Entomologie heute 31 (2019): 39-56

Einfluss der Symmetrie von Blütenattrappen auf das Anflugverhalten der Dunklen Erdhummel (*Bombus terrestris*)

Influence of Symmetry of Artificial Flowers on the Approach Behaviour of the Buff-tailed Bumblebee (*Bombus terrestris*)

Frederice Hilgendorf & Klaus Lunau

Zusammenfassung: Blütenpflanzen und Hummeln sind gleichermaßen aufeinander angewiesen. Hummeln benötigen den von den Blütenpflanzen produzierten Pollen und Nektar für sich und ihre Larven und bestäuben die Blüten beim Sammeln der Blütennahrung. Hummeln reagieren auf verschiedene olfaktorische und optische Signale von Blütenpflanzen, die sie dazu verleiten, bestimmte Blüten wiederholt anzufliegen oder zu meiden. Neben der Orientierung an Blütenfarbe und Blütenmalen zeigen Hummeln Präferenzen für die Symmetrieeigenschaften von Blüten, insbesondere für die Bilateralsymmetrie vertikal präsentierter Blüten. Durch Verändern der Symmetrieeigenschaften von zweidimenisonalen, vertikal präsentierten Blütenattrappen konnte gezeigt werden, dass die Symmetrieeigenschaften von flächigen Blütenattrappen deutlich Einfluss auf das Anflugverhalten der Hummeln nimmt; sie benötigten mehr Zeit, die asymmetrischen Blütenattrappen anzufliegen und stellten zu diesen deutlich mehr Antennenkontakte vor der Landung her. Zudem konnte nachgewiesen werden, dass die Asymmetrie der Blütenattrappen die Hummeln dazu verleitete, häufiger auf den Seitenkanten der Blütenattrappe statt auf der Unterkante zu landen. Durch Verändern der Ausrichtung von dreidimensionalen Blütenattrappen sollte festgestellt werden, ob Hummeln unterschiedlich reagieren, wenn ihnen die Blütenattrappen symmetrisch oder asymmetrisch aus ihrer Anflugposition erscheinen. Die Ergebnisse zeigten, dass die Hummeln beim Anflug an 3D-Blütenattrappen ihren Anflugwinkel entsprechend der Ausrichtung anpassen, jedoch bei einer Abweichung der Ausrichtung der 3D-Blütenattrappe von der Anflugrichtung von mehr als 50° erst bei einer kleineren Distanz; sie benötigen zudem mehr Zeit für ihren Anflug und stellen mehr Antennenkontakte her. Die Landeposition ist nicht abhängig von der Ausrichtung der 3D-Blütenattrappen. Die Ergebnisse lassen vermuten, dass die Symmetrieeigenschaften von Blüten deren Handhabung durch Hummeln verändert.

Schlüsselwörter: *Bombus terrestris*, optische Signale, Blütensymmetrie, Blütenattrappen, Anflugverhalten.

Summary: Flowering plants and bumblebees are interdependent on each other. Bumblebees need pollen and nectar produced by the flowers for themselves and their larvae. When collecting the floral rewards bumblebees pollinate the flowers. Bumblebees respond to various olfactory and visual signals from flowering plants, which entice them to approach or even avoid certain flowers. In addition to visual signals such as flower color and floral guides, bumblebees show innate preferences for the symmetry of flowers, particularly the bilateral symmetry of vertically presented flowers. By modifying the symmetry of plane, vertically presented artificial flowers it was shown that the asymmetry of plane artificial flowers significantly influenced the approach behavior of the bumblebees. They needed more time to land on the asymmetrical artificial flowers and made significantly more antennal contacts before landing. Furthermore, it was shown that the asymmetry of the artificial flower entices the bumble bees to land instead on the lower edge on the side edges of the artificial

flowers. In another experiment, the orientation of three-dimensional artificial flowers was varied in order to demonstrate if bumblebees respond differently when the three-dimensional appear bilateral symmetrical or not dependent from its approach direction. The results indicate that the bumblebees adjust their approach angle according to their orientation, but that the orientation of the 3D artificial flower over 50° only takes place at a smaller distance. The bumblebees needed more time for landing and made more antennal contacts to those artificial flowers, which were presented in an angle >50° towards the approach direction of the bumblebees. The landing position was independent of the orientation of the artificial flowers. Overall, the results suggest that the symmetry properties of flowers impacts the flower handling in bumblebees.

Keywords: *Bombus terrestris*, optical signals, flower symmetry, artificial flowers, approach behavior.

1. Einleitung

Zwischen Pflanzen und ihren Bestäubern besteht eine mutualistische Beziehung, die für beide Partner nicht nur vorteilhaft, sondern auch existenziell ist. Viele Angiospermen bzw. Blütenpflanzen zeichnen sich durch Selbstinkompatibilität aus. Dies bedeutet, dass sie eine Selbstbefruchtung verhindern, indem sie zwischen eigenem und Fremdpollen unterscheiden und genetisch ähnliche Pollenkörner abstoßen (SADAVA et al. 2011). Folglich sind diese Pflanzen auf eine Fremdbestäubung angewiesen, die Studien zufolge bei 90 % aller Nutzpflanzen durch Bienen erfolgt (OHL 2018). Zu den effektiven Bestäubern zählen Hummeln der Gattung *Bombus*, die sich aufgrund ihrer Leistungen und Vorteile hinsichtlich ihrer physiologischen Eigenschaften von anderen Bestäubern abheben. Hummeln zeichnen sich durch eine enorm hohe Sammelgeschwindigkeit aus, die bei 10 bis 20 besuchten Blüten pro Minute liegt und weitgehend unabhängig von den Wetterbedingungen erfolgt (GOULSON 2013), da sie zur Thermoregulation fähig und somit imstande sind, ihre Körpertemperatur aufrechtzuerhalten (HEINRICH 1979). Zudem sind sie in der Lage, auch komplex gebaute Blüten zu nutzen, um dort den Nektar zu sammeln (HEINRICH 1979). Einige Blütenpflanzen wie der Fingerhut (*Digitalis purpurea*), Läusekräuter der Gattung *Pedicularis* und Rotklee (*Trifolium pratense*) werden fast ausschließlich von Hummeln bestäubt (BEST & BIERZYCHUDEK 1981; RAO & STEPHEN 2009; LIANG et al. 2018). Bei dem Versuch, an den Nektar einer Blüte zu gelangen, werden die Hummeln oft am ganzen Körper mit Pollenkörnern bedeckt. Sie kämmen anschließend die Pollenkörner in das Körbchen am Hinterbein, sodass sie nicht mehr zur Bestäubung beitragen können (VON BUTTEL-REEPEN 1915). Beim nächsten Besuch einer Blüte werden dann einige der Pollenkörner, die meist noch an sogenannten „safe sites“ der Hummel haften, auf die Narbe der Blüte übertragen (SADAVA et al. 2011; KOCH et al. 2017).

Bei ihrem Anflug auf eine Blüte prüfen Hummeln aus geringer Entfernung anhand von Duftmarken von Vorbesuchern, ob ein Besuch lohnt (GIURFA & NÚÑEZ 1991; GOULSON et al. 2000; GAWLETA et al. 2005), bevor sie Antennenkontakt mit der Blüte herstellen oder ihren Anflug abbrechen (LUNAU et al. 1996). Ein geeigneter Ort für den Antennenkontakt ist für den erfolgreichen Zugang zur Blütenbelohnung nach der Landung wichtig. Viele Blütenpflanzen signalisieren daher mit Blütenmalen günstige Landeflächen (LUNAU & MAIER 1995; HEUSCHEN et al. 2005; REBER et al. 2016). Die größere spektrale Reinheit der Farbe der Blütenmale gegenüber der restlichen Blüte dient dabei den Hummeln zur Orientierung (LUNAU 1990). Sind keine Blütenmale vorhanden, wenden sich Hummeln der unteren, äußeren Kante zu (LUNAU et al. 2006). Hummeln reagieren nachweislich auch auf die Symmetrie von Blüten (GIURFA et al. 1996). Blütenpflanzen, die deutlich

häufiger von Hummeln als von anderen Bestäubern besucht werden, weisen oft zygomorphe oder bilateralsymmetrische (Heinrich 1979), aber auch asymmetrische Blüten auf (Koeman-Kwak 1973), wie sie bei *Pedicularis* zu finden sind (Heide-Jørgenson 2008). Monosymmetrische Blüten weisen nur eine einzige Spiegelachse auf und sind meist vertikal ausgerichtet (Neal et al. 1998; Endress 2001), sodass sie beim Anflug bilateralsymmetrisch erscheinen. Bilateralsymmetrische Blüten können nur aus einer Richtung angeflogen werden, während radiärsymmetrische (polysymmetrische) Blüten mehrere Spiegelachsen haben und vielfach horizontal ausgerichtet sind, sodass sie aus vielen Anflugrichtungen gleich aussehen. Hummeln können die Symmetrie einer Blüte als Merkmal identifizieren und erlernen (Giurfa et al. 1996; Rodríguez et al. 2004). Die Wahrnehmung einer Symmetrieachse könnte daher für Hummeln ein geeignetes Signal für den Beginn des Landeanflugs sein.

Diese Studie untersucht, wie sich das Anflugverhalten von Hummeln verändert, wenn die Symmetrieeigenschaften einer Blütenattrappe verändert werden. Ziel des ersten Experiments war es herauszufinden, wie stark sich das Anflugverhalten von Hummeln (*Bombus terrestris*) auf symmetrische und asymmetrische Blütenattrappen voneinander unterscheidet und ob Hummeln aufgrund ihrer Symmetrie-Präferenzen asymmetrische Blütenattrappen aus einem Winkel anfliegen, sodass diese ihnen symmetrischer erscheinen. Überprüft wurde dies mithilfe von fünf Blütenattrappen in einer Dreiecksform, von denen eine symmetrisch war und vier weitere eine asymmetrische Form aufwiesen, indem die Symmetrieachse jeweils nach rechts und links verschoben wurde. Das erste Experiment diente zur quantitativen Erfassung des Anflugverhaltens, wobei Anflugwinkel in verschiedenen Entfernungen von der Blütenattrappe, Zahl der Antennenkontakte mit der Blütenattrappe und Ort der Landung protokolliert wurden. Zudem wurde die Hypothese getestet, dass die Stärke des Grads der Asymmetrie der Blütenattrappe den Winkel vorhersagt, aus dem die Hummeln die Blütenattrappe anfliegen. Außerdem wurde die Hypothese getestet, dass Hummeln mehr Zeit benötigen, um auf einer asymmetrischen als auf der symmetrischen Blütenattrappe zu landen.

Ziel des zweiten Experiments war es, zu untersuchen, wie Hummeln sich verhalten, wenn sie während ihres Anflugs auf eine dreidimensionale Blütenattrappe diese nicht frontal betrachten können und ob sie sich aufgrund dessen neu orientieren, sodass sie die 3D-Blütenattrappe von ihrer Vorderseite, aus der sie ihnen symmetrisch erscheint, anfliegen. Dazu wurde eine bilateral-symmetrische 3D-Blütenattrappe konstruiert, die unterschiedlich ausgerichtet wurde und der Anflug der Hummeln in gleicher Weise wie auf die 2D-Blütenattrappe protokolliert.

2. Material und Methoden

2.1. Haltung der Hummeln

Die Versuche wurden mit der Dunklen Erdhummel, *Bombus terrestris*, durchgeführt. Das Nest befand sich in einer 30 x 20 x 26 cm (B x L x H) großen Nestbox, die durch einen 77 cm langen, permanent geöffneten Tunnel an eine Flugbox angeschlossen war. Die Maße der Flugbox betrugen 80 x 80 x 100 cm (B x L x H). Die Decke der Flugbox war ein 90 x 90 cm großes Acrylnetz, das unter einem Metallrahmen festgeklemmt war. Der Metallrahmen war mit einer 70 cm langen Metallstange versehen, an der ein Plastikgefäß mit 20%iger Zuckerlösung gehängt war, die über einen langen Baumwollfaden den Hummeln zugänglich gemacht wurde. Diese Vorrichtung hat den Vorteil, dass die Hummeln die Zuckerwasserlösung nur im Flug erreichen können.

Zusätzlich zu den 45 ml der 20%igen Zuckerlösung erhielten die Hummeln täglich ein Schälchen mit Pollen, das ihnen direkt ins Nest gegeben wurde.
Das Volk wurde ausschließlich im Versuchsraum gehalten, in dem zudem sowohl das Training als auch die Experimente stattfanden. Sie besaßen somit außerhalb des Versuchsraums keinerlei Sammelerfahrung, sondern nur die innerhalb der Flugbox an dem Zuckerwasserspender. Somit waren die Hummeln von äußerlichen Einflüssen wie der Jahreszeit, Wetterbedingungen und der Tageszeit abgeschirmt, sodass der Tag-Nacht-Rhythmus von *B. terrestris* durch eine Zeitschaltuhr reguliert wurde, die die Tageslichtlampen um 10:30 Uhr an- und um 18:30 Uhr wieder ausschaltete.

2.2. Versuchsaufbau

2.2.1. Erstes Experiment: Dreieckige 2D-Blütenattrappen

Im Versuchsraum, in dem sich auch das Hummelvolk befand, wurde ein Fliegennetz gespannt, das eine Fläche von 100 x 120 x 180 cm (B x L x H) abdeckte. Unter dem Netz auf einem 80 cm hohen Tisch wurde an der Wand eine 60 x 50 cm große, graue Styroporplatte als Hintergrund für die Blütenattrappe befestigt. Ein 20 x 20 cm großer Spiegel wurde über der oberen Kante der Styroporplatte so angebracht, dass auf Videoaufnahmen aus der Anflugposition zugleich der Anflug der Hummel von oben und von hinten dokumentiert wurde. In die Styroporplatte wurde ein 1 cm großes Loch gebohrt, in das ein 3 cm langes Acrylröhrchen gesteckt wurde, das am vorderen Ende einen konkaven Aufsatz aufwies, der sowohl zur Befestigung der Blütenattrappe als auch als Spender der Zuckerlösung diente. Alle Blütenattrappen wiesen eine 0,5 cm große Öffnung auf, um diese an dem konkaven Aufsatz befestigen zu können (Abb. 1, 2). Für das Training wurde eine 3 cm im Durchmesser große, runde Blütenattrappe verwendet, die der Versuchsattrappe nur in der blauen Farbe glich. Das erste Experiment umfasste insgesamt fünf dreieckige Blütenattrappen: Die symmetrische Attrappe wies eine Breite von 9 cm und eine Höhe von 8 cm auf. Die Symmetrieachse war zugleich die Mittelachse, sodass der Abstand von dieser zur linken und rechten Ecke jeweils 4,5 cm betrug (Abb. 1). Zwei Attrappen wiesen eine Verschiebung ihrer Symmetrieachse von 1 cm (22%ige Verschiebung) nach rechts bzw. nach links auf, sodass die Blütenattrappen asymmetrisch waren (Abb. 1). Zwei weitere asymmetrische Blütenattrappen wiesen eine Verschiebung ihrer Symmetrieachse von 2 cm (44%ige Verschiebung) nach rechts oder nach links auf (Abb. 1). Während der Abstand von den beiden äußeren Ecken zur Symmetrieachse verändert wurde, betrug der Abstand zur Mittelachse bei allen fünf Attrappen 4,5 cm. Als Material für sowohl die Trainingsattrappe als auch die Versuchsattrappe diente blaues Moosgummi.

2.2.2. Zweites Experiment: 3D-Blütenattrappe

Das zweite Experiment fand unter ähnlichen Versuchsbedingungen statt. Der Spiegel ermöglichte es, den genauen Winkel, aus der die Hummeln die Blütenattrappe anflogen, in den Videoaufzeichnungen zu bestimmen. Eine 60 cm x 50 cm große Styroporplatte wurde flach auf den Tisch platziert, an die die Vorrichtung mit der Blütenattrappe gesteckt wurde (Abb. 2).
Die Vorrichtung bestand aus einem runden Fuß und einem Ständer mit Bohrung zur Aufnahme des Stiels einer Blütenattrappe. Die 3D-Trainingsattrappe war rund und trichterartig und wies in der Mitte ein Ø 0,5 cm großes Loch auf, in dem sich ein Plastikgefäß mit der Zuckerlösung befand. Die 3D-Blütenattrappe bestand aus einer 1,5 cm langen Röhre (Ø 2,3 cm), zwei blauen Lippen und dem Blütenboden (Abb.

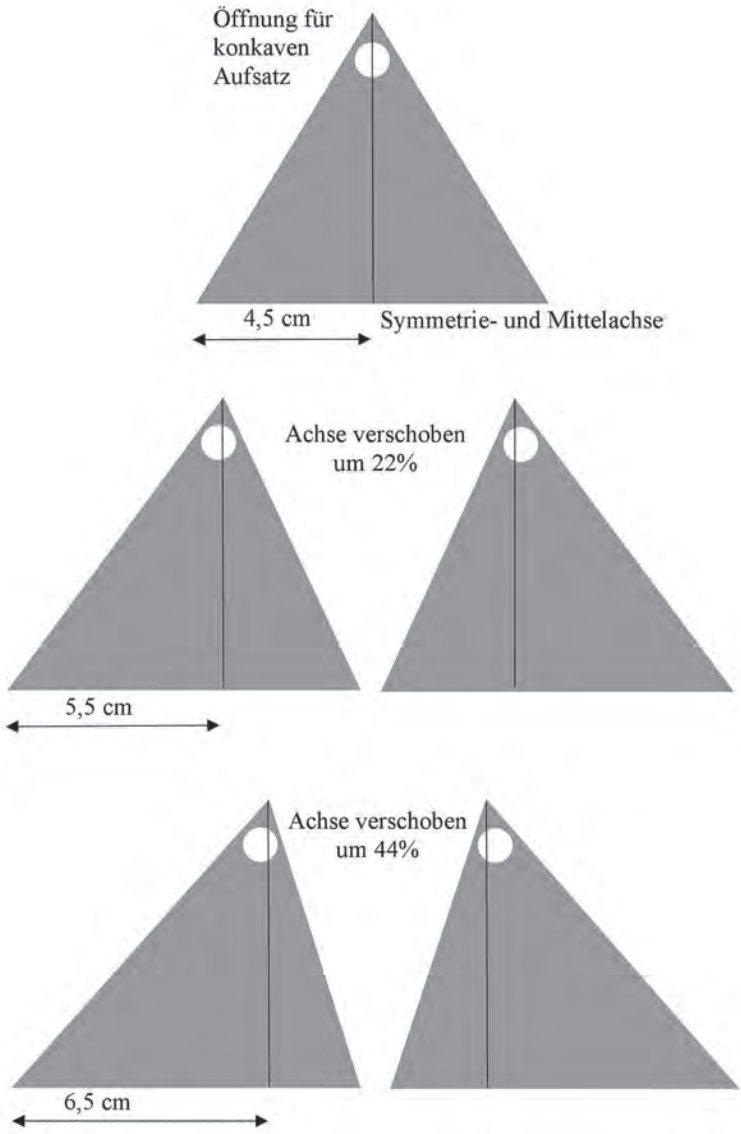

Abb. 1: Oben: Symmetrische, dreieckige 2D-Blütenattrappe. An der oberen Ecke befindet sich die Öffnung, um den konkaven Aufsatz befestigen zu können. **Mitte:** Asymmetrische, dreieckige 2D-Blütenattrappen mit um 22 % und 1 cm nach rechts oder links verschobener Symmetrieachse. **Unten:** Asymmetrische, dreieckige 2D-Blütenattrappen mit um 44 % bzw. 2 cm nach rechts oder links verschobener Symmetrieachse.

Fig. 1: Top: Symmetrical, triangular 2D artificial flower. At the top corner is the opening for the concave attachment. **Middle:** Asymmetrical, triangular 2D artificial flower with symmetry axis shifted by 22 % or 1 cm to the right or left. **Bottom:** Asymmetrical, triangular 2D artificial flower with symmetry axis shifted by 44 % or 2 cm to the right or left.

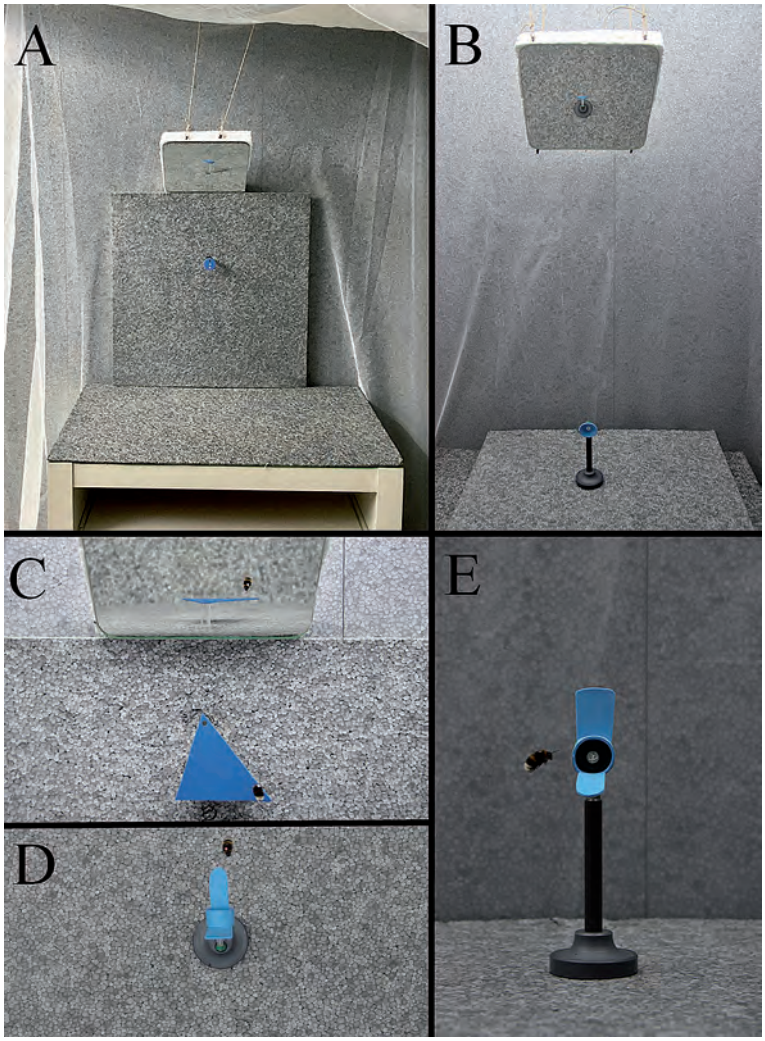

Abb. 2: A, B Experimenteller Aufbau mit Spiegel und 3D-Trainingsblütenattrappe. **C** Hummel (Pfeil) im Anflug auf eine asymmetrische 2D-Blütenattrappe aus Videokameraposition. **D** Hummel (Pfeil) im Anflug auf eine 3D-Blütenattrappe im Spiegel. **E** Hummel im Anflug auf eine 3D-Blütenattrappe.
Fig. 2: A, B Experimental setup with mirror and 3D training artificial flower. **C** Bumblebee approaching an asymmetrical 2D artificial flower from perspective of the video camera. **D** Bumblebee approaching a 3D artificial flower in the mirror. **E** Bumblebee approaching a 3D artificial flower.

2). Die obere Lippe war 3,0 x 2,0 cm groß und ragte senkrecht nach oben. Die untere Lippe war 3,3 x 2,0 cm groß und ragte horizontal, leicht nach unten gebogen, von der Röhre weg. Die Rückseite der Röhre wurde durch den Blütenboden verschlossen, der sich anhand seiner grünen Farbe vom Rest der Blütenattrappe unterschied. Zudem wies dieser ein Ø 0,5 cm großes Loch auf, an dem das Plastikgefäß mit der Zuckerlösung befestigt wurde. Als Material für sowohl die Trainingsattrappe als auch die Versuchsattrappe diente blaues Moosgummi.

2.3. Training und Test

2.3.1. Erstes Experiment

Bevor eine Hummel getestet wurde, musste diese ein Training absolvieren. Dieses begann gleich nach Einschalten der Tageslichtlampe um 10:30 Uhr. Für das Training wurde eine runde, blaue Blütenattrappe verwendet, die der Versuchsattrappe nur in der Farbe glich. Jede Hummel durchlief acht Trainingszyklen. Ein Zyklus bestand aus Anflug, Landung, Aufnehmen der Belohnung und Abflug. Die Belohnung bestand aus 1 µl einer 30%igen Zuckerlösung, die nach jedem Zyklus wieder in die Mulde gegeben wurde.
Hatte die Hummel diese Trainingszyklen durchlaufen, qualifizierte sie sich für das Experiment. Nach dem Training wurde die Hummel jedoch zuerst zurück ins Nest gegeben, sodass diese ihre bereits gesammelte Zuckerlösung abgeben konnte. Danach konnte sie gleich getestet werden. Das Experiment war erfolgreich absolviert, wenn die Hummel zum Anflug ansetzte, auf der Attrappe landete und die 30%ige Zuckerlösung aufnahm. Zum Training diente allen 50 Hummeln dieselbe Trainingsattrappe. Bei dem Experiment wurde jede der fünf Blütenattrappen für jeweils zehn Hummeln verwendet und jede Hummel wurde nur ein einziges Mal bzw. nur auf eine einzige Blütenattrappe getestet. So ergab sich ein Stichprobenumfang von insgesamt 50 Hummeln auf fünf Blütenattrappen. Zudem wurde jede Hummel aus exakt derselben Position aus dem Fangglas entlassen, sodass gleiche Versuchsbedingungen geschaffen wurden.

2.3.2. Zweites Experiment

Da für das zweite Experiment ein komplett neues, naives Volk eingesetzt wurde, musste auch in diesem jede Hummel erst das Training absolvieren, bevor sie an dem Experiment teilnehmen konnte. Dieses begann wie auch im ersten Experiment gleich nach Einschalten der Tageslichtlampe um 10:30 Uhr. Der Ablauf des Trainings verlief identisch zu dem des ersten Experiments: Es mussten acht Trainingszyklen durchlaufen werden, die jeweils aus Anflug, Landung, Aufnehmen der Belohnung und Abflug bestanden. Die Belohnung bestand auch hier wieder aus einer 30%igen Zuckerlösung, die nach jedem Abflug der Hummel wieder in das dafür vorgesehene Plastikgefäß gefüllt wurde. Hatte die Hummel diese Zyklen absolviert, wurde sie zuerst ins Nest zurückgegeben und konnte danach getestet werden. Das Experiment war für diese Hummel erfolgreich beendet, wenn diese die Blütenattrappe angeflogen und die Zuckerlösung aufgenommen hatte. Anders als im ersten Experiment, gab es im zweiten Experiment nur eine einzige Blütenattrappe, die jedoch bei jeder Hummel unterschiedlich ausgerichtet wurde. Die unterschiedlichen Ausrichtungen ergaben sich durch eine Drehung der Vorrichtung der Blütenattrappe um ihre eigene Hochachse, wobei zuvor die frontale Ausrichtung zur Kamera als Nullachse definiert wurde. Die Abweichung von der Nullachse definierte die neue Ausrichtung der Blütenattrappe. Jede Hummel durchlief nur ein einziges Mal das Experiment, sodass sich für das zweite Experiment ein Gesamtstichprobenumfang von 30 Hummeln ergab.

2.4. Videoaufnahmen und Auswertung

Die Anflüge der Hummeln auf die Blütenattrappen wurden mit einer Canon EOS 600D und einem Makroobjektiv (0,45 m/ 1,5 ft) aufgenommen. Mithilfe eines Stativs befand sich die Kamera auf derselben Höhe wie die Blütenattrappe, sodass die Kamera frontal in einem Abstand von 45 cm auf diese gerichtet werden konnte. Die aufgenommenen Videos wurden anschließend mithilfe des VLC Players (Version 3.0.1 Vetinari; Intel 64bit) abgespielt, in einzelne Frames wiedergegeben und gespeichert. Die Frames wurden in Fiji (Version 1.0; 64-bit) importiert und ausgewertet.

Für das erste Experiment wurden pro Hummel folgende Datenpunkte gemessen:

1. Winkel, aus denen die Hummeln die Blütenattrappen anflogen, bei einer Distanz der Hummel zu der Blütenattrappe von 8 cm und 4 cm,
2. Landungspunkte auf den Blütenattrappen,
3. Anzahl der Antennenkontakte, die die Hummeln zu der Blütenattrappe herstellten,
4. Zeit, die sie für den Anflug bis zur Landung auf der Blütenattrappe benötigten.

Für das zweite Experiment wurden pro Hummel folgende Datenpunkte gemessen:

1. Flächeninhalt der Blütenattrappe aus verschiedenen Anflugperspektiven,
2. Winkel, aus denen die Hummeln die Blütenattrappen anflogen bei einer Distanz der Hummeln zu der Blütenattrappe von 12 cm, 8 cm und 4 cm,
3. Landungspunkte auf den Blütenattrappen,
4. Anzahl der Antennenkontakte, die die Hummeln zu der Blütenattrappe herstellten,
5. Zeit, die sie für den Anflug bis zur Landung auf der Blütenattrappe benötigten.

Die statistische Auswertung der gesammelten Daten erfolgte mithilfe des R-Programms (Version 3.4.0 GUI 1.70 El Capitan build; 7338), dem Online Chi-Square-test (http://www.quantpsy.org/chisq/chisq.htm) und dem online Spearmann Rho Calculator (https://www.socscistatistics.com/tests/spearman/default2.aspx). Bei allen statistischen Tests wurde ein Signifikanzniveau von 5 % festgesetzt.

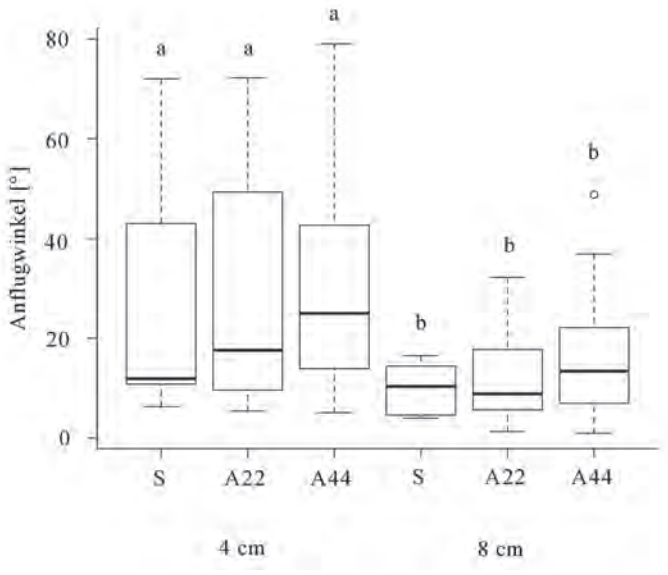

Abb. 3: Anflugwinkel der Hummeln (n = 50) auf die symmetrische (S), die 22%ige asymmetrische (A22) und die 44%ige asymmetrische (A44) Blütenattrappe jeweils bei einer Distanz der Hummeln zu der Blütenattrappe von 8 cm und 4 cm. Signifikant unterschiedliche Anflugwinkel sind durch unterschiedliche Buchstaben markiert ($p = 2{,}1 \times 10^{-6}$; gepaarter Wilcoxon-Test).

Fig. 3: Approach angles of the bumble bees (n = 50) were measured on the symmetrical (S), the 22% asymmetrical (A22) and the 44% asymmetrical (A44) artificial flower with a distance of bumblebees to the artificial flower of 8 cm and 4 cm. Significantly different approach angles are indicated by different letters ($p = 2.1 \times 10^{-6}$, paired Wilcoxon test).

3. Ergebnisse

3.1. Erstes Experiment: Dreieckige 2D-Blütenattrappen

Die Anflugwinkel der Hummeln auf die symmetrische, die 22%ige und die 44%ige asymmetrische 2D-Blütenattrappe unterschieden sich sowohl in einer Distanz von 8 cm ($p_{S+A22} = 0,8$; $p_{S+A44} = 0,3$; $p_{A22+A44} = 0,3$; gepaarter Wilcoxon-Test) als auch in einer Distanz von 4 cm ($p_{S+A22} = 0,7$; $p_{S+A44} = 0,6$; $p_{A22+A44} = 0,7$; gepaarter Wilcoxon-Test) nicht signifikant voneinander (Abb. 3). Die Anflugwinkel, aus denen die Hummeln die Blütenattrappen bei einer Distanz von 8 cm anflogen, waren hochsignifikant geringer im Vergleich zu denen bei einer Distanz von 4 cm ($p = 2,1 \times 10^{-6}$; gepaarter Wilcoxon-Test). Die Hummeln zeigten keine Seitenpräferenz, sodass die Daten für die links- und rechtsschiefen A22- und A44-Blütenattrappen gepoolt werden konnten.

Bei der symmetrischen 2D-Blütenattrappe landeten die Hummeln signifikant häufiger auf den beiden unteren Ecken als auf den übrigen vier Landungspunkten. (Abb. 4; $p = 0,03$; Chi^2-Test). Bei den asymmetrischen Blütenattrappen wurde die Seitenkante signifikant häufiger zur Landung genutzt (Abb. 4; $p = 1,1 \times 10^{-7}$; Chi^2-Test).

Die Anzahl der Antennenkontakte, die Hummeln bei ihrem Anflug auf die Blütenattrappen zu diesen herstellten, unterschied sich nicht für die links- und die rechtschiefen 22%igen, und 44%igen Blütenattrappen, sodass die Daten gepoolt werden konnten (Abb. 5). Die Anzahl der Antennenkontakte unterschied sich zwischen der symmetrischen und der 22%igen asymmetrischen Blütenattrappe nicht signifikant voneinander ($p = 0,5$; Kruskal-Wallis). Die Anzahl der Antennenkontakte, die zu der 44%igen asymmetrischen Blütenattrappe hergestellt wurde, war hochsignifikant höher die zu den anderen Blütenattrappen, ($p_{S+A44} = 0,01$; $p_{A22+A44} = 0,001$; Kruskal-Wallis).

Sowohl bei der 22%igen, als auch der 44%igen Blütenattrappe unterschieden sich die Anflugzeiten der Hummeln auf die nach rechts gerichteten Blütenattrappen nicht signifikant von der nach links gerichtete Blütenattrappe, sodass die Daten für die A22 und die A44 Blütenattrappe gepoolt werden konnten (Abb. 6). Die Zeiten, die die Hummeln für ihren Anflug bis zur Landung auf jeweils der symmetrischen, der 22%igen und der 44%igen asymmetrischen Blütenattrappen benötigten, unterschieden sich signifikant voneinander ($c^{2\wedge} = 23,711$, $df = 2$, $p = 7,1 \times 10^{-6}$; Kruskal-Wallis; Abb. 6). Die 22%ige asymmetrischen Blütenattrappe wurde von den Hummeln nicht signifikant schneller angeflogen als die symmetrische Blütenattrappe ($p = 0,19$; Kruskal-Wallis), die Hummeln benötigten jedoch hochsignifikant mehr Zeit bis zur Landung auf der 44%igen asymmetrischen Blütenattrappe als auf der symmetrischen Blütenattrappe ($p = 0,0002$; Kruskal-Wallis) und signifikant mehr als auf der A22 Blütenattrappe ($p = 0,04$; Kruskal-Wallis).

3.2. Zweites Experiment: 3D-Blütenattrappe

Der Flächeninhalt der Blütenattrappe, der sich aus der Anflugperspektive bei jeder Ausrichtung ergab, wurde für jede Ausrichtung ermittelt (Abb. 7). Bei einer Ausrichtung der Blütenattrappe von 0° bis 40° blieb der Flächeninhalt der Blütenattrappe konstant bei 19 cm^2. Ab einer Ausrichtung von 50° verändert sich der Flächeninhalt der Blütenattrappe, wenn diese von der Nullachse betrachtet wird (Abb. 7).

Es konnte keine Seitenpräferenz der Hummeln beim Anflug an die 3D-Blütenattrappe festgestellt werden, sodass die Ausrichtungen nach links und rechts gepoolt werden konnten (Abb. 8). Bei einer Distanz von 12 cm korrelierten die Anflugwinkel der Hummeln auf die Blütenattrappe nicht signifikant mit der Ausrichtung der Blüten-

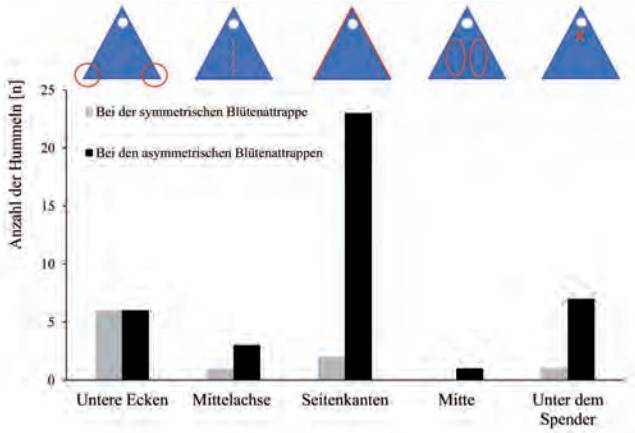

Abb. 4: Landungspunkte von Hummeln (*Bombus terrestris*) auf der symmetrischen und den asymmetrischen Blütenattrappen. Oben: Landungspunkte auf der Blütenattrappe sind rot markiert. Unten: Anzahl der Hummeln, die die jeweiligen Landungspunkte jeweils auf der symmetrischen (n = 10) und den asymmetrischen (n = 40) Blütenattrappen anflogen. Signifikante Unterschiede der von Hummeln gewählten Landungspunkte zwischen der symmetrischen und den asymmetrischen Blütenattrappen wurden mithilfe des Chi²-Tests ausgewertet ($c^2 = 9{,}594$; df = 4; p = 0,048).
Fig. 4: Landing points of bumblebees (*Bombus terrestris*) on the symmetrical and asymmetrical artificial flowers. Top: Schematic landing points on the artificial flower are marked in red. Bottom: Number of bumblebees that approached the landing points on the symmetrical (n = 10) and asymmetrical (n = 40) artificial flower. Significant differences in the bumblebee landing points between the symmetrical and asymmetrical artificial flower were evaluated using the Chi² test ($c^2 = 9.594$, df = 4, p = 0.048).

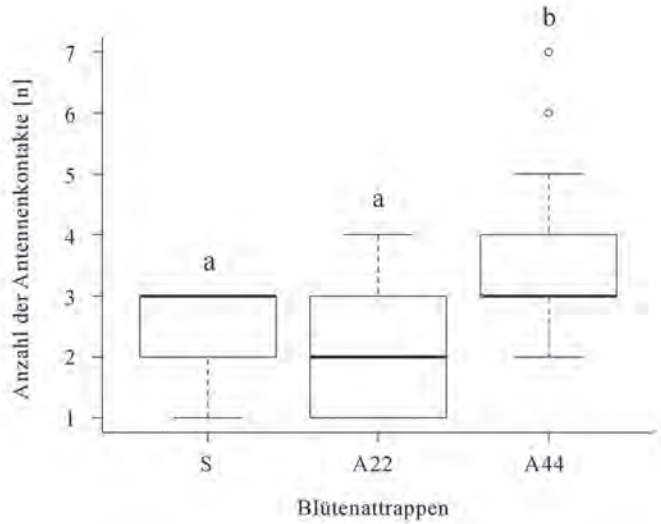

Abb. 5: Anzahl der Antennenkontakte, die Hummeln beim Anflug auf die symmetrische (S), die 22%ig asymmetrische (A22) und 44%ig asymmetrische (A44) Blütenattrappen herstellten. Signifikant unterschiedliche Anzahlen der Antennenkontakte sind durch unterschiedliche Buchstaben markiert.
Fig. 5: Number of antennae contacts that bumblebees detected approaching the symmetrical (S), the 22% asymmetric (A22) and the 44% asymmetric (A44) artificial flower was determined. Significantly different numbers of antennae contacts are marked by different letters.

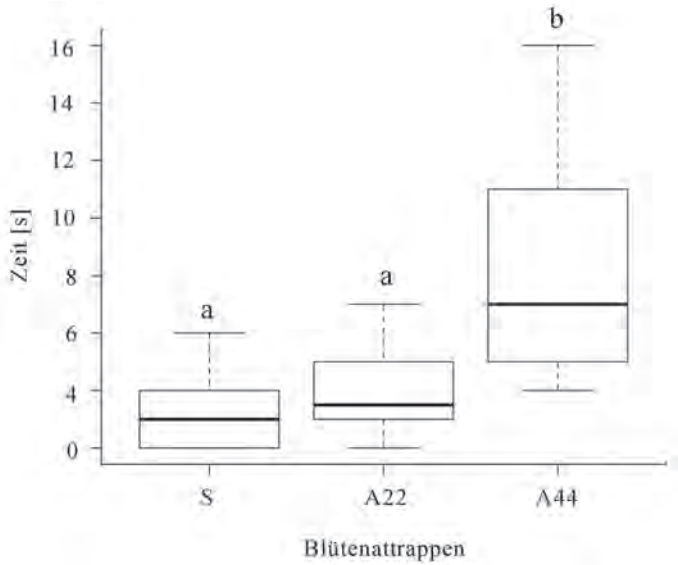

Abb. 6: Zeit, die die Hummeln für ihren Anflug bis zur Landung auf den Blütenattrappen aufwendeten. Signifikant unterschiedliche Anflugzeiten sind durch unterschiedliche Buchstaben gekennzeichnet.
Fig. 6: Time that bumblebees needed to land on the artificial flower. Significantly different approach times are indicated by different letters.

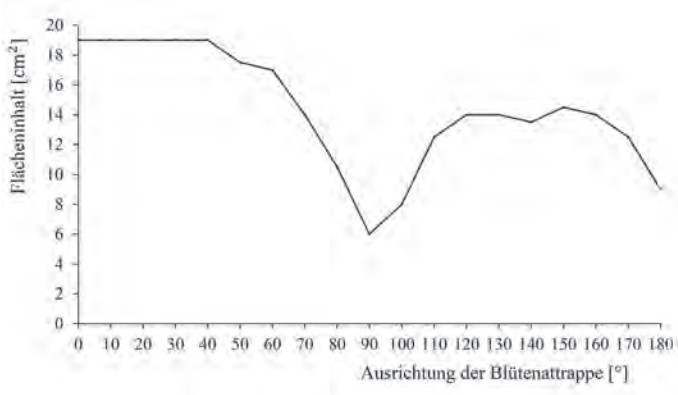

Abb. 7: Flächeninhalt der 3D-Blütenattrappe bei verschiedenen Ausrichtungen.
Fig. 7: Area of the 3D artificial flower in different expositions.

attrappe (Abb. 8; R = 0,17; p = 0,36). Bei einer Distanz von 8 cm flogen die Hummeln die Blütenattrappe aus einem signifikant größeren Winkel an, je weiter die Ausrichtung von der Nullachse abwich (R = 0,64; p = 0,00016). Bei einer Distanz von 4 cm flogen die Hummeln die Blütenattrappe ebenfalls aus einem signifikant größeren Winkel an, je weiter die Ausrichtung der Blütenattrappe von der Nullachse abwich (R = 0,48; p = 0,007).

Da sich der Flächeninhalt der Blütenattrappe aus der Position der Hummel ab einer Ausrichtung von 50° stetig veränderte, wurden die

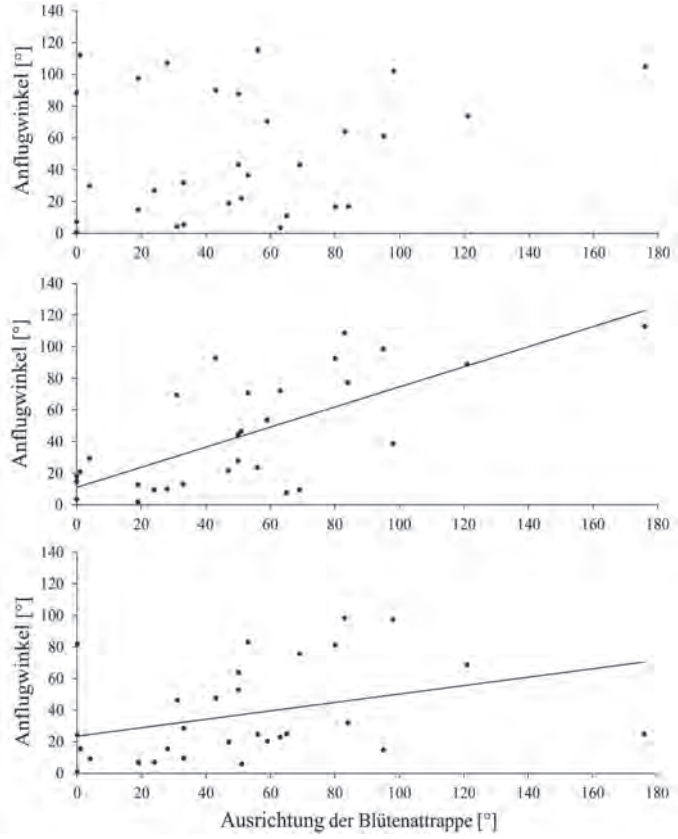

Abb. 8: Anflugwinkel der Hummeln (n = 30) auf eine 3D-Blütenattrappe, die bei jeder Hummel neu ausgerichtet wurde. Die Anflugwinkel jeder Hummel wurden jeweils bei einer Distanz von 12 cm (oben), von 8 cm (Mitte) und 4 cm (unten) gemessen. Die Linie markiert die Regressionsgerade.
Fig. 8: Approach angles of bumblebees (n = 30) to a 3D artificial flower which was realigned for every bumblebee. The approach angles were measured for each bumble bee at a distance of 12 cm (top), 8 cm (middle) and 4 cm (bottom). The line marks the regression line.

weiteren Ergebnisse zwischen einer Ausrichtung der Blütenattrappe unter 50° und über 50° miteinander verglichen. Die Anflugwinkel der Hummeln auf eine 3D-Blütenattrappe, dessen Ausrichtung unter und über 50° von der Nullachse abwich, wurden pro Hummel bei verschiedenen Distanzen gemessen und miteinander verglichen (Abb. 9). Bei einer Distanz von 12 cm flogen die Hummeln die über 50° ausgerichtete Blütenattrappe aus einem signifikant größeren Winkel an als die unter 50° ausgerichtete Blütenattrappe ($p = 0{,}03$; Wilcoxon-Test), ebenso bei einer Distanz von 8 cm ($p = 0{,}005$; Wilcoxon-Test), jedoch nicht bei einer Distanz von 4 cm ($p = 0{,}2$; Wilcoxon-Test).

Die Anzahl der Antennenkontakte, die die Hummeln zu der Blütenattrappe bei einer Ausrichtung über 50° herstellten, war signifikant höher als der Anzahl an Antennenkontakten, die die Hummeln zu der Blütenattrappe herstellten, die eine Abweichung ihrer Ausrichtung unter 50° aufwies (Abb. 10; $p = 0{,}045$; Wilcoxon-Test).

Die Anzahl der Hummeln, die einen der beiden Landungspunkte für ihre Landung

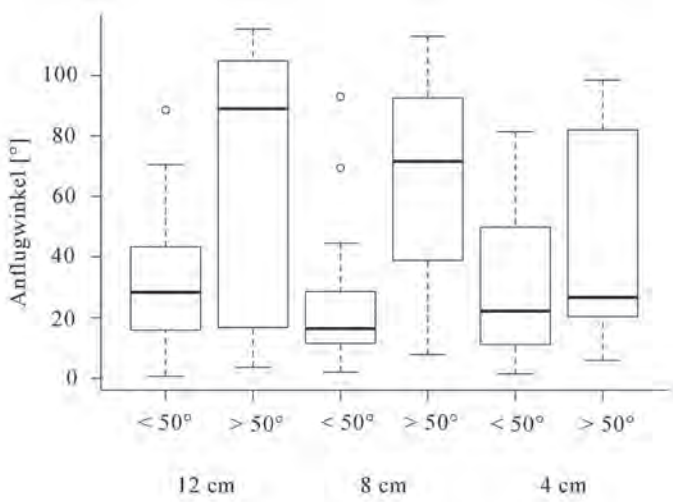

Abb. 9: Anflugwinkel von Hummeln (n = 30) auf verschieden ausgerichtete symmetrische 3D-Blütenattrappen, zusammengefasst für Ausrichtungen über oder unter 50° Abweichung von der Nullachse. Die Anflugwinkel wurden für jede Hummel bei einer Distanz von 12 cm, 8 cm und 4 cm gemessen. Signifikante unterschiedliche Anflugwinkel für 12 cm* und 8 cm* (*p = 0,03; **p = 0,005; gepaarter Wilcoxon-Test).

Fig. 9: Approach angle of bumblebees (n = 30) to a 3D artificial flower which was pooled for orientations larger or smaller than 50° deviation from the null axis. The approach angles were measured per bumblebee at a distance of 12 cm, 8 cm and 4 cm. Significant different angles for 12 cm* and 8 cm* (*p = 0.03; **p = 0.005; paired Wilcoxon test).

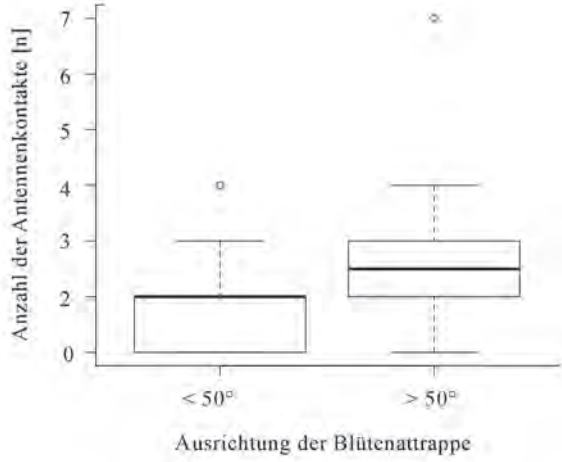

Abb. 10: Mittlere Anzahl der Antennenkontakte, die Hummeln zu einer 3D-Blütenattrappe herstellen, dessen Ausrichtung unter (n = 16 Hummeln) oder über 50° (n = 14 Hummeln) von der Nullachse (n = 16). Hummeln, die die über 50° ausgerichtete 3D-Blütenattrappe anflogen: n = 14. Signifikante Unterschiede bei der Anzahl der Antennenkontakte (p = 0,045; Wilcoxon-Test).

Fig. 10: Mean number of antennal contacts that make bumblebees to a 3D artificial flower whose orientation deviates below (n = 16 bumble bees) or above 50 ° (n = 14 bumble bees) from the null axis. Significant differences in the number of antenna contacts (p = 0.045; Wilcoxon test).

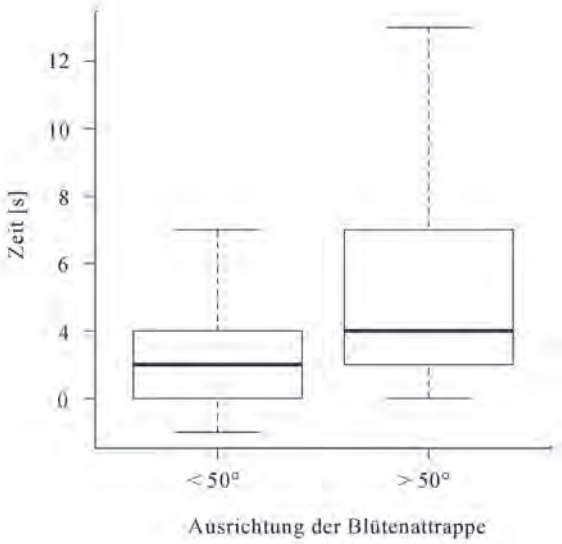

Abb. 11: Anflugzeiten von Hummeln bis zur Landung auf der 3D-Blütenattrappe. Anzahl getesteter Hummeln wie in Abb. 10. Signifikant unterschiedliche Anflugzeiten für <50° vs >50° (p = 0,04; Wilcoxon-Test).
Fig. 11: Approach time from bumblebees to landing on the 3D artificial flower. Number of tested bumblebees see Fig. 10. Significantly different approach times for <50° vs >50° (p = 0.04; Wilcoxon test).

wählten, wurden jeweils bei einer Abweichung der Ausrichtung der Blütenattrappe unter und über 50° von der Nullachse miteinander verglichen. Bei einer Ausrichtung der Blütenattrappe unter 50° wählten die Hummeln signifikant häufiger die Röhre als die untere Lippe (p = 0,01; Chi^2-Test), ebenso bei einer Ausrichtung über 50° (p = 0,008; Chi^2-Test).
Auf der 3D-Blütenattrappe, die eine Abweichung ihrer Ausrichtung unter 50° aufwies, landeten die Hummeln signifikant schneller als auf der 3D-Blütenattrappe, die eine Abweichung ihrer Ausrichtung der Blütenattrappe über 50° aufwies (Abb. 11; p = 0,04; Wilcoxon-Test).

4. Diskussion

Im ersten Experiment flogen die Hummeln sowohl die symmetrische als auch die asymmetrischen 2D-Blütenattrappen bei einer Distanz von 4 cm aus einem deutlich größeren Winkel an als bei einer Distanz von 8 cm. Die Distanz zwischen anfliegender Hummel und Blütenattrappe beeinflusst das Verhalten der Hummeln, wobei die Symmetrie zu den Merkmalen gehört, die aus einer größeren Distanz wahrgenommen werden (LEHRER et al. 1995). Ob und wann die Hummeln zum ersten Mal die Blüte entdecken, hängt von der Größe der Blüte ab (CHITTKA & THOMSON 2001). Die hier verwendeten 2D-Blütenattrappen wiesen mit 36 cm^2 im Vergleich zu natürlichen Blüten einen recht großen Flächeninhalt auf, sodass die Hummeln ihren Anflug auf die Blütenattrappe beim ersten Messpunkt in 8 cm Distanz wohl schon begonnen hatten. Um aussagen zu können, ob die Hummeln die asymmetrischen Blütenattrappen in einem Winkel anfliegen, aus der ihnen die Blütenattrappen symmetrischer erscheinen, hätten die Anflugwinkel bei Beginn des Anflugs, also bei einer größeren Distanz als den hier gemessen 8 cm, bestimmt werden müssen.
Bei natürlichen, vertikal präsentierten, bilateralsymmetrischen Blüten ändert sich

die wahrgenommene Fläche mit der Anflugrichtung (Dafni 1994). Im zweiten Experiment wurde der Winkel, aus dem die Hummeln jeweils die unter und über 50° ausgerichtete 3D-Blütenattrappen anflogen, bei einer Distanz von 12 cm, 8 cm und 4 cm gemessen. Während die durchschnittlichen Anflugwinkel der Hummeln auf die über 50° ausgerichtete Blütenattrappe kleiner ausfielen, je näher sie dieser kamen, flogen die Hummeln die unter 50° ausgerichtete Blütenattrappe sowohl bei größerer als auch kleinerer Distanz aus einem ähnlich kleinen Winkel an. Die Ausrichtung der 3D-Blütenattrappe nimmt also Einfluss darauf, wie der Blickwinkel der Hummeln auf die Blütenattrappe fällt und somit wie groß die Fläche ist, die die Hummel betrachtet. In dem hier untersuchten Fall musste bei einer Ausrichtung unter 50° der Anflugwinkel nicht angepasst werden.

Im ersten Experiment landeten die Hummeln deutlich häufiger auf den beiden unteren Ecken der symmetrischen Attrappe, während bei den vier asymmetrischen Attrappen die Seitenkante wiederholt zur Landung genutzt wurde. Ausgelöst wird die Landung auf der Kante durch die Bewegungsparallaxe, die Hummeln und Honigbienen zur Tiefenwahrnehmung nutzen (Kapustjansky et al. 2009; Evangelista et al. 2010). Dabei bewegt sich die näherliegende Blütenattrappe scheinbar schneller als der Hintergrund, der sich weiter weg befindet. An der Kante der Blütenattrappe angekommen, nimmt diese Geschwindigkeit lokal zu, sodass die Hummel zur Landung auf der Kante verleitet wird (Lehrer 1997 et al. 1990; Lehrer 1997). Hummeln neigen dazu, sich Blüten oder Blütenstände an ihrem unteren Ende zu nähern (Pohl et al. 2008) und anschließend von unten nach oben zu klettern, um diese nach Nektar und Pollen abzusuchen (Kugler 1930). Dies stimmt mit den hier erhobenen Ergebnissen überein, bei denen Hummeln die beiden unteren Ecken bevorzugt auf der symmetrischen Blütenattrappe anflogen. Auf der asymmetrischen Blütenattrappe dagegen landeten die Hummeln deutlich häufiger auf der Seitenkante als auf den unteren beiden Ecken, sodass womöglich die Asymmetrie der Blütenattrappe Einfluss darauf nimmt, dass die Hummeln nicht wie üblich die untere Kante anfliegen. Es scheint, als würde die Achsenverschiebung der Blütenattrappe nach links und rechts die Hummel dazu veranlassen, diese mehr seitwärts anzufliegen, sodass die Hummel sich nun an der Seitenkante orientiert und auf dieser landet. Bei einem Anflug von der Seite, hebt sich die Seitenkante vom Hintergrund ab und liegt deutlich näher zur Hummel als der Rest der Blütenattrappe, sodass diese attraktiver wirkt als der Rest der Blütenattrappe. Allerdings sollte beachtet werden, dass die dreieckigen Blütenattrappen durch ihre 9 cm lange Unterkante den Hummeln mehr Wahlmöglichkeiten für Antennenkontakt und Landung gegeben haben als natürliche Blüten, die meist eine kleine, gut definierte untere Position aufweisen.

Im zweiten Experiment landeten die Hummeln häufiger auf der Röhre, unabhängig davon, welche Ausrichtung die Blütenattrappe vorwies. Bei der über 50° ausgerichteten Blütenattrappe konnte bereits zuvor hinsichtlich der Anflugwinkel festgestellt werden, dass die Hummeln bei einer Distanz von 12 cm die Blütenattrappen durchschnittlich im 90°-Winkel anflogen, wodurch die Röhre die größtmögliche Fläche bot, die angeflogen werden könnte. Bei einer Distanz von 4 cm orientierten sich die Hummeln neu, sodass sie deutlich frontaler auf die Öffnung der Röhre blicken konnten. Beim Anflug auf die unter 50° ausgerichtete Blütenattrappe landeten die Hummeln deutlich häufiger auf der Röhre, obwohl die untere Lippe die bestmögliche Fläche bot, um zu landen. Dass die Hummeln dennoch nicht die untere Lippe zur Landung nutzten, hängt vermutlich damit zusammen, dass diese weitgehend horizontal ausgerichtet war, während die

Blütenattrappe, einschließlich der Röhre, vertikal präsentiert wurde. Hummeln neigen dazu, auf vertikal präsentieren Blüten in einer aufwärts gerichteten Haltung zu landen (REDER et al. 2016), welche bei einer Landung auf der Röhre möglich war.

Im ersten Experiment stellten die Hummeln zu der symmetrischen Blütenattrappe deutlich weniger Antennenkontakte her als zu der stark asymmetrischen Blütenattrappe. Antennenreaktionen von Hummeln zielen womöglich darauf ab, chemische oder taktile Reize wahrzunehmen (LUNAU 1992; POHL & LUNAU 2007). Da die Blütenattrappen nach jedem Testlauf gereinigt wurden, ist es jedoch unwahrscheinlich, dass Duftmarken Einfluss auf die Antennenkontakte genommen haben.

Die Symmetrieeigenschaften können Blüten dazu nutzen, Bestäubern die Pollen- und Nektarverfügbarkeit zu signalisieren. Bei *Geranium robertianum* geht das Erhöhen des Grades der Blütenasymmetrie mit dem Vermindern der Blütengröße und der Pollenproduktion einher (FREY & BUKOSKI 2014). Somit sind sowohl eine angeborene wie auch eine erlernte Präferenz von Hummeln gegenüber symmetrischen Mustern verständlich (GIURFA et al. 1996). Es handelt sich hierbei um eine „Fluktuierende Asymmetrie", die möglicherweise auf Störungen bei der Blütenbildung hinweist (MØLLER 1995).

Im zweiten Experiment stellten die Hummeln zu der 3D-Blütenattrappe, die eine Abweichung ihrer Ausrichtung über 50° von der Nullachse aufwies, eine höhere Anzahl an Antennenkontakten her als zu der unter 50° ausgerichteten Blütenattrappe. Indem Hummeln Antennenkontakte zu der Blütenattrappe herstellen, nehmen sie nicht nur Duftmarken früherer Besucher wahr (GAWLETA et al. 2005), sondern versuchen auch, die Belohnung zu lokalisieren (LUNAU 1992). Bei ihrem Anflug auf die über 50° ausgerichtete Blütenattrappe betrachteten die Hummeln diese nicht von vorne, sodass diese die Belohnung im Inneren der Röhre nicht direkt erblicken konnten. Wie zuvor bei der Analyse der Anflugwinkel festgestellt werden konnte, wendeten sich die Hummeln zuerst seitlich der Röhre zu und orientierten sich erst bei kurzer Distanz so, dass sie sich vor dem Kontakt direkt vor der Öffnung der Röhre befanden. Während dieses Anflugs stellten die Hummeln mehrere Antennenkontakte zu der Blütenattrappe her, sodass sich eine höhere Anzahl an Antennenkontakten bei den über 50° ausgerichteten Blütenattrappen im Vergleich zu den unter 50° ausgerichteten Blütenattrappen ergab. Bei einer Ausrichtung der Blütenattrappen unter 50° blickten die Hummeln bei ihrem Anflug meist bereits frühzeitig frontal auf die Blütenattrappe und mussten folglich die Blütenattrappe nicht nach der Öffnung zur Belohnung absuchen.

Die Größe einer Blüte bestimmt, wie schnell Hummeln auf eine Blüte aufmerksam werden (SPAETHE et al. 2001). Je kleiner die Blüte, desto mehr Zeit benötigen Hummeln, bis sie diese detektieren können, da sie mit abnehmender Blütengröße ihre Fluggeschwindigkeit reduzieren (SPAETHE et al. 2001). Alle im ersten Experiment verwendeten Blütenattrappen wiesen mit einem Flächeninhalt von 36 cm^2 eine im Vergleich zu natürlichen Blüten große Fläche auf, sodass die Zeit, in der die Hummeln sowohl die symmetrische als auch die vier asymmetrischen Blütenattrappe erfasst hatten, miteinander übereinstimmen müssten. Dennoch benötigten die Hummeln deutlich mehr Zeit, bis sie auf der stark asymmetrischen Blütenattrappe landeten, als auf der symmetrischen und der weniger stark asymmetrischen Blütenattrappe. Längere Suchzeiten sind für Hummeln mit erheblichem Energieaufwand (HEINRICH 1979) und geringerer Effizienz bei der Nahrungssuche verbunden (SPAETHE et al. 2001). Da die Hummeln zu der weniger stark asymmetrischen Blütenattrappe nicht deutlich mehr Antennenkontakte herstellten als zu der symmetrischen Blütenattrappe,

benötigten sie auch nicht mehr Zeit, bis sie auf dieser landeten.

Im zweiten Experiment benötigten die Hummeln 1-7 s, um auf der unter 50° ausgerichteten 3D-Attrappe, und 2-13 s, um auf der über 50° ausgerichteten 3D-Attrappe zu landen. Bei ihrem Anflug auf die über 50° ausgerichtete Blütenattrappe flogen die Hummeln zunächst direkt auf die Blütenattrappe zu und orientierten sich erst bei kurzer Distanz neu, sodass sie frontal auf die Öffnung der Röhre blickten. Dies allein verlängerte den Anflug bereits um einige Sekunden. Zu dem beobachteten wesentlich größeren Unterschied in der Zeit bis zur Landung trug zusätzlich die erhöhte Anzahl der Antennenkontakte bei, die zu der über 50° ausgerichteten Blütenattrappe hergestellt wurden. Zu der über 50° ausgerichteten Blütenattrappe wurden deutlich mehr Antennenkontakte hergestellt. Neben den hergestellten Antennenkontakten ist jedoch auch die Fläche der Blütenattrappe relevant. Dass Hummeln insgesamt weniger Zeit benötigten, um auf der 3D-Blütenattrappe im Vergleich zu der 2D-Blütenattrappe zu landen, hängt möglicherweise damit zusammen, dass Hummeln von Natur aus Merkmale präferieren, die blumenähnliche Muster in Form von Größe, Form und Farbe aufweisen (Lehrer et al. 1995).

Danksagung

Die Autoren danken Sabine Konzmann und Sebastian Köthe für Hilfe bei der statistischen Auswertung und Oliver Krohn für Unterstützung beim Versuchsdesign und bei der Versuchsauswertung.

Literatur

Best, L.S., & Bierzychudek, P. (1981): Pollinator foraging on Foxglove (*Digitalis purpurea*): A test of a new model. Evolution 36: 70-79.

von Buttel-reepen, H. (1915): Leben und Wesen der Bienen. Springer-Verlag, Braunschweig.

Dafni, A. (1994): Note on side advertisement in flowers. Functional Ecology 8: 136-138

Endress, P.K. (2001): Evolution of floral symmetry. Current Opinion in Plant Biology 4: 86-91.

Evangelista, C., Kraft, P., Dacke, M., Reinhard, J., & Srinivasan, M.V. (2010): The moment before touchdown: landing manoeuvres of the honeybee *Apis mellifera*. Journal of Experimental Biology 213: 262-270.

Frey, F.M., & Bukoski, M. (2014): Floral symmetry is associated with flower size and pollen production but not insect visitation rates in *Geranium robertianum* (Geraniaceae): Floral symmetry. Plant Species Biology 29: 272-280.

Gawleta, N., Zimmermann, Y., & Eltz, T. (2005): Repellent foraging scent recognition across bee families. Apidologie 36: 325-330.

Giurfa, M., & Núñez, J.A. (1991): Honeybees mark with scent and reject recently visited flowers. Oecologia 89: 113-117.

Giurfa, M., Eichmann, B., & Menzel, R. (1996): Symmetry perception in an insect. Nature 382: 458-461.

Giurfa, M & Lehrer, M. (2001): Honeybee vision and floral displays: from detection to close-up. Pp. 61-82 in: Chittka, L., & Thomson, J.D. (eds): Cognitive ecology of pollination. Cambridge University Press, Cambridge.

Goulson, D. (2003): Bumblebees: their behaviour and ecology. Oxford University Press, Oxford.

Goulson, D., Stout, J.C., Langley, J., & Hughes, W.O.H. (2000): Identity and function of scent marks deposited by foraging bumblebees. Journal of Chemical Ecology 26: 2897-2911.

Heide-Jørgensen, H. (2008). Parasitic flowering plants. Brill, Leiden, Boston.

Heinrich, B. (1979): Der Hummelstaat. Paul List Verlag, München.

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.

Koch, L., Wester, P., & Lunau, K. (2017) To be on the safe site – ungroomed spots on the bee's body and their importance for pollination. PLoS ONE 12(9): e0182522.

KOEMAN-KWAK, M. (1973). The pollination of *Pedicularis palustris* by nectar thieves (short-tongued bumblebees). Acta Botanica Neerlandica 22: 608-615.

KUGLER, H. (1930): Blütenökologische Untersuchungen mit Hummeln. Der Farbensinn der Tiere – Die optische Bindung in der Natur – Das Saftmalproblem. Planta 10: 229-280.

LEHRER, M. (1997): Honeybee's use of spatial parameters for the discrimination. Israel Journal of Plant Sciences 45: 157-167.

LEHRER, M., HORRIDGE, G.A., ZHANG, S.W., & GADAGKAR, R. (1995): Shape vision in bees: innate preference for flower-like patterns. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 347: 123-137.

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: Biological Sciences 238: 321-330.

LIANG, H., REN, Z.X., TAO, Z.B., ZHAO, Y.H., BERNHARDT P., LI, D.Z., & WANG, H. (2018): Impact of pre- and post-pollination barriers on pollen transfer and reproductive isolation among three sympatric *Pedicularis* (Orobanchaceae) species. Plant Biology 20: 662-673.

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. (1992): Innate recognition of flowers by bumble bees: orientation of antennae to visual stamen signals. Canadian Journal of Zoology 70: 2139-2144.

LUNAU, K., M & MAIER, E.J. (1995): Innate colour preferences of flower visitors. Journal of Comparative Physiology A 177: 2139-2144.

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-naïve bumblebees (*Bombus terrestris*; Apidae). Naturwissenschaften 93: 325-328.

MØLLER, A.P. (1995): Bumblebee preference for symmetrical flowers. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 92: 2288-2292.

NEAL, P.R., DAFNI, A., & GIURFA, M. (1998): Floral symmetry and its role in plant-pollinator systems: terminology, distribution, and hypotheses. Annual Review of Ecology and Systematics 29: 345-373.

OHL, M. (2018): Stachel und Staat: Eine leidenschaftliche Naturgeschichte von Bienen, Wespen und Ameisen. Droemer eBook.

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.

POHL, M., WATOLLA, T., & LUNAU, K. (2008): Anther-mimicking floral guides exploit a conflict between innate preference and learning in bumblebees (*Bombus terrestris*). Behavioral Ecology and Sociobiology 63: 295-302.

RAO, S., & STEPHEN, W.P. (2009): Bumblebee pollinators in Red Clover seed production. Crop Science 49: 2207-2214.

REBER, T., BAIRD, E., & DACKE, M. (2016): The final moments of landing in bumblebees, *Bombus terrestris*. Journal of Comparative Physiology A 202: 277-285.

RODRÍGUEZ, I., GUMBERT, A., HEMPEL DE IBARRA, N., KUNZE, J., & GIURFA, M. (2004): Symmetry is in the eye of the 'beholder': innate preference for bilateral symmetry in flower-naive bumblebees. Naturwissenschaften 91: 374-377.

SADAVA, D., HILLIS, D.M., HELLER, H.C., & BERENBAUM, M.R. (2011): Purves Biologie (9). Spektrum Akademischer Verlag, New York.

SPAETHE, J., TAUTZ, J., & CHITTKA, L. (2001): Visual constraints in foraging bumblebees: Flower size and color affect search time and flight behavior. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 98: 3898-3903.

BSc Frederice Hilgendorf
Prof. Dr. Klaus Lunau
Institut für Sinnesökologie
Department Biologie
Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf
Universitätsstr. 1
D-40225 Düsseldorf
E-Mail: Klaus.Lunau@hhu.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Entomologie heute

Jahr/Year: 2019

Band/Volume: 31

Autor(en)/Author(s): Hilgendorf Frederice, Lunau Klaus

Artikel/Article: Einfluss der Symmetrie von Blütenattrappen auf das Anflugverhalten der Dunklen Erdhummel (Bombus terrestris). Influence of Symmetry of Artificial Flowers on the Approach Behaviour of the Buff-tailed Bumblebee (Bombus terrestris 39-56