (Abb. 7). An dem schattigen Standort und mit einem Training auf konisch strukturierte Attrappen wurden in 68 % der Fälle von insgesamt 71 Anflügen zehn verschiedener Bienen Attrappen mit konisch strukturierten Oberflächen bei der Wahlentscheidung gegenüber solchen mit glatten bevorzugt. Die Präferenz von konischen Oberflächen ist unter diesen Bedingungen hochsignifikant (normalverteilte Daten; Student's t-test; $p = 0,0003$). Das Training auf glatte Oberflächen von zehn weiteren Bienen mit 58 Wahlentscheidungen ergab, dass an dem

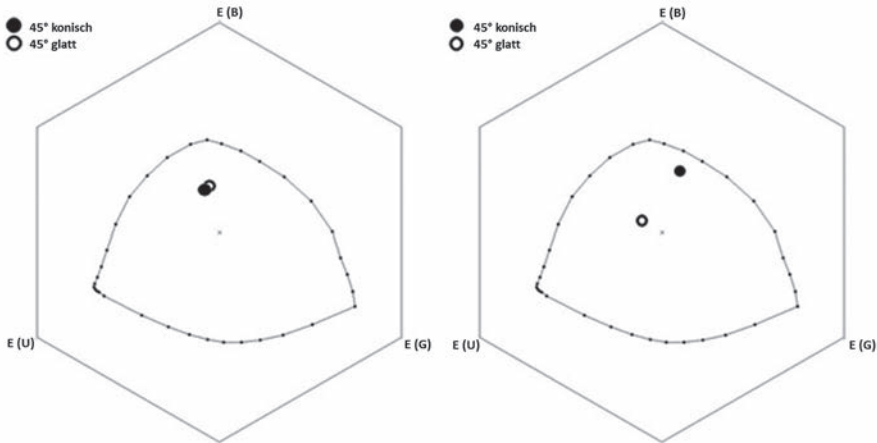


Abb. 5: Farborte der beiden Attrappen, glatt und konisch strukturiert, gemessen in einem 45°-Winkel (links) und einem 90°-Winkel (rechts) im Farbhexagon nach CHITTKA (1992). Der Berechnung der Erregungswerte liegen die Rezeptorempfindlichkeitskurven von *Apis mellifera* (PETTSCH et al. 1992), der hellgrüne Versuchshintergrund und die Standardbeleuchtung Tageslicht D65 (WYSZECKI & STILES 1982) zugrunde.

Fig. 5: Color loci of the epoxy casts, smooth and conically structured, in an angle of 45° (left) and 90° (right) in a color hexagon according to CHITTKA (1992). The calculation of the excitation values is based on the spectral sensitivity curve of the photoreceptors of *Apis mellifera* (PETTSCH et al. 1992), the green experiment background, and the standard illumination Daylight D65 (WYSZECKI & STILES 1982).

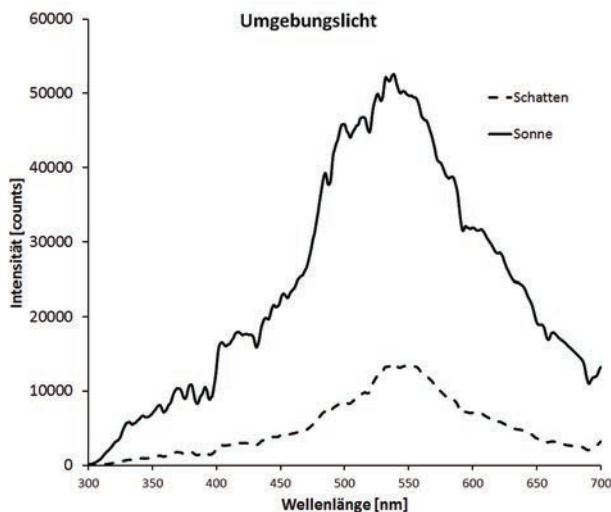


Abb. 6: Verteilung des Lichtspektrums, gemessen in „counts“ der Photonen, an unterschiedlichen Standorten des Versuchs (Schatten und Sonne).

Fig. 6: Spectral light distribution measured in photon counts at the different test sites (shady and sunny).

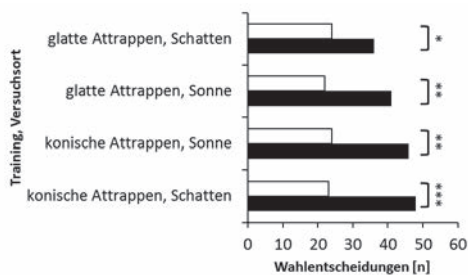


Abb. 7: Wahlentscheidungen von *Apis mellifera* im Zweifachwahlversuch unter verschiedenen natürlichen Lichtbedingungen (sonnig, schattig) und nach unterschiedlicher absoluter Konditionierung: Training auf konisch strukturierte (dunkle Säulen) und Training auf glatte Attrappen (helle Säulen). Signifikanzniveaus: $p \leq 0,001 \triangleq ***$, $p \leq 0,01 \triangleq **$, $p \leq 0,05 \triangleq *$; Signifikanztests: Mann-Whitney-U-Test, t-Test.

Fig. 7: Choices of *Apis mellifera* in the dual choice experiment under different natural light conditions (sunny, shady) and with different absolute conditioning: training to conically structured (dark columns) and training to smooth epoxy casts (light columns). Levels of significance: $p \leq 0.001 \triangleq ***$, $p \leq 0.01 \triangleq **$, $p \leq 0.05 \triangleq *$; statistical tests: Mann-Whitney-U-Test, t-Test.

schattigen Standort zu 60 % Attrappen mit konischen Oberflächen von den Bienen gegenüber solchen mit glatten bevorzugt gewählt wurden. Unter diesen Bedingungen ist eine signifikante Präferenz von konisch strukturierten Attrappen zu beobachten (Student's t-test; $p = 0,04$).

Die Auswertung der Wahlentscheidungen am sonnigen Standort ergibt, dass nach dem Training auf konisch strukturierte Attrappen die Bienen Attrappen mit konisch strukturierter Oberfläche zu 66 % (nicht normal verteilte Daten; Mann-Whitney-U-Test; $p = 0,003$) und nach dem Training auf glatte

Attrappen ebenfalls Attrappen mit konisch strukturierter Oberfläche zu 65 % (Mann-Whitney-U-Test; $p = 0,005$) gegenüber Attrappen mit glatter Oberfläche bevorzugten.

4. Diskussion

Die Attrappen, hergestellt mit einem Silikon-/Epoxidharzverfahren, beeinflussen durch ihre Mikrostrukturierung das optische Signal und simulieren die Oberflächenstruktur eines Petalums (WHITNEY et al. 2009b). Durch die niedrige Viskosität des Silikons und des Epoxidharzes ist eine detailgetreue Abbildungsübertragung von dem Petalum auf die Attrappen möglich (GREEN & LINSTED 1990); dies konnte durch REM-Aufnahmen bestätigt werden. Die Verwendung einer Negativform aus Silikon ermöglicht die mehrfache Herstellung von Attrappen mit identischer Oberflächenstruktur und somit die Nutzung dieser Strukturen für mehrere Experimente. Durch den Einsatz dieser Attrappen kann die Anzahl der Blütenstimuli (gustatorische, olfaktorische, optische) auf die optischen Effekte reduziert werden. Die kompakt gefärbten Attrappen ließen auch keine Transmission oder Rückstreuung des einfallenden Lichts zu, sodass auch diese Faktoren die Wahlentscheidungen der Bienen nicht beeinflussen konnten.

Durch den Vergleich der Anflughäufigkeit der Bienen an den Attrappen mit konischen Strukturen und Attrappen mit glatten Oberflächen aber gleicher Pigmentierung konnte eine signifikante Präferenz der Honigbienen für konisch strukturierte Oberflächen nachgewiesen werden und die anfangs aufgestellte Hypothese, dass Bienen eine Präferenz für konisch strukturierte Oberflächen auf Grund der höheren spektralen Reinheit des Farbsignals zeigen, bestätigt werden. Dieses Ergebnis wird von Untersuchungen unterstützt, bei denen Individuen der Dunklen Erdhummel (*Bombus terrestris*) auf eine Präferenz von Mixta-Mutanten im Vergleich zu Wildtypen des Löwenmäulchens *Antirrhinum*

majus getestet wurden (WHITNEY 2009b). Es wurde gezeigt, dass vertikal angebotene Blüten des Wildtyps aufgrund der vorhandenen, durch konische Zellen erzeugten Griffigkeit signifikant bevorzugt wurden. Unser Experiment mit *Apis mellifera* und Blütenattrappen zeigt, dass ein physischer Kontakt der Bienen zur Oberfläche für die Präferenz von konischen Strukturen nicht erforderlich ist, denn durch die Landung auf einer von den Attrappen unabhängigen Plattform konnte die Beeinflussung der Wahlentscheidungen der Honigbienen durch taktile Reize verhindert werden. Es kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, dass erfahrene Bienen die durch die konischen Zellen verursachte Farbveränderung wahrnehmen und sie als Hinweis auf eine griffige Oberfläche nutzen, welche das Festhalten erleichtert.

Die Veränderung des optischen Signals durch unterschiedliche Oberflächenstrukturen wurde bereits vielfach in Bezug auf den veränderten Strahlengang im Zusammenhang mit der Pigmentierung untersucht und aufgezeigt (NODA et al. 1994; GORTON & VOGELMANN 1996; GLOVER & MARTIN 1998; WHITNEY et al. 2009a, b; MILLER et al. 2009; WHITNEY et al. 2011b; PAPIOREK et al. 2014; GIKAS et al. 2015). Der Ansatz, dem wir in diese Arbeit gefolgt sind, ist im Unterschied zu früheren Arbeiten der, dass die unterschiedliche Strukturierung der Oberfläche die spektrale Reinheit des optischen Signals beeinflusst. Die Bedeutung der spektralen Reinheit in der Wahrnehmung von Insekten wurde bereits mehrfach von LUNAU (1990, 1993a, b, 1997) beschrieben. Die Ergebnisse dieses Experimentes bestätigen erneut die Präferenz von Bienen für Farben höherer spektraler Reinheit. Da die konische Form der Epidermiszellen nicht nur das optische Signal beeinflusst, sondern auch die Griffigkeit, die Temperatur, die Benetzbarkeit durch Wasser und die Stabilität der Petalen, ist das Vorkommen konischer epidermaler Mikrostrukturen bei über 80 % der Angiospermen vermutlich auf ein oder mehrere

der genannten Eigenschaften zurückzuführen (KAY et al. 1981; GLOVER & MARTIN 1998; WHITNEY et al. 2009b, c, 2011a, b).

Das Experiment dieser Arbeit beschränkte sich auf die Untersuchung der Reflexion durch Grenzflächeneffekte, die durch die konische Strukturierung beeinflusst werden. Das optische Signal von Blütenblättern wird von einer Vielzahl verschiedener Einflussgrößen gebildet, sodass neben der Lichtreflexion an Mikrostrukturen der Epidermis weitere Parameter untersucht werden müssen. Dazu gehört die Lichtbrechung und Rückreflexion des in das Blattgewebe eintretenden Lichts durch Zellbestandteile (VAN DER KOOI et al. 2014). Dieses Zurückwerfen von Licht kann das optische Signal der Blüte begünstigen, da es ansonsten als transmittiertes Licht für das für Bestäuber wichtige optische Signal verloren wäre. Auch Licht, welches vom Hintergrund der Blüte reflektiert wird, kann durch die Blütenblätter transmittiert werden und auf der Vorderseite als optisches Signal austreten. Das Verhältnis zwischen der Transmission, Absorption und Reflexion des Lichtes auf bzw. in einem Petalum kann Aufschluss über die jeweilige Gewichtung in dem optischen Signal der Blüte für den Bestäuber geben (VAN DER KOOI et al. 2014).

In Bezug auf die Reflexion des Lichtes konnte eine Winkelabhängigkeit der unterschiedlichen Reflexion glatter und konisch strukturierter Oberflächen nachgewiesen werden. Glatte Oberflächen zeigen eine stärker winkelabhängige Reflexion, die bis hin zur Spiegelreflexion des einfallenden Lichtes reicht und so das Farbsignal negativ beeinflussen kann. Im Vergleich dazu bewirkt die Form der konischen Strukturierung durch die unebene Oberfläche eine diffuse Reflexion unter vielen verschiedenen Winkeln sowie eine Streuung des Lichtes in Richtung Blattgewebe und somit in Richtung der Pigmente. Weiter wird durch die konische Strukturierung eine Spiegelreflexion verhindert. Dadurch ist auch

unter verschiedenen Betrachtungswinkeln ein konstantes Farbsignal vorhanden. Bei einer glatten Oberfläche hingegen wird ein großer Teil des eintreffenden Lichtes direkt reflektiert und gelangt nicht zu den Pigmenten, ist also für das Farbsignal verloren. Diese Gesamtreflexion über das Spektrum nimmt bei glatten Oberflächen und steileren Winkeln bis 90° stark zu. Dadurch wird die spektrale Reinheit des optischen Signals verringert, was die Attraktivität der Blüte auf den Bestäuber vermindert. Zudem erscheint das Farbsignal glatter Strukturen unter verschiedenen Betrachtungswinkeln weniger konstant als das von konischen, sodass eine Wiedererkennung für anfliegende Bestäuber erschwert wird (WHITNEY et al. 2016). Dadurch, dass Bienen ihre Vorerfahrung in Entscheidungen mit einfließen lassen, wäre eine Analyse der zur Zeit des Experimentes im Botanischen Garten blühenden Pflanzen interessant gewesen. Möglicherweise besitzen die Petalen der zu dieser Zeit blühenden Pflanzen ebenfalls konische Epidermisstrukturen, sodass hieraus die in den Wahlversuchen herausgestellte Präferenz der Honigbienen zu erklären wäre. Andernfalls könnte das Experiment für einen Vergleich mit blütennaiven Honigbienen durchgeführt werden.

Danksagung

Wir danken Herrn STEFFEN KÖHLER für die Unterstützung bei der Arbeit am Rasterelektronenmikroskop und Herrn ANDREAS FISCHBACH für die Bereitstellung von Untersuchungsflächen im Botanischen Garten der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf.

Literatur

- BURGER, H., DÖTTERL, S., & AYASSE, M. (2008): Importance of olfactory and visual cues of *Echium* for host-plant finding of the oligolectic bee *Osmia adunca* (Megachilidae). Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für

- allgemeine und angewandte Entomologie 16: 163-166.
- CHITTKA, L. (1992): The colour hexagon: a chromaticity diagram based on photoreceptor excitations as a generalized representation of colour opponency. *Journal of Comparative Physiology A* 170: 533-543.
- CHITTKA, L., & RAINE, N.E. (2006): Recognition of flowers by pollinators. *Current Opinion in Plant Biology* 9: 428-435.
- CHITTKA, L., FARUQ, S., SKORUPSKI, P., & WERNER, A. (2014): Colour constancy in insects. *Journal of Comparative Physiology A* 200: 435-448.
- DEWAN, R., FISCHER, S., MEYER-ROCHOW, V.B., ÖZDEMİR, Y., HAMRAZ, S., & KNIPP, D. (2011): Studying nanostructured nipple arrays of moth eye facets helps to design better thin film solar cells. *Bioinspiration & Biomimetics* 7, 016003.
- GIURFA, M., & MENZEL, R. (1997): Insect visual perception: complex abilities of simple nervous systems. *Current Opinion in Neurobiology* 7: 505-513.
- GIURFA, M., NUNEZ, J., CHITTKA, L., & MENZEL, R. (1995): Colour preferences of flower-naïve honeybees. *Journal of Comparative Physiology A* 177: 247-259.
- GKIKAS, D., ARGIROPOULOS, A., & RHIZOPOULOU, S. (2015): Epidermal focusing of light and modelling of reflectance in floral-petals with conically shaped epidermal cells. *Flora* 212: 38-45.
- GLOVER, B.J., & MARTIN, C. (1998): The role of petal cell shape and pigmentation in pollination success in *Antirrhinum majus*. *Heredity* 80: 778-784.
- GORTON, H.L., & VOGELMANN, T.C. (1996): Effects of epidermal cell shape and pigmentation on optical properties of *Antirrhinum* petals at visible and ultraviolet wavelengths. *Plant Physiology* 112: 879-888.
- GREEN, P.B., & LINSTED, P. (1990): A procedure for SEM of complex shoot structures applied to the inflorescence of snapdragon (*Antirrhinum*). *Protoplasma* 158: 33-38.
- GROTEWOLD, E. (2006): The genetics and biochemistry of floral pigments. *Annual Review of Plant Biology* 57: 761-780.
- 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. (1993a): Angeborene und erlernte Blütenerkennung bei Insekten. Ein entdecktes Geheimnis der Natur. *Biologie in unserer Zeit* 23: 48-54.
- LUNAU, K. (1993b): Interspecific diversity and uniformity of flower colour patterns as cues for learned discrimination and innate detection of flowers. *Experientia* 49: 1002-1010.
- LUNAU, K., & WACHT, S. (1997): Signalfunktion von Pollen. *Biologie in unserer Zeit* 27: 169-181.
- LUNAU, K., WACHT, S., & CHITTKA, L. (1996): Colour choices of naïve bumble bees and their implications for colour perception. *Journal of Comparative Physiology A* 178: 477-489.
- 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.
- MALOOF, J.E., & INOUE, D.W. (2000): Are nectar robbers cheaters or mutualists? *Ecology* 81: 2651-2661.
- MILLER, R., OWENS, S.J., & RØRSLETT, B. (2011): Plants and colour: Flowers and pollination. *Optics & Laser Technology* 43: 282-294.
- NODA, K.I., GLOVER, B.J., LINSTED, P., & MARTIN, C. (1994): Flower colour intensity depends on specialized cell shape controlled by a Myb-related transcription factor. *Nature* 369: 661-664.
- OSCHE, G. (1979): Zur Evolution optischer Signale bei Blütenpflanzen. *Biologie in unserer Zeit* 9: 161-170.
- PAPIOREK, S., JUNKER, R.R., & LUNAU, K. (2014): Gloss, colour and grip: multifunctional epidermal cell shapes in bee- and bird-pollinated flowers. *PLoS ONE* 9: e112013.
- PEITSCH, D., FIETZ, A., HERTEL, H., DE SOUZA, J., VENTURA, D.F., & MENZEL, R. (1992): The spectral input systems of hymenopteran insects and their receptor-based colour vision. *Journal of Comparative Physiology* 170: 23-40.
- STAVENGA, D.G., FOLETTI, S., PALASANTZAS, G., & ARIKAWA, K. (2006): Light on the moth-eye corneal nipple array of butterflies. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 273: 661-667.
- STEBBINS, G.L. (1970): Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 307-326.

- VAN DER KOOIJ, C.J., WILTS, B.D., LEERTOUWER, H. L., STAAL, M., ELZENGA, J.T.M., & STAVENGA, D.G. (2014): Iridescent flowers? Contribution of surface structures to optical signaling. *New Phytologist* 203: 667-673.
- VIGNOLINI, S., MOYROUD, E., GLOVER, B.J., & STEINER, U. (2013): Analysing photonic structures in plants. *Journal of the Royal Society Interface* 10: 20130394.
- VON FRISCH, K. (1965): *Die Tänze der Bienen*. Springer; Berlin, Heidelberg.
- WAKAKUWA, M., KURASAWA, M., GIURFA, M., & ARIKAWA, K. (2005): Spectral heterogeneity of honeybee ommatidia. *Naturwissenschaften* 92: 464-467.
- WHITNEY, H.M., KOLLE, M., ANDREW, P., CHITTKA, L., STEINER, U., & GLOVER, B.J. (2009a): Floral iridescence, produced by diffractive optics, acts as a cue for animal pollinators. *Science* 323: 130-133.
- WHITNEY, H.M., CHITTKA, L., BRUCE, T.J., & GLOVER, B.J. (2009b): Conical epidermal cells allow bees to grip flowers and increase foraging efficiency. *Current Biology* 19: 948-953.
- WHITNEY, H.M., FEDERLE, W., & GLOVER, B.J. (2009c): Grip and slip: mechanical interactions between insects and the epidermis of flowers and flower stalks. *Communicative & Integrative Biology* 2: 505-508.
- WHITNEY, H.M., POETES, R., STEINER, U., CHITTKA, L., & GLOVER, B.J. (2011a): Determining the contribution of epidermal cell shape to petal wettability using isogenic *Antirrhinum* lines. *PLoS One* 6: 17576-17576.
- WHITNEY, H.M., BENNETT, K.V., DORLING, M., SANDBACH, L., PRINCE, D., CHITTKA, L., & GLOVER, B.J. (2011b): Why do so many petals have conical epidermal cells? *Annals of Botany* 108: 609-616.
- WHITNEY, H.M., REED, A., RANDS, S.A., CHITTKA, L., & GLOVER, B.J. (2016): Flower iridescence increases object detection in the insect visual system without compromising object identity. *Current Biology* 26: 802-808.
- WIKSTRÖM, N., SAVOLAINEN, V., & CHASE, M. W. (2001): Evolution of the angiosperms-calibrating the family tree. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 268: 2211-2200.
- WIJES, S., & ELITZ, T. (2007): Influence of scent deposits on flower choice: experiments in an artificial flower array with bumblebees. *Apidologie* 38: 12-18.
- WYSZECKI, G., & STILES, W.S. (1982): *Color science: concepts and methods, quantitative data and formulae*. Wiley; New York.

BSc Michael Erkelenz
 MSc Saskia Wilmsen
 Prof. Dr. Klaus Lunau
 Institut für Sinnesökologie
 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: 2016

Band/Volume: [28](#)

Autor(en)/Author(s): Erkelenz Michael, Wilmsen Saskia, Lunau Klaus

Artikel/Article: [Präferenz von Honigbienen für Blütenattrappen in Abhängigkeit von deren Oberflächenstruktur. Preference for Artificial Flowers Dependent of its Microtexture in Honeybees 53-67](#)