



# BESTØVNING OG BIODIVERSITET

Faglig rapport fra DMU nr. 831 2011



DANMARKS MILJØUNDERSØGELSER  
AARHUS UNIVERSITET



*[Tom side]*

# BESTØVNING OG BIODIVERSITET

---

Faglig rapport fra DMU nr. 831 2011

Beate Strandberg<sup>1</sup>  
Jørgen Axelsen<sup>1</sup>  
Per Kryger<sup>2</sup>  
Annie Enkegaard<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Danmarks Miljøundersøgelser, Aarhus Universitet

<sup>2</sup> Det Jordbrugsvidenskabelige Fakultet, Aarhus Universitet



## Datablad

Serietitel og nummer:	Faglig rapport fra DMU nr. 831
Titel:	Bestøvning og biodiversitet
Forfatter(e):	Beate Strandberg <sup>1</sup> , Jørgen Axelsen <sup>1</sup> , Per Kryger <sup>2</sup> og Annie Enkegaard <sup>2</sup>
Institution(er), afdeling(er):	<sup>1</sup> Afdeling for Terrestrisk Økologi <sup>2</sup> Plantebeskyttelse og Skadedyr, Det Jordbrugsvidenskabelige Fakultet, Aarhus Universitet
Udgiver:	Danmarks Miljøundersøgelser© Aarhus Universitet
URL:	<a href="http://www.dmu.dk">http://www.dmu.dk</a>
Udgivelsesår:	juni 2011
Redaktion afsluttet:	juni 2011
Faglig kommentering:	Yoko Dupont, Henning Bang Madsen, Isabel Calabuig
Finansiell støtte:	Plantedirektoratet
Bedes citeret:	Strandberg, B., Axelsen, J. A., Kryger, P. & Enkegaard, A. 2011. Bestøvning og biodiversitet. Danmarks Miljøundersøgelser, Aarhus Universitet, 82 s. –Faglig rapport fra DMU nr. 831, <a href="http://www.dmu.dk/Pub/FR831.pdf">http://www.dmu.dk/Pub/FR831.pdf</a>
	Gengivelse tilladt med tydelig kildeangivelse
Sammenfatning:	Rapporten "Bestøvning og biodiversitet" er en af tre rapporter udarbejdet for Plantedirektoratet under projektet: Bestøvningforhold og –behov for afgrøder og vilde planter". Med den observerede tilbagegang blandt bestøvende insekter såvel nationalt som globalt er der kommet fokus på samspillet mellem bestøvere, og planter og den "ecosystem service" bestøverne yder. Rapporten beskriver status for viden vedr. vilde bestøvende insekter med fokus på bier, bestøvningen af vilde planter samt metoder til forbedring af forholdene for bestøvere og dermed bestøvningen af vilde planter. På trods af mange års forskningen indenfor såvel bestøvende insekter som bestøvningsbiologi er den konkrete viden om bestøvningsbehovet hos vilde danske planter meget begrænset, dels fordi forskningen generelt har været fokuseret på mere eksotiske arter, men også fordi forskningen har været koncentreret omkring evolutionsstudier. Der er derfor et stort behov for mere konkret viden dels om forekomsten af insekterne dels om deres bidrag til bestøvningen af vilde planter. Der er dog udviklet metoder og modeller, som vil være værdifulde værktøjer for vurderingen af kommende forvaltningsaktiviteter på området.
Emneord:	honning bier, vilde bier, bestøvning, pollination, biodiversitet
Layout:	Charlotte Kler
Illustrationer:	Grafisk værksted, DMU Silkeborg
ISBN:	978-87-7073-241-3
ISSN (elektronisk):	1600-0048
Sideantal:	82
Internetversion:	Rapporten er tilgængelig i elektronisk format (pdf) på DMU's hjemmeside <a href="http://www.dmu.dk/Pub/FR831.pdf">http://www.dmu.dk/Pub/FR831.pdf</a>

# Indhold

## Forord 5

## Sammenfatning 7

## Summary 8

### 1 Vilde bestøvere – primært bier 9

- 1.1 Vilde biers fødesøgning 9
- 1.2 Status og udvikling for vilde bestøvere i Danmark 13
- 1.3 Status for vilde bier i resten af verden 16

### 2 Trusler mod de vilde bestøvere 18

- 2.1 Betydningen af fragmentering af landskabet for bier og planter 18
- 2.2 Betydningen af dyrkningsformen (pesticider, gødskning, afgrødevalg) for vilde bier 20
- 2.3 Betydningen af klimaændringer for bier 21
- 2.4 Betydningen af sygdomme, parasitter og rovdyr 22

### 3 Betydningen af upåvirkede naturlige og semi-naturlige habitater for vilde bier 23

### 4 Konkurrence mellem domesticerede bier og vilde bier? 25

### 5 Hvorfor er nogle arter stabile mens andre går tilbage? 27

- 5.1 Betydningen af arternes geografiske udbredelse 27
- 5.2 Betydningen af biernes fødesøgning 29
- 5.3 Biernes tungelængde 30
- 5.4 Fremkomsttidspunkt 31
- 5.5 Forekomsten af redesteder 32
- 5.6 Fourageringsafstand 33

### 6 Betydningen af vilde bier for bestøvningen af afgrøder 35

### 7 Insektbestøvning af vilde planter 36

- 7.1 Status for insektbestøvede planter 37
- 7.2 Bestøvningsbehov 37
- 7.3 Pollenbegrænsning 38
- 7.4 Konkurrence eller facilitation mellem samtidigt blomstrende arter 39
- 7.5 Sammenhæng mellem blomsterressourcer og bestøversamfundet 40

### 8 Vilde og domesticerede biers fødeplanter 44

- 8.1 Blomstermorfologi og duft 45
- 8.2 Nektar 46
- 8.3 Pollen 48

## **9 Tiltag til forbedring af forholdene for bier og deres fødeplanter i naturen 50**

- 9.1 Internationale forpligtigelser og bestøvende insekter 50
- 9.2 Plantering og såning af bi-planter 51
- 9.3 Græsmarker med mange urter 52
- 9.4 Betydningen af økologisk jordbrug 53

## **10 Konklusion 54**

## **11 Referencer 56**

## **Appendix 1 80**

**Danmarks Miljøundersøgelser**

**Faglige rapporter fra DMU**

## Forord

Denne rapport er den ene af tre rapporter udarbejdet for Plantedirektoratet under projektet "Bestøvningsforhold og -behov for afgrøder og vilde planter". Projektet er gennemført i samarbejde mellem Afdeling for Terrestrisk Økologi, DMU, Aarhus Universitet og Institut for Plantebeskyttelse og Skadedyr, Det Jordbrugsvidenskabelige Fakultet, Aarhus Universitet, Aarhus Universitet. De to øvrige rapporter er: Axelsen et al. (2011) Bestøvningsforhold og -behov i dyrkede afgrøder Faglig rapport fra DMU nr. 832 og Kryger et al. (2011) Bier og blomster – honningbiens fødegrundlag i Danmark.

Formålet med nærværende rapport var at udrede bestøvningsforholdene og -behovene i alle dele af landet for de vilde planter i naturen. Opgaven var stillet i form af en række mere konkrete underpunkter, der ønskes undersøgt:

- Bestøvningsforhold og -behov og kvantificering af aktuelt uopfyldte behov i natur og landskab i de forskellige geografiske dele af landet.
- Leve- og trækforhold for vilde og domesticerede bier i forskellige plantesamfund og naturtyper i de forskellige egne af landet.
- Eksempler på blomstrende planter, som vil blive truet eller forsvinde fra Danmark, hvis de ikke bliver bestøvet af bier.
- Mulige barrierer og problemer forbundet med opstilling af bistader og forholdene for de vilde bier.
- Identificere eventuelle indikatorer, som kan indgå i en løbende og enkel overvågning fremover af udviklingen af bestøvningsbehov og -succes for vilde planter.
- Identificere bestøvningsforhold og -behov hos vilde planter, der ikke bliver tilgodeset eller eventuelt bliver modvirket af tiltag til optimering af forholdene for honningbier.

På trods af at bestøvende insekter og samspillet med planterne har interesseret videnskabsfolk siden den græske oldtid, er det langt fra alting man ved. Humlebi-eksperten Dave Goulson skriver således i det omfattende værk fra 2010: "Unfortunately, the pollination requirements for the vast majority of wild flower species have never been studied." og videre "for most wild flowers we do not know their pollination requirements." (Goulson 2010, p. 171-172). Goulson fortsætter da også "so it is impossible to predict which species are most at risk" (Goulson 2010, p. 172). Det vil derfor ikke være muligt at svare fyldestgørende på alle stillede spørgsmål vedrørende fx planternes bestøvningsforhold og -behov i natur og landskab på baggrund af den eksisterende viden.

Bier, der omfatter både domesticerede og vilde bier, er langt de vigtigste bestøvende insekter, men også sommerfugle, spindlere og svirrefluer optræder som bestøvere. Betydningen af disse antages dog at være mere begrænset, men en række plantearter bestøves fx primært af natsværmer. Bestøvningen af vilde planter varetages af såvel domesticerede som vilde bier, men de vilde bestøvere anses for at være de vigtigste, selvom honningbier også bidrager til bestøvningen i områder, hvor der er opstillet bistader.

Nærværende rapport er koncentreret om de vilde bestøvere, især bierne, og betydningen af disse for bestøvningen af planter i naturen. De vilde bestøvere udgør i sig selv et vigtigt biodiversitetsselement, men bidrager via bestøvningen også til opretholdelsen af den floristiske diversitet. Tilsvarende bidrager honningbien via bestøvningen af en del vilde planter til den floristiske diversitet. Rapporten vil præsentere den eksisterende viden og desuden afdække videnshuller og dermed behovet for yderligere undersøgelser og initiativer på området. Rapporten vil have fokus på danske forhold, men i øvrigt inddrage internationale forskningsresultater i videst muligt omfang.

Såvel i Danmark som i mange andre lande over det meste af verden er bestøverne i tilbagegang. Vi vil i rapporten sammenfatte den eksisterende viden omkring status for bestøverne med fokus på forholdene i Danmark. Desuden vil vi se på, hvilke forhold der i særlig grad udgør trusler for bestøverne og de insektbestøvede planter, ligesom vi vil beskrive mulige tiltag til forbedring af forholdene for bier og insektbestøvede planter.

Projektgruppen ønsker at takke Birgitte Lund, Plantedirektoratet, for hendes hjælp gennem hele projektet. Vi ønsker ligeledes at takke Isabel Calabuig og Henning Bang Madsen, begge Københavns Universitet, henholdsvis Statens Naturhistoriske Museum og Biologisk Institut, samt Yoko Dupont, Aarhus Universitet, Biologisk Institut, for deres værdifulde kommentarer.



## Sammenfatning

Sammenspillet mellem bestøvende insekter og planter er et klassisk eksempel et mutualistisk forhold, hvor begge parter har gavn af samspillet. Plantens pollen og nektar udgør den vigtigste fødekilde for de bestøvende insekter, og når insektet besøger planten får den samtidig spredt sit pollen til andre planter og dermed sikret bestøvningen.

Blandt de omkring 1500 plantearter, der forekommer i Danmark, er knap 80% dyrebestøvede, og insektbestøvning er langt det almindeligste. Det vil sige, at planterne helt eller delvist er afhængige af forekomsten af bestøvende insekter. Flere insektgrupper deltager i bestøvningen, men bierne anses dog for langt den vigtigste gruppe, desuden deltager sommerfugle, fluer – navnlig svirre- og humlefluer – samt hvepse og afte/natsværmere. Den danske bifauna består foruden honningbien af omkring 275 arter af vilde bier, hvoraf 29 er humlebier og de resterende enlige eller solitære bier. Hovedvægten i rapporten er lagt på bier og især humlebier, idet den er langt den mest velundersøgte gruppe.

Bestøvningen er en meget vigtig økosystem ydelse, "ecosystem service", og opretholdelsen er afgørende for bevarelsen af mangfoldigheden af såvel planter som insekter. Gennem de seneste årtier er der imidlertid observeret en voldsom tilbagegang for bestøvende insekter såvel regionalt, nationalt som globalt. Enkelte undersøgelser har dokumenteret en tilsvarende tilbagegang for insektbestøvede planter. Der er derfor behov for en større samlet indsats for at bremse denne udvikling og mangfoldigheden af insekter såvel som bestøvningen af vilde planter og afgrøder.

Nærværende rapport dokumenter, at der er forsket meget i vilde bestøvere, deres fødeplanter og bestøvning. På trods af dette kender man ikke de vilde planters bestøvningsbehov, og på den baggrund er det på nuværende tidspunkt ikke muligt at sige hvilke plantearter, der er mest truede i forbindelse med tilbagegangen blandt bestøvere.

I rapporten er status for viden omkring danske bier og de faktorer, der påvirker forekomsten, præsenteret. Ligeledes er status for viden omkring bestøvningen af vilde planter og den føderessource planterne udgør for bierne præsenteret. Endelig gennemgås en række allerede etablerede metoder til forbedring af forholdene for pollinatorer og planter.

## Summary

The interplay between pollinators and plants is a classic example of a mutualistic relationship where both parties benefit from interaction. Plant produced pollen and nectar is the main source of food for pollinating insects, and when the insect visits the plant its pollen is spread to other plants, and thereby pollination is secured.

Among the approximately 1500 plant species occurring in Denmark, almost 80% are animal-pollinated and insect pollination is by far the most common. This means that the plants are fully or partially dependent on the presence of pollinating insects. Several insect groups are involved in pollination and bees are considered by far the most important, however, butterflies, flies - especially hoverflies – wasps, and moths also participate. Besides honey bee, the Danish bee fauna consists of about 275 species of wild bees which encompass 29 species of bumblebees and about 275 species of solitary bees. In the present report, emphasis is on bees, bumblebees in particular, since it is by far the most well-studied group.

Pollination is a very important ecosystem service and maintenance of pollination is essential for the diversity of both plants and insects. However, in recent decades a sharp decline of pollinating insects, both regionally, nationally and globally have been reported. Few studies have documented a similar decline in insect-pollinated plants. Therefore, concerted efforts are needed to halt this trend and secure diversity of insects as well as pollination of wild plants and crops.

This report documents the research on wild pollinators, their food plants and pollination. Despite many years' research we do not know the pollination requirements for the vast majority of wild plants, and it is currently not possible to predict which species are most threatened by the decline of pollinators.

# 1 Vilde bestøvere – primært bier

I Danmark deltager en række forskellige insekter i bestøvningen af afgrøder og vilde planter. Bierne anses for langt de vigtigste, men desuden deltager bl.a. hvepse, forskellige fluer - primært svirrefluer og humlefluer, samt sommerfugle og aften/natsværmere i bestøvningen. Rapporten omhandler primært bierne.

Den danske bifauna består foruden honningbier af omkring 275 arter, hvoraf 29 er humlebier (inkl. snyltehumler) og ca. 245 er solitære bier fordelt på 31 slægter (Madsen & Calabuig 2008, 2010).

Bierne kan inddeles i 6 familier (se Tabel 1.1). Blandt de danske bier er kun humlebier og honningbier, der begge hører til familien Apidae, sociale bier. Alle øvrige bier lever solitært og kaldes samlet for enlige eller solitære bier. De sociale bier lever i bi-familier, ikke at forveksle med de før omtalte familier, der er en taksonomisk betegnelse, som benyttes ved klassificering indenfor biologien. Bi-familien bor i en rede eller et stade (domesticerede bier) og består af en dronning, arbejdere (sterile hunner), hanner, som skal befrugte dronningen, men uden opgaver i boet, og nye dronninger. De solitære bier har ikke dronning og arbejdere. Entomologisk Tidsskrift har påbegyndt en tjekliste for Danmarks bier, som giver en fin oversigt over danske bier og nyttig information om kendetegn, udbredelse og biologi for udvalgte arter. Serien består foreløbig af 3 udgivelser (Madsen & Calabuig 2008, 2010, Calabuig & Madsen 2009), der dækker familierne Collectidae, Andrenidae, Halictidae, Melittidae og Megachilidae. Dupont & Madsen (2010) giver oversigt over danske humlebier. Bøger som Westrich (1990), Goulson (2010), O'Toole & Raw (1999), Michener (2007) og Benton (2006) giver indgående beskrivelser af biernes økologi og deres krav til levestederne. Flere af bøgerne indeholder desuden bestemmelsesnøgler.

Kun blandt humlebier har alle arter danske navne, som i teksten vil blive anvendt sammen med de latinske navne. Hvor der findes danske navne på de enlige bier, vil disse også blive angivet.

## 1.1 Vilde biers fødesøgning

Vi vil i dette kapitel give et review af litteraturen vedr. biernes fødesøgning, idet en forståelse af fødesøgningen er afgørende for at forstå forekomsten af bierne i landskabet og dermed eventuelle begrænsninger i

Tabel 1.1. Danske taxa af bier med angivelse af familier, underfamilier og slægter samt antallet af danske arter tilhørende de enkelte slægter. Efter Madsen og Calabuig 2008 opdateret efter kommentarer fra H.B. Madsen

Familie/underfamilie	Slægt – latin	Slægt – dansk navn	Antal arter i DK
<b>Colletidae</b>		korttungebier	
Colletinae	Colletes	silkebier	8
Hylaeinae	Hylaeus	maskebier	19
<b>Andrenidae</b>		gravebier	
Andreninae	Andrena	jordbier	60
Panurginae	Panurgus	strihårsbier	2
<b>Halictidae</b>		vejbier	
Rophitinae	Rophites	skægbier	1
	Dufourea	glansbier	4
	Halictus	bånd-vejbier	8
	Lasioglossum	smal-vejbier	30
	Sphecodes	blodbier	15
<b>Melittidae</b>		sommerbier	
Dasypodinae	Dasypoda	buksebier	2
Melittinae	Melitta	høstbier	4
	Macropis	oliebier	2
<b>Megachilidae</b>		bugsamlerbier	
Megachilinae	Heriades	hulbier	1
	Hoplitis	gnavebier	4
	Hoplosmia	tornbier	1
	Chelostoma	saksebier	3
	Osmia	murerbier	10
	Trachusa	harpiksbier	1
	Stelis	panserbier	4
	Anthidiellum	krukkebier	1
	Anthidium	uldbier	2
	Megachile	bladskærerbier	12
	Coelioxys	keglebier	6
<b>Apidae</b>		langtungebier	
Nomadinae	Nomada	hvepsebier	34
	Biates	perlebier	1
	Epelus	filtbier	3
Apinae	Eucera	langhorns-bier	1
	Anthophora	vægbier	7
	Melecta	sørgebier	2
	Bombus	humlebier og snyltehumler	29
	Apis	honningbier	1

forekomsten forårsaget af manglende føderessourcer. Kendskab til fødesøgningen er ligeledes vigtig for at vurdere effekten af tiltag til forbedring af forholdene for bestøverne. Endelig er biernes fødesøgning årsagen til den økologiske tjenesteydelse i form af bestøvning, som bierne leverer overfor både afgrøder og vilde planter, se i øvrigt kap. 7.

Planterne besøges ikke tilfældigt af insekterne, idet fouragerende insekter ofte har en tillært evne til at genfinde blomster, som tidligere har vist at give belønning. Denne adfærd, der omtales som blomsterkonstans (Grant 1950), blev første gang beskrevet af Aristoteles omkring 350 f.Kr, og siden Darwins adfærdsstudier i slutningen af det nittende århundrede (Darwin 1876) har der været mange undersøgelser af blomsterkonstans (se Goulson 2010). Blomsterkonstans er primært undersøgt for

honning- og humlebier, men er sandsynligvis et generelt fænomen blandt dyr, der samler nektar og pollen og kendes også fra sommerfugle (Lewis 1989, Goulson & Cory 1993, Goulson et al. 1997a,b) og svirrefluer (Goulson & Wright 1998). Der mangler dog en almindelig accepteret forklaring på fænomenet, som fortsat diskuteres (se Goulson 2010).

Blomsterkonstans er normalt ikke absolut, hvilket betyder, at bestøverne også besøger andre arter end den foretrukne. Humlebier besøger således typisk blomster fra flere arter på en fødesøgning og er generelt mindre blomsterkonstante end honningbier (Grant 1950, Free 1970, Thomson 1981, Gegear & Laverty 2004). Bestøverne har desuden evnen til at skifte præferencer og hurtigt tillære nye (Menzel 1969, 1990, Meineke 1978). Hvis den foretrukne blomst fx er sjælden, opgiver både honningbier, humlebier og svirrefluer "trofastheden" (Kunin 1993, Chittka et al. 1997). Tilsvarende fandt Fontaine et al. (2008), at mørk jordhumle (*B. terrestris*) benyttede en bred vifte af arter, når de oplevede intraspecifik konkurrence om føden. Generelt fraviges princippet om specialisering til fordel for generalisering, dvs. at flere arter besøges i stedet for en enkelt, hvis der er knaphed på blomster (Levins & MacArthur 1969, Kunin & Iwasa 1996), og bier og sommerfugle skifter hyppigere mellem forskellige plantearter, når den tid, de bruger til at tømme en blomst, falder (Chittka et al. 1997, Goulson et al. 1997b). Tiden, der benyttes til fødesøgning i en enkelt blomst, kan således benyttes som en indikator for den "belønning", dvs. den mængde nektar bien får ved besøget (Pyke 1978a, Schmid-Hempel 1984, Bertsch 1987, Greggers & Menzel 1993).

Blomsterkonstans er afgjort af stor betydning for planternes reproduktion, idet pollenspild og forurening/overklistring af griflen med pollen fra andre arter minimeres, såfremt bestøveren gentagende besøger blomster af den samme art. Se i øvrigt kap. 7.4 vedr. interspecifik konkurrence om bestøvning.

De sociale bier, dvs. humlebier og honningbier, samler nektar og pollen fra mange plantefamilier og fra morfologisk forskellige planter. De betegnes polylektiske. Disse bier har typisk en levetid, der er længere end de enkelte planters blomstringstid og har derfor også behov for forskellige fødekilder gennem flyvetiden. En del solitære bier er også polylektiske, men mange arter udnytter imidlertid kun pollen fra én eller få nærtstående og morfologisk ensartede plantefamilier (benævnes oligolektiske). Nogen er endog strengt oligolektiske og samler kun pollen fra ganske få nærtstående plantearter. Planterne besøges og bestøves dog som oftest ikke bare af en art, men af en række arter bier. Endelig er der nogle slægter af bier, såvel blandt solitære som sociale bier, som lever som fodersnyltere hos andre bier (Dupont & Madsen 2010). Denne levevis kaldes også kleptoparasitisk.

Ofte er både humlebier og solitære bier mere specialiserede i deres blomstervalg, når de søger pollen, end når de søger nektar. Oligolekti eller pollenspecialisering regnes som en basal/oprindelig karakter med Mellitidae som mest oprindelige og mest oligolektiske mens Apidae repræsenterer de mest udviklede og også mindst specialiserede bier (H.B. Madsen pers. comm). De to danske arter af oliebie (slægten *Macropis*), der er strengt oligolektiske på fredløs (*Lysimarchia* spp.) (Madsen & Calabuig 2010), kan ses som eksempler den oprindelige karakter. De fleste undersøgelser tyder på, at specialiseringen skyldes, at de voksne bier

kun "kender" en type blomster som pollenkilde, og ikke at pollen fra andre arter er ufordøjelig eller direkte giftig for larverne, se i øvrigt Madsen & Calabuig (2008, 2010). En tilsvarende specialisering findes ikke hos de planter, som udgør pollenkilder for oligolektiske bier. Disse planter besøges typisk af en række bestøvende insekter.

Oligolektiske bier har typisk en kort flyvesæson, som falder sammen med blomstringen af den eller de plantearter bierne besøger. Som eksempel på strengt oligolektiske bier kan nævnes blåhat-jordbien (*Andrena hattorfiana*) (Figur 1.1), der udelukkende fouragerer på blåhat (*Knautia arvensis*), og *A. nasuta* henter udelukkende pollen på læge-oksetunge (*Anchusa officinalis*).



Figur 1.1 Blåhat-jordbien (*Andrena hattorfiana*) på blåhat (*Knautia arvensis*) ved Hverrestrup Bakker (Himmerland). Foto: Henning Bang Madsen, 14. juli 2005.

Andre eksempler på oligolektiske jordbi-arter er *A. nyctemera*, *A. praecox* og *A. apicata*, der alle udelukkende henter pollen på pil, og derfor også er forårsaktive bier. *A. praecox* (Figur 1.2) kaldes ligefrem forårs-jordbi.



Figur 1.2 Forårs-jordbien (*Andrena praecox*) på selje-pil (*Salix caprea*) ved Vestvolden (Brøndby). Foto: Henning Bang Madsen, 11. april 2009.

Humblebier er ikke strengt specialiserede, men nogle arter som kløverhumle (*B. distinguendus*), felthumle (*B. ruderatus*), klokkehumle (*B. soroeensis*), jordboende humle (*B. subterraneus*) og græshumle (*B. ruderarius*) besøger typisk et begrænset antal arter. Disse tilhører typisk ærteblomst- (Fabaceae), læbeblomst- (Laminaceae), kartebolle- (Dipsacaceae), rosen- (Rosaceae), rublad- (Boraginaceae) og kurveblomstfamilien (Asteraceae). Fødepræferencerne for de enkelte humlebiarter fremgår af App. 1. Som det fremgår af dette, udnytter almindelige humlebi-arter, som fx lys og mørk jordhumle, stenhumle, havehumle, agerhumle, og hushumle, generelt mange forskellige vilde plantearter, tilhørende mange forskellige plantefamilier, og de udnytter desuden også mange forskellige haveplanter og flere blomstrende afgrøder (Benton 2006, Goulson et al. 2002, 2005). De sjældne og udryddelsestruede arter, som fx kløverhumle, felthumle, græshumle, moshumle og hedehumle, udnytter derimod et begrænset antal arter tilhørende få familier (Goulson 2010). Man skal dog være opmærksom på, at almindelige og hyppigt forekommende arter også hyppigere vil blive iagttaget, hvorimod fødevalget for de mindre almindelige arter godt kan være mere varieret end antaget på baggrund af de meget få observationer, der findes.

For en række humlebiarter udgør rødkløver (*Trifolium pratense*) en meget væsentlig pollenkilde, således er det i en britisk undersøgelse af pollenkurvenes indhold hos kløverhumle fundet, at 71 % af pollen var rødkløver, medens sorthoved knopurt (*Centaurea nigra*) udgjorde 15 %. Kløverhumlen besøger dog ikke udelukkende de to arter. I stort set alle prøver var der flere arter tilstede (Benton 2006).

## 1.2 Status og udvikling for vilde bestøvere i Danmark

Den eneste samlede vurdering af alle bier i Danmark er tilbage fra 1921 (Jørgensen 1921). I 2009 blev der gennemført rødliste-vurdering af status

og udvikling for danske humlebier (Madsen 2009, (<http://www.dmu.dk/dyr-planter/roedliste/>). Bortset fra denne rødliste findes der ingen landsdækkende undersøgelser og vurderinger af danske bier. Entomologisk Tidsskrift har påbegyndt en tjekliste for Danmarks bier, som, når den er færdig, vil give et samlet katalog over alle danske bier, men der vil fortsat mangle en national kortlægning af biernes udbredelse og forekomst. Serien består foreløbig af 3 udgivelser (Madsen & Calabuig 2008, Calabuig & Madsen 2009, Madsen og Calabuig 2010), der dækker familierne Collectidae, Andrenidae, Halictidae, Melittidae og Megachilidae.

Ikke mindre end 12 af de 29 danske humlebi-arter er på rødlisten og to sandsynligvis tre af disse, steppehumle (*B. cullumanus*), frugthumle (*B. pomorum*) og felthumle (*B. ruderatus*), er forsvundet fra Danmark for flere årtier siden (Dupont & Madsen 2010, Den danske rødliste). Ingen af de forsvundne arter har nogensinde været almindelige i Danmark, men flere af de i dag rødlistede arter var betydeligt hyppigere i 1930'erne (Stapel 1933, Skovgaard 1936) end de er i dag.

Tallene er lige så dramatiske for andre bestøvere, således er 82 arter (~30,7 %) ud af de 267 danske arter af svirrefluer på rødlisten, 43 arter (55,8 %) af dagsommerfuglene og 23 arter (34,8 %) af sværmere og spindere er ligeledes på rødlisten (Den danske rødliste). Status for de solitære bier kendes ikke, men i en undersøgelse af forekomsten af humlebier og solitære bier i agerlandet (Calabuig 2000) angives status for de solitære bier at ligne, hvad man kender for humlebieerne. Det vil sige, at man vil forvente, at knap halvdelen af arterne er rødlistede.

Nitten ud af 26 nulevende danske humlebiarter er knyttet til agerlandets marker, overdrev, enge og småbiotoper, heriblandt alle ni nuværende rødliste-arter (Tabel 1.2). I rapporten "Danmarks Biodiversitet 2010" vurderes seks ud af de ni rødlistede, nulevende arter at være i fortsat tilbagegang, mens udviklingen er ukendt for de resterende 3 (Tabel 1.2). Blandt de ti arter, der ikke er på rødlisten, er 3 i tilbagegang, og kun for 6 af de ikke rødlistede arter vurderes udviklingen at være stabil eller i fremgang (Strandberg & Krogh 2011).



Tabel 1.2. Status og udvikling for nulevende danske humlebiarter tilknyttet agerland (marker og småbiotoper), enge og overdrev. Udviklingen er vurderet ved ekspertskøn (Y. Dupont og H.B. Madsen). <sup>1)</sup> angiver at arten er fundet i rødkløvermarker til frøproduktion i 2008 (Wermuth & Dupont 2010), <sup>2)</sup> at arten er fundet i rødkløvermarker til frøproduktion i 2009 (Boll 2010), <sup>3)</sup> at arten er fundet i høslætmarker, overdrev eller enge i Jylland i perioden 1998-2002 (Schmidt 2003), <sup>4)</sup> at arten forekom i et eller flere af 10 jyske hegn på konventionelle landbrug (Navntoft et al. 2011).

		Rødliste status	Tilbage gang	Stabil	Fremgang	Ukendt
<i>Bombus barbutellus</i>	Havesnyltehumle	EN				X
<i>B. campestris</i>	Agersnyltehumle	NT				X
<i>B. distinguendus</i> <sup>3)</sup>	Kløverhumle	CR	X			
<i>B. humilis</i>	Foranderlig humle	VU				X
<i>B. ruderals</i>	Felthumle	CR	X			
<i>B. subterraneus</i>	Jordboende humle	NT	X			
<i>B. sylvarum</i>	Skovhumle	NT	X			
<i>B. veteranus</i> <sup>3)</sup>	Enghumle	VU	x			
<i>B. ruderals</i> <sup>3)</sup>	Græshumle	NT	x			
<i>B. cryptarum</i> <sup>3)</sup>	Pilejordhumle	LC				x
<i>B. lucorum</i> <sup>1) 2) 3) 4)</sup>	Lys jordhumle	LC		X		
<i>B. terrestris</i> <sup>1) 2) 3) 4)</sup>	Mørk jordhumle	LC		x		
<i>B. hortorum</i> <sup>1) 2) 3) 4)</sup>	Havehumle	LC		X		
<i>B. hypnorum</i> <sup>1) 2) 3) 4)</sup>	Hushumle	LC		X		
<i>B. lapidarius</i> <sup>1) 2) 3) 4)</sup>	Stenhumle	LC		X		
<i>B. pascuorum</i> <sup>1) 2) 3) 4)</sup>	Agerhumle	LC		X		
<i>B. muscorum</i> <sup>1) 2) 3)</sup>	Moshumle	LC	x			
<i>B. pratorum</i> <sup>1) 3)</sup>	Lille skovhumle	LC	x			
<i>B. soroeensis</i> <sup>3)</sup>	klokkehumle	LC	x			

I en nyligt gennemført undersøgelse i 10 jyske hegn alle beliggende på konventionelle landbrugsbedrifter sås kun de 6 almindeligste arter af humlebier (Tabel 1.2) og alle kun i meget lave antal (Navntoft et al. 2011). Igangværende undersøgelser i økologiske rødkløvermarker, der udnyttes til frøproduktion, beliggende på Fyn og i Jylland, har foreløbig dokumenteret en lignende artsdiversitet. I feltarbejde gennemført i 2008 (Wermuth 2009, Wermuth & Dupont 2010) og 2009 (Boll 2010) blev fundet 8 hhv. 7 almindeligt forekommende humlebiarter (Tabel 1.2). Disse undersøgelser er gennemføres på samme måde og så vidt muligt også i de samme lokalområder, som tilsvarende undersøgelser foretaget af Skovgaard i 1930'erne (Skovgaard 1936). I 30'erne blev der udover de 7-8 arter, der også findes i dag, fundet kløverhumle, jordboende humle, skovhumle, enghumle og græshumle. Disse arter er i dag alle sjældne eller udryddelsestruede. Der er således sket en tydelig tilbagegang for humlebiarterne i rødkløvermarker, der må betegnes som et nøgle-habitat. Boll (2010) fandt, at arterne mørk og lys jordhumle (*Bombus terrestris/lucorum*) var langt de hyppigst forekommende. Desuden forekom stenhumle (*B. lapidarius*) (Figur 1.3) og agerhumle (*B. pascuorum*) i alle undersøgte marker dog generelt ved lavere tætheder. Havehumle (*B. hortorum*) og moshumle (*B. muscorum*) blev fundet på 13 henholdsvis 14 ud af de undersøgte 17 marker. Hushumle (*B. hypnorum*) forekom kun i 3 marker og ved meget lave tætheder (1-3 individer). Wermuth fandt ud over de allerede nævnte arter også lille skovhumle (*B. pratorum*). Boll (2010) undersøgte sammenhængen mellem forekomsten af humlebier og forskellige arealkategorier indenfor en 500 m radius med centrum i kløvermarken. Han fandt, at det samlede areal med mange føderessourcer

bedst forklarede tætheden af jordhumle og stenhumle, og rødkløvermarkerne var den største ressource i landskaberne. Markarealet var dog ikke signifikant korreleret til tætheden. Multipliseres markarealet derimod med antallet af blomster pr. arealenhed, således at man har et udtryk for den samlede føderessource, fandtes en positiv relation til tætheden af de to humlebi-arter. For ager- og havehumle, var arealer som skov, krat og hegn, især velegnede som redelokaliteter, bedst korreleret til tætheden.

Som dokumenteret i en mini-atlasundersøgelse af egentlige humlebier (*Bombus* spp) i 10 kvadrater på 10 x 10 km i Jylland i perioden 1998-2001, er det dog fortsat muligt at finde 16 humlebiarter i Danmark. Kun 7 arter blev fundet i alle 10 kvadrater, og rødliste-arterne kløverhumle, foranderlig humle, græshumle og enghumle forekom kun i et kvadrat, klokkehumble i 2 kvadrater og de resterende 4 arter i 5-8 kvadrater. De sjældne og rødlistede arter blev typisk fundet i habitater som overdrev, heder, høslætmarker og strandenge (Schmidt 2003). Se i øvrigt Tabel 5.1, p. 28 vedr. de enkelte arters foretrukne habitater.



Figur 1.3 Stenhumle (*B. lapidarius*) på alm kællingetand (*Lotus corniculatus*). Foto: Henning Bang Madsen.

### 1.3 Status for vilde bier i resten af verden

Gennem de seneste 10-15 år har man været opmærksom på en tiltagende krise for bestøvende insekter, og den økosystemydelse, nemlig bestøvningen, som de varetager (Allen-Wardell et al. 1998, Kearns et al. 1998, Kevan 1999, Biesmeijer et al. 2006, Potts et al. 2010). Allerede i 1998 mødtes forskere fra hele Nordamerika (USA, Canada og Mexico) og konkluderede, at tilbagegangen for såvel domesticerede som vilde bier var vel-dokumenteret, og at der var behov for beskyttelse og forvaltning af vilde bestøvere for at sikre såvel fødevarerforsyning som biodiversitet (Allen-Wardell et al. 1998). De foreslog også en række nødvendige tiltag: 1) øget forskning i pollinatorer, 2) langtidsundersøgelser af lethale og sublethale

effekter af pesticider på vilde pollinatorer, 3) undersøgelser af betydningen af habitatfragmentering for vilde bestøvere, 4) undersøgelser af besøgsfrekvens og frøsætning hos truede plantearter og etablering af reetableringsplaner for disse, der også inkluderer hensyn til habitatkrav for særligt betydningsfulde pollinatorer, 5) identifikation og beskyttelse af blomsterressourcer langs trækrutterne for trækkende pollinatorer og 6) investering i restaurerings- og managementprojekter for en række pollinatorer og deres habitater (Allen-Wandell et al. 1998). En efterfølgende treårig undersøgelse af humlebier i USA underbygger konklusioner om en markant tilbagegang (Cameron et al. 2010). De viser samtidig, at bestandene af de arter, der er i markant tilbagegang hyppigt var inficerede med pathogenet *Nosema bombi* og desuden havde en lavere genetisk diversitet end populationer af stabile arter.

Der er i dag meget opmærksomhed på tilbagegangen for såvel honningbier som vilde bestøvere (fx Benton 2006, Goulson et al. 2006, Biesmeijer et al. 2006, Neumann & Carreck 2010, Potts et al. 2010). Der mangler data, der dokumenterer forholdene for de vilde bestøvere i Europa (Aizen & Harder 2009). EU-projektet STEP, Status and Trends for European Pollinators (<http://www.step-project.net/>), der ledes af S. Potts fra University of Reading og har deltagere fra 16 europæiske lande, her iblandt Danmark (Aarhus Universitet), forventes at bidrage væsentligt til status og udvikling for de vilde bestøvere i Europa. Projektet startede i 2010 og afsluttes i 2014.

## 2 Trusler mod de vilde bestøvere

Årsagerne til tilbagegangen for bestøverne er delvis ukendte, men mange faktorer som fx tab af habitater, fragmentering af landskabet, gødskning, pesticider, patogener, klimaændringer og interaktioner mellem disse menes alle at spille en rolle (se review Potts et al. 2010). Det er i dag sandsynliggjort og alment accepteret, at intensiveringen af landbrugsdriften, og herunder fragmentering af landskabet, gødskning, brug af pesticider og ændret afgrødevalg, har haft afgørende betydning for tilbagegangen i biodiversiteten i agerlandet og dermed også for bestøverfaunaen og insektbestøvede planter (Osborne & Corbet 1994, Kremen et al. 2002, Benton et al. 2003, Steffan-Dewenter et al. 2005, Tscharrntke et al. 2005, Goulson et al. 2006). Intensiveringen af landbruget har pågået i mere end 200 år, men indenfor de sidste 50-100 år har hastighed såvel som omfang af ændringerne for alvor taget fart. Tilsvarende effekten af intensiveringen indenfor landbruget må intensiveringen af skovdriften formodes at have påvirket arter knyttet til skovområder negativt (H.B. Madsen pers. comm.). Endelig diskuteres det hvorvidt konkurrencen fra honningbien har en betydning, se i øvrigt kap. 4. Nedenfor vil vi præsentere status for viden vedr. betydning af de enkelte påvirkningsfaktorer.

### 2.1 Betydningen af fragmentering af landskabet for bier og planter

Semi-naturlige habitater udgør vigtige habitater for de vilde bestøvere, og tab af habitater og fragmentering af landskabet udgør en alvorlig trussel for biodiversiteten (Osborne et al. 1991, Jauker et al. 2009). I Danmark såvel som i mange andre lande i Europa har fragmenteringen ført til, at naturen i landbrugslandet i dag findes som isolerede småbiotoper (Kwak et al. 1996, Young et al. 1996, Steffan-Dewenter & Tscharrntke 1997, 1999). I Danmark udgør agerlandet 62 % af det samlede landareal, heraf er omkring 96 % marker i omdrift, og småbiotoper udgør knap 4 % (Strandberg & Krogh 2011). Den gennemsnitlige markstørrelse er steget og stiger fortsat, og som en konsekvens af dette sløjfes hegn og andre småbiotoper. I perioden 1998 til 2008 steg markstørrelse med 7%, og arealet med levende hegn faldt tilsvarende (Strandberg & Krogh 2011). Tilbagegangen i hegn, stendiger (Figur 2.1) og markskel betyder ikke blot tab af føderessourcer, men også tab af vigtige rede- og overvintringssteder for bierne.

Der findes kun få egentlige undersøgelser af betydning af fragmentering for pollinatorerne, hvoriblandt sommerfugle er den bedst undersøgte artsgruppe (fx Jennersten 1988b, Steffan-Dewenter & Tscharrntke 2000a). Undersøgelserne tyder på, at insektgrupperne påvirkes forskelligt og kropstørrelse (= fourageringsafstand, se kap. 5.6), fødespecialisering og social adfærd har betydning for sammenhængen mellem artsrigdom og patch størrelse og dermed for biernes respons på fragmentering af landskabet (Bommarco et al. 2010, Krauss et al. 2009, Steffan-Dewenter et al. 2002, 2006, Donaldson et al. 2002). Arter, der kan udnytte mange forskellige ressourcer (generalister), får lettere deres fødebehov dækket i modsætning til specialisterne, der kun kan udnytte et eller få fødeemner. Som

et resultat af dette klarer pollinatorer, der er generalister sig også bedre end specialister i et menneskepåvirket landskab (Dupont & Overgaard Nielsen 2006). I en stor undersøgelse af betydningen af tab af habitater for vilde bier fandt Bommarco et al. (2010), at tab af habitat fører til ændret artssammensætning af bi-samfundet. Således reagerede sociale bier negativt uanset kropstørrelse, medens små generalister reagerede mere negativt på tab af habitater end små specialister. Modsat fandt Steffan-Dewenter et al. (2002), at solitære bier reagerer mere på tab af habitater end sociale bier navnlig på lokal skala, hvilket får dem til at pege på vigtigheden af at undersøge effekten på flere rumlige niveauer.



Figur 2.1 Stendige i herregårdslandskab ved Fåborg på Sydfyn. Foto: Nanna Strandberg april 2010.

Sløjfning af habitater og fragmentering af landskabet kan også føre til manglende bestøvning. Arter, der findes i små og/eller isolerede habitater, har en højere ekstinktions rate på grund af den begrænsede populationsstørrelse og afstanden til andre populationer af den samme art (Hanski & Ovaskainen 2000). Arter, der har en stor spredningsevne, kan lettere "hoppe" fra "ø til ø" og klarer sig derfor bedre i et fragmenteret landskab end arter med begrænset spredningspotentiale (Öckinger & Smith 2006, Hanski & Ovaskainen 2000). Små og/eller isolerede bestande af planter tiltrækker ikke nødvendigvis pollinatorer. Dette er blandt andet vist for den rødlistede art bredbægret ensian (*Gentianella campestris*) i en svensk undersøgelse (Lennartsson 2002) og for to australske plantearter (*Acacia brachybotrya* og *Eremophila glabra*), der voksede i lineære isolerede bestande (Cunningham 2000). Disse planter modtog mindre pollen, end hvor de voksede i større bestande, og tilførsel af supplerende pollen til de isolerede planter resulterede i forøget frøproduktion. Plantepopulationer, som pga. fragmentering af landskabet er blevet isolerede, kan pga. reduceret krydsbestøvning blive udsat for indavl (Senft 1990, Jennersten et al. 1992, Steffan-Dewenter & Tschardt 1997, 1999). Tilsvarende kan sjældne planter også være udsat for indavl (Fischer & Matthies 1997). Goulson (2010) påpeger, at insekternes flyveradius (se kap. 5.6 vedr. fourageringsafstand) har betydning og at planter, der be-

støves af humlebier, her har en fordel frem for planter, der overvejende bestøves af de oftest meget mindre solitære bier.

## 2.2 Betydningen af dyrkningsformen (pesticider, gødskning, afgrødevalg) for vilde bier

Landbrugsdriften påvirker pollinatorerne direkte såvel som indirekte via påvirkningen af fødegrundlaget. Gennem de seneste 50 år er landbrugsdriften ændret betydeligt med konsekvenser for bestøvere såvel som planter.

Muligheden for at benytte kunstgødning har fx fuldstændig ændret driften og artssammensætning i græsmarkerne. Hvor de tidligere havde et stort indhold af bi-bestøvede planter, er de i dag fuldstændig domineret af få højproduktive græsser. Markerne omlægges med få års mellemrum for at opnå et højt udbytte, og de høstes så tidligt og hyppigt gennem sæsonen, at de iblandede kløverarter, typisk hvidkløver og eventuelt rødkløver, ikke kommer til blomstring før sidst på sommeren (fx Goulson 2010).

Kunstvanding og gødskning er påvist at give større blomster og dermed mere nektar samt at øge indholdet af visse aminosyrer og sukkerkoncentrationen i nektar (Petanidou et al. 1999, Thompson 2001, Spaethe et al. 2001, Gardener & Gillman 2001, Cartar 2004).

Samtidig med at mange småbiotper fjernes eller bliver mindre, er mange også påvirkede af pesticidanvendelsen på markerne, som ved vindafdrift føres ind over naboarealerne. Insekticiderne kan have en direkte skadelig virkning overfor insekter såvel i marken som i marknære habitater, der udsættes for afdrift. Ved godkendelsen af pesticider undersøges effekten på honningbier, og godkendte produkter, der har effekt på honningbier, har et såkaldt bi-mærke, der begrænser anvendelsen til tidlig morgen og sen aften, hvor honningbierne ikke er aktive. Denne sprøjteadfærd gør imidlertid, at humlebier er mere udsatte, da de også er aktive først og sidst på dagen. Effekten på humlebier og andre vilde bestøvere undersøges ikke i dag, og der findes kun få toksikologiske data for vilde bestøvere, primært på mørk jordhumble (*B. terrestris*) (review af Thompson 2001). Man arbejder i øjeblikket på en revision af EU-direktiverne til godkendelse af pesticider. I to igangværende projekter undersøges effekten af insekticider på vilde bestøvere (EU-projektet STEP (Status and Trends for European Pollinators) med dansk deltagelse og et pilotprojekt "Betydningen af pesticider for forekomsten af vilde bier og honningbier" under Bekæmpelsesmiddelforskningen).

Udover den direkte giftvirkning fra insekticiderne kan bestøverne blive påvirket indirekte via brugen af herbicider (ukrudtsmidler). Ukrudtsmidlerne kan påvirke såvel diversitet som tæthed af bi-planter (Strandberg et al. ikke publicerede data), mængden af blomster på planterne (Christensen 2008) og dermed sandsynligvis også blomsternes indhold og kvalitet af pollen og nektar. Denne indirekte påvirkning af bestøverne via brugen af ukrudtsmidler er der ikke meget viden omkring, men den undersøges også i det danske bidrag til STEP-projektet.

Med de billige kunstgødninger er brugen af bælgplanter i sædskiftet reduceret markant, og dermed er et væsentligt fødegrundlag for bierne også forsvundet (Carvell et al. 2006, Goulson et al. 2005, Westphal et al. 2003). Tilbagegangen for humlebier som kløverhumlen, der er specialist på rødkløver, har været stor og er associeret til tilbagegangen i rødkløvermarker (Boll 2010, Wermuth & Dupont 2010). Dette har uden tvivl betydning men tilbagegangen i naturlige blomsterrige naturtyper, som artsrigt kalk-overdrev (calcareous grassland) og hø-enge, spiller også en meget væsentlig rolle (Goulson et al. 2005, Carvell et al. 2006, H.B. Madсен pers. comm.). Kløverhumlen fandtes før man påbegyndte dyrkningen af rødkløver naturligt på ferske enge og strandenge, hvor den var specialiseret på engens planter. Dyrkningen af rødkløver navnlig i begyndelsen af forrige århundrede gav kløverhumlen en alternativ fødekilde i en periode med meget store tab af naturlige og semi-naturlige habitater. I dag hvor rødkløver til frøproduktion er en meget lille afgrøde og hvor de naturlige og semi-naturlige habitater er få og små og desuden domineres af kvælstofelskende græsser og urter er kløverhumlen blevet meget sjælden.

Vedvarende græsmarker, overdrev og enge var tidlige særdeles værdsatte græsnings- og høslæt områder. I dag er de blevet sjældne habitater, og arealet med vedvarende græsmarker er historisk lavt i Danmark og har siden slutningen af 1990'erne kun udgjort omkring 0,2 % af landbrugsarealet (Strandberg & Krogh 2011). Overdrev, heder og vedvarende græsmarker er ofte domineret af eller indeholder mange plantearter, som kræver bi-bestøvning, og disse plantesamfund er derfor særligt sårbare overfor tilbagegang i bestøverfaunaen (Osborne et al. 1991). Tilsvarende udgør planterne en vigtig fødekilde for bestøvende insekter. Vigtigheden af overdrev, heder og permanente græsmarker for bestøverfaunaen dokumenteres blandt andet af Schmidts undersøgelse af humlebier i 10 tilfældigt udvalgte kvadrater i Jylland i perioden 1998-2001. Undersøgelsen viste, at diversiteten af humlebier og forekomsten af sjældne humlebier var langt højere i disse habitater end fx i rødkløvermarker (Schmidt 2003, Boll 2010, Wermuth 2009).

### **2.3 Betydningen af klimaændringer for bier**

De fleste undersøgelser af betydningen af klimaændringer for bestøverne omhandler sommerfugle. De viser blandt andet, at de senere års klimaændringer har påvirket udbredelsen af visse sommerfugle og klimaændringer i de kommende år forventes at være mere omfattende og have mere markante effekter på blandt andet bestøverne (Settele et al. 2010). Udviklingen for bierne forventes at følge samme tendens, og Williams et al. (2007) fandt sammenhæng mellem tilbagegangen for humlebier i England og klimaændringerne. Effekten af klimaændringerne ses på alle niveauer fra individ-niveau over populationsniveau (Parmesan 2006, Thomas et al 2001, Hegland et al. 2009) til samfunds-niveau (Memmott et al. 2007). Endelig kan påvirkningerne føre til "mis-match" mellem bestøvere og planter såvel rumligt (Schweiger et al. 2008) som tidsmæssigt (Hegland et al. 2009).

Klimaændringer må desuden forventes at give nye arter af såvel planter som bestøvende insekter mulighed for at spredes til og leve i Danmark.

## 2.4 Betydningen af sygdomme, parasitter og rovdyr

Bier har en række fjender, der inkluderer redeparasitter, parasitoider, virus, bakterier, svampe, protozoer, mider, rundorm og rovdyr (fugle, andre insekter, grævling, ræv mus mm.). Nogle angriber boet, som fx redeparasitiske arter, der udnytter biernes bo og oplagrede næring, men også grævling og ræv, der ødelægger reden og tager den oplagrede næring og larverne, påvirker hele kolonien mens andre kun påvirker bestemte livsstadier. Parasitoiderne er andre insektarter, ofte fluer, der lægger deres æg i larver eller voksne bier. Når fluelarven er klækket æder larven bi-larven eller den voksne bi inde fra. Når bien er død æder parasitoiden resten af biens bløddele og forpupper sig i den tomme skal. Den overordnede betydning af disse mange forskellige fjender er kun kendt i begrænset omfang, men der findes en række spredte undersøgelser på udvalgte organismer. Generelt kan det siges, at der er meget stor variation, og infektionsgraden af såvel redeparasitter som parasitoider varierer meget sandsynligvis både lokalt og regionalt.



### 3 Betydningen af upåvirkede naturlige og semi-naturlige habitater for vilde bier

De vildtlevende bestøvere er tilknyttet mange forskellige naturtyper, se også Tabel 5.1, p. 28 vedrørende humlebiernes foretrukne habitater. Mange arter er, som allerede omtalt, knyttet til agerlandets marker, overdrev, enge og småbiotoper, men mange arter forekommer også i upåvirkede naturlige og semi-naturlige habitater (Dupont & Madsen 2010, Gram-Jensen 2010, Madsen & Calabuig 2008, Calabuig & Madsen 2009, Madsen og Calabuig 2010). Generelt er det de lysåbne og tørre naturtyper, som heder, overdrev og strandenge, der foretrækkes af pollinatorerne, men skov og især lysåbne skove, som fx stævningskov og naturskov, er også vigtige for en række arter og udgør desuden vigtige overvintringsområder for mange arter, der søger føden i agerlandet og andre naturtyper i det åbne land.

Der findes meget få undersøgelser af bestøverfaunaen i danske naturtyper udenfor agerlandet. Undersøgelserne af blomsterbesøgende insekter i tre hedeområder i Jylland, Isen Bjerg, der er et større sammenhængende hedeområde, Skov Olesens Plantage, hvor heden er fragmenteret, og Hørbylunde, hvor heden udgør et lille sammenhængende område, er de eneste undersøgelser, der findes videnskabeligt publiceret (Dupont & Overgaard Nielsen 2006, Dupont & Olesen 2009, Dupont et al. 2009). Desuden findes Søren Beks og Mikkel Bundgårds specialearbejder, der begge omhandler bestøvernetværket ved i et skoveng-område ved Møesgaard (Bek 2006, Bundgaard 2003), som desuden også indgår i Dupont et al. (2009).

Dupont og Overgaard Nielsen fandt i alt 57 arter bier tilhørende 6 familier (Apidae, Collectidae, Halictidae, Megachilidae og Melittidae) på de to undersøgte hedelokaliteter, Isen Bjerg og Skov Olesens Plantage. Artsrigdommen var stort set identisk på de to lokaliteter med 42 arter i Isen Bjerg og 43 arter i Skov Olesens Plantage, men kun 28 af arterne blev fundet begge steder. Hvis man ser på samtlige blomsterbesøgende insekter, var der signifikant højere diversitet i det fragmenterede hedeområde, Skov Olesens Plantage, sammenlignet med det større sammenhængende hedeområde (Dupont & Overgaard Nielsen 2006).

Tilbageværende upåvirkede naturlige og semi-naturlige habitater må forventes at være refugier for sjældne og truede arter, selvom habitatændringer som følge af næringsstofbelastning, tilgroning og fragmentering, som det er dokumenteret i Danmarks Biodiversitet 2010, Status, udvikling og trusler (Ejrnæs et al. 2011), må forventes at påvirke diversiteten af såvel fødeplanter som bestøvende insekter negativt. Carvell (2002) har undersøgt det største tilbageværende område i nordvest Europa med kalk-overdrev (unimproved chalk grassland), the Salisbury Plain Training Area, der er et militærområde i Sydengland. Hun fandt 11 arter af humlebier. Heraf forekom 5 arter, lys jordhumle (*Bombus lucorum*), stenumle (*B. lapidarius*), mørk jordhumle (*B. terrestris*) og foranderlig humle (*B. humilis*), i relativt store antal, medens 6 arter forekom i meget små antal. Det gælder græshumle (*B. ruderarius*), agerhumle (*B. pascuorum*), skovhumle (*B. sylvarum*), lille skovhumle (*B. pratorum*), klokkehumle (*B.*

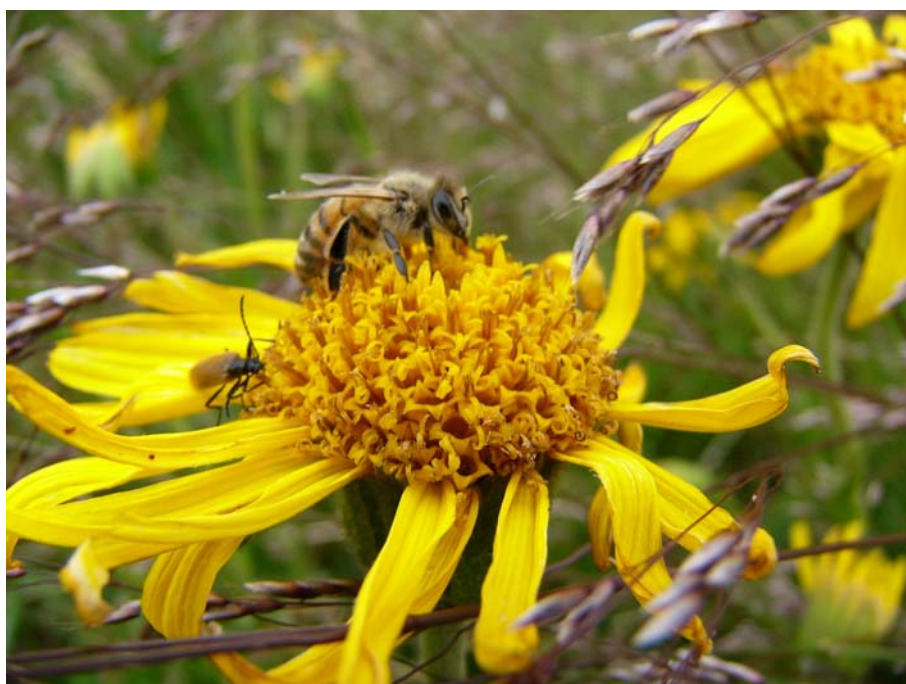
*soroensis*) og felthumle (*B. ruderatus*). Ud af et totalt antal blomsterplanter på 55 blev 20 arter besøgt hyppigt af bierne. Heriblandt var rødkløver (*Trifolium pratense*), mark-rødtop (*Odontites verna*), slangehoved (*Echium vulgare*) og sorthoved knopurt (*Centaurea nigra*) især vigtige.

Eksperimentelle undersøgelser af betydningen af den floristiske diversitet for bestøverfaunaen i Jena i Tyskland underbygger, at artsrigt græsland (overdrev og enge) er vigtigt for både tæthed og diversitet af pollinatorsamfundet (Ebeling et al. 2008).

## 4 Konkurrence mellem domesticerede bier og vilde bier?

I det meste af Europa betragtes honningbier som hjemmehørende, men i Nord-Europa er det usandsynligt, at honningbier ville findes i naturen uden hjælp fra bi-avleren (Goulson 2004).

Uanset deres status er der flere undersøgelser, der peger på at honningbier kan have en negativ påvirkning af vilde bier. Således fandt Forup & Memmott (2005), at der var færre humlebier i engelske hedeområder, hvis der var honningbier tilstede.



Figur 4.1 Honningbi på alm. guldblomme (*Arnica montana*) på jysk hedelokalitet. Foto: Yoko Dupont.

Goulson & Sparrow (2009) fandt, at arbejderne hos fire almindelige humlebi-arter var signifikant mindre, hvor der fandtes honningbier, og Wermuth & Dupont (2010) fandt færre lang-tungede humlebier i blomstrende rødkløvermarker, hvis der fandtes bistader ved marken. Paini & Roberts (2005) finder også en negativ effekt af honningbier på frugtbarheden af den solitære bi *Hylaeus alcyoneus*. Dupont et al. (2004) finder, at nektarressourcerne hos *Echium wildpretii* ssp. *wildpretii*, der er endemisk på Tenerife, tømmes hver dag, når tætheden af honningbier er høj, og at tilstedeværelsen af honningbier medfører, at det mutualistiske samspil mellem blomst og hjemmehørende bestøvere forstyrres. Enkelte undersøgelser finder ingen sammenhæng mellem tilstedeværelsen af honningbier og humlebiernes fitness (Steffan-Dewenter & Tscharrntke 2000b). Gross (2001) fandt, at honningbier var nødvendige for bestøvningen af den endemiske busk *Dillwynia juniperina* i Australien i flere områder, hvor de to vigtigste vilde bestøvere var sjældne.

Det her også væsentligt at bemærke at det er vanskeligt at gennemføre undersøgelser af samspillet mellem vilde bier og honningbier for eksempel i Danmark, hvor der forekommer honningbier dog i varierende antal på de fleste steder. Det er dermed meget vanskeligt at have en god "kontrol" hvor honningbier ikke findes.

## 5 Hvorfor er nogle arter stabile mens andre går tilbage?

De forskellige påvirkningsfaktorer eller trusler påvirker ikke de forskellige arter i samme omfang. Med udgangspunkt i forskelle mellem forskellige humlebi-arter vil vi i det efterfølgende se på, hvorledes forhold som geografisk udbredelse, fødesøgning og herunder forskelle i fourageringsafstand og tungelængde, fremkomsttidspunktet og krav til rede- og overvintringssteder har indflydelse på mulighederne for den enkelte art og dermed for artens status og udvikling.

Bierne kræver for at være til stede i et område, at der er adgang til føde gennem hele sæsonen, at der er velegnede redepladser indenfor flyveafstand til fødekilderne og at der er velegnede overvintringssteder. Desuden er det en væsentlig forudsætning, at bierne er sunde, og dermed at de ikke påvirkes negativt af sygdomme og parasitter. Hvis et eller flere af disse forhold ikke er opfyldt, kan det føre til nedgang i populationerne og i sidste ende til, at arten udryddes lokalt og eventuelt også regionalt. Bierne påvirkes imidlertid ikke ensartet ved mangel på mad, redepladser og overvintringssteder. Som omtalt ovenfor er der 6-7 redebyggende humlebi-arter og desuden 2 meget almindelige snyltehumler (Dupont & Madsen 2010), for hvilke udviklingen er stabil, mens de resterende arter fortsat er i tilbagegang. Som det fremgår af Tabel 5.1 har de humlebi-arter, der er udryddelses truede, en række fællestræk: de er alle langtungede, har relativt små familier, er lommebyggere (pocket makers), dronningerne kommer sent frem om foråret og de findes generelt i færre habitater end de ikke-truede arter. De enlige bier kræver ofte to eller tre forskellige habitater indenfor et begrænset geografisk område for at kunne gennemføre deres livscyklus: et fødehabitat, et redehabitat og eventuelt også et tredje habitat, hvor de indsamler materiale til at bygge reden (Westrich 1996). Vi vil i det følgende se nærmere på disse forhold, og hvordan forskelle mellem bierne kan føre til, at nogle bier klarer sig bedre end andre.

### 5.1 Betydningen af arternes geografiske udbredelse

Generelt er det sådan, at en art, der findes centralt i sit udbredelsesområde, trives bedst. Den kan udnytte de givne ressourcer mest optimalt og kan forekomme også i mindre optimale habitater. Arter, der derimod findes tæt på grænsen for deres udbredelsesområde, er mere følsomme og vil kun trives optimalt i de allerbedste habitater, og selv i disse habitater vil arterne ofte være mindre hyppige end i artens kerneområde. Hvis kvaliteten af et habitat forringes ved, at der bliver mindre føde, færre redepladser eller færre overvintringssteder, vil arter, der er tæt på grænsen for deres udbredelsesområde, påvirkes mest. For en række af de almindeligste humlebiarter som lys jordhumle,

Tabel 5.1. Danske redebyggende humlebiarter opstillet efter stigende tungelængde. Tabellen angiver status, forekomst, flyvetid, tungelængde, placering af rede, boets størrelse samt foretrukne habitater. Pollengemmere benævnes også "pollenstores" og lommebyggere "pocket makers" De med \* mærkede arter findes formentlig ikke længere i Danmark. Efter Dupont & Madsen 2010, m.fl.)

		Rødliste status	Hyppighed	Udbredelse	Bemærkning	Forekomst	Flyvetidens længde	Tungelængde mm	Humblebitype	Boets placering	Antal bier/koloni	Habitater
B. jonellus	hedehumle	LC	4	3	primært Jylland	april-aug.	4	kort	6,4 pollengemmer	O/U	50-120	heder
B. soroensis	klokkehumle	LC	4	1		maj-sep	4	kort	6,5 pollengemmer	U	80-150	åbne land, overdrev, haver
B. cryptorum	pilejordhumle	LC	3	1		marts-aug.	5	kort	pollengemmer	U (O)	70-150	
B. cullumanus *	steppehumle	RE	9			maj-sep	4	kort	pollengemmer	?	?	
B. hypnorum	hushumle	LC	2	1	ny art	april-aug.	4	kort	pollengemmer	O	80-400	heder, parker, bymiljøer, skovbryn, skovlysninger, overdrev, dyrket land
B. lucorum	lys jordhumle	LC	1	1		marts-aug	5	kort	pollengemmer	U (O)	100-400	dyrket land, haver, parker, skovbryn, overdrev, heder, enge
B. magnus	kravejordhumle	LC	4	3	primært Jylland	maj-aug	3	kort	pollengemmer	U	<300	heder, primært Jylland
B. pratorum	lille skovhumle	LC	1	1		april-juli	3	kort	7,3 pollengemmer	O/U	50-120	heder, parker, skovbryn, skovlysninger, enge, heder, dyrket land
B. terrestris	mørk jordhumle	LC	1	1	nær nordgrænse	marts-aug	5	kort	7,6 pollengemmer	U (O)	100-600	dyrket land, haver, parker, overdrev, skovlysninger, heder
B. lapidarius	stenhumle	LC	1	2		april-aug.	4	kort	7,7 pollengemmer	O/U	100-300	dyrket land, haver, parker, skovbryn, heder, enge
B. humilis	foranderlig humle	VU	7	4	kun Jylland	maj-sep	4	lang	8,1 lommebygger	O (U)	50-120	heder, moser, strandenge
B. pascuorum	agerhumle	LC	1	2		april-okt	6	lang	8,5 lommebygger	O (U)	60-150	dyrket land, haver, parker, skovlysninger, skovbryn, overdrev, heder
B. sylvarum	skovhumle	NT	5	1		maj-sep	4	lang	8,8 lommebygger	O/U	80-150	åbne land, overdrev, ruderater
B. distinguendus	kløverhumle	CR	8	4	har været udbredt over det meste af landet	maj-aug	3	lang	lommebygger	U (O)	60-120	dyrket land, strandenge, især kystnært
B. muscorum	moshumle	LC	4	1	kystnært	maj-sep	4	lang	lommebygger	O	50-120	
B. pomorum *	frugthumle	RE	9			maj-aug	3	lang	lommebygger	U	?	
B. ruderarius	græshumle	NT	5	1		maj-aug	3	lang	lommebygger	O (U)	50-100	åbne land, overdrev, ferske enge
B. subterraneus	jordboende humle	NT	6	3	primært Sjælland	maj-aug	3	lang	lommebygger	U	?	overdrev, ruderater
B. veteranus	enghumle	VU	6	3	Jylland og Fyn	maj-sep	4	lang	lommebygger	O (U)	60-130	
B. ruderatus *	felthumle	CR	9			maj-sep	4	lang	11,6 lommebygger	U	50-100	
B. hortorum	havehumle	LC	2	1		april-juli	3	lang	13 lommebygger	O/U	50-120	heder, parker, skovbryn, dyrket land, enge

stenhumle, havehumle, agerhumle, og hushumle ligger Danmark centralt i udbredelsesområdet for arten. Disse arter er også almindelige i det mest af Europa. Udbredelsesforholdene giver dog ikke en fyldestgørende forklaring på de forskelle, der er mellem almindelige og sjældne og udryddelsestruede arter. Mørk jordhumle (*B. terrestris*) er, på trods af at vi er tæt på nordgrænsen for artens udbredelse, sammen med lys jordhumle (*B. lucorum*), en af de almindeligste humlebier i Danmark. En række af de sjældne og truede arter, som fx græshumle, foranderlig humle og skovhumle, har lige som mørk jordhumle en sydlig udbredelse. Kløverhumle har en nordlig udbredelse, og i Storbritannien forekommer den overvejende i Skotland.

## 5.2 Betydningen af biernes fødesøgning

Et andet forhold, der kan være med til at forklare forskelle mellem biernes forekomst, er bredden af artens fødevalg. Både generalister og specialister er dog gået tilbage set over en længere årrække. Biesmeijer et al. (2006) fandt dog, at pollinatorer, der er specialister, er gået mere tilbage end generalisterne. Denne sammenhæng, fandt de også når de sammenlignede bier og svirrefluer, hvor bier er specialiserede som pollinatorer sammenlignet med svirrefluer.

Det er velkendt, at humlebier hurtigt responderer på ressourcerige blomster (Goulson 1999, Stout & Goulson 2002), men modsat ser det ikke ud til, at alle humler er i stand til at ændre fødepræferencer, når føderessourcerne mangler. De humlebier, der er forblevet talrige, har været i stand til at tilpasse deres fødevalg, så det blandt andet også omfatter haveplanter (Fussell & Corbett 1992, Goulson et al 2005, 2006).

### 5.2.1 Mangel på føderessourcer

Honningbier og humlebier har i modsætning til de fleste enlige bier en lang flyvetid og producerer meget afkom. De er derfor afhængige af kontinuerede føderessourcer gennem hele sæsonen (Prys-Jones & Corbet 1991). Mangel på føderessourcer for bestøverne som følge af tab af habitater, fragmentering af landskabet og anvendelsen af gødning og herbicider anses for en væsentlig årsag til tilbagegangen for pollinatorerne (Carvell et al. 2006, Goulson et al. 2005).

Perioder med utilstrækkelige føderessourcer er dokumenteret for honningbier (se også Kryger et al. 2011 og Fig. 4.5 i Axelsen et al. 2011). Til forskel fra de vilde bier kan honningbier få supplerende sukker fra biavleren. De vilde bier er fuldstændig afhængige af ressourcerne i området, og mangel på føde kan udgøre en alvorlig begrænsende faktor. En periode på bare nogle få dage uden tilstrækkelige ressourcer kan være fatale for en koloni, idet humlebier kun opbevarer meget begrænsede sukkerholdige reserver (Corbet et al. 1993). Udenfor perioder med blomstrende afgrøder, såkaldte "mass flowering crops", udgør blomstrende planter i småbiotoper og andre naturlige og semi-naturlige habitater samt haver og parker de eneste fødekilder for bierne. Der findes ingen kvantitative undersøgelser af føderessourcerne for bierne i et givet område, men pollen- og nektarressourcerne anses for begrænsende for humlebier i flere

perioder gennem sæsonen afhængig af de lokalt forekommende afgrøder og naturlige habitater (Calabuig 2000). Fødebehøvet for den enkelte art er dog afgørende for, hvordan arten oplever ressourcerne i forskellige habitater gennem sæsonen. Der er derfor stort behov for undersøgelser af føderessourcerne for de vilde bestøvere og honningbierne i forskellige habitater og områder af landet.

### 5.3 Biernes tungelængde

Bierne opdeles ofte i lang- og korttungede arter, selvom der er en glidende overgang mellem de to grupper. Bier tilhørende familierne Apidae og Megachilidae (se Tabel 1.1) regnes generelt for langtungede (Petanidou et al. 2006), men der er dog betydelige forskelle i tungelængden også hos disse arter (se fx Tabel 5.1), og man taler også om kort- hhv. langtungede humlebier.

Tungelængden er et af de træk, der adskiller de sjældne og truede humlebi-arter fra de almindeligt forekommende arter (se Tabel 5.1). Således er alle sjældne og truede arter langtungede. Dog forekommer humlebien med den længste tunge, havehumle (*B. hortorum*), almindeligt i Danmark, hvilket formentlig hænger sammen med denne arts tidligere fremkomst og korte kolonicyklus. Desuden er havehumle og agerhumle (*B. pascuorum*) ikke tilknyttet samme snævre udvalg af levesteder som de øvrige langtungede arter.



Figur 5.1 Havehumle (*Bombus hortorum*) på alm kællingetand (*Lotus corniculatus*). Foto: Henning Bang Madsen.

Generelt fouragerer de langtungede arter på et begrænset antal plantearter, og en meget stor del af pollen samles på arter fra ærteblomstfamilien (Fabaceae) (Goulson et al. 2005, 2006, 2008). Disse undersøgelser har vist at nogle arter kan hente 90-100 % af deres pollen fra ærteblomster. Det



gælder fx havehumle (*B. hortorum*) (Figur 5.1), felthumle (*B. ruderatus*), jordboende humle (*B. subterraneus*) og foranderlig humle (*B. humilis*). Goulson et al. (2008) har fundet en signifikant negativ sammenhæng mellem variationen af fødeplanterne og tungelængden.

Det er dog ikke umiddelbart indlysende, hvorfor langtungede bier kun udnytter et begrænset antal planter og undgår åbne blomster og blomster med kort kronrør. Umiddelbart ville man forestille sig, at det kunne være en fordel at have en lang tunge, således at man også kunne udnytte blomsterne med langt kronrør (Ranta & Lundberg 1980). Plowright & Plowright (1997) fandt imidlertid, at langtungede bier er langsommere i fødesøgningen end de korttunge, hvis blomsten er åben, og at det var vanskeligt for bieren at styre tungen.

Forskelle i tungelængde kombineret med forskelle i sæsonaktivitet er med til at nedsætte konkurrencen mellem arterne, således at de kan udnytte samme habitat som levested.

#### **5.4 Fremkomsttidspunkt**

Humblebierne varierer meget med hensyn til det tidspunkt dronningen kommer frem fra overvintringsstedet, og der synes at være en sammenhæng mellem dette tidspunkt og status for arten (Tabel 5.2). Således kommer dronningerne hos de sjældne og truede arter generelt frem sent på sæsonen – typisk i maj måned, hvorimod dronningen hos de øvrige arter kommer frem tidligere (marts – april).

Tabel 5.2. Status for danske redebyggende humlebier i forhold til det tidspunkt, hvor dronningen kommer frem fra overvintring. Efter Dupont & Madsen 2010)

		rødlistestatus	flyveperiode
<i>B. cryptorum</i>	pilejordhumle	LC	marts-aug.
<i>B. lucorum</i>	lys jordhumle	LC	marts-aug
<i>B. terrestris</i>	mørk jordhumle	LC	marts-aug
<i>B. hortorum</i>	havehumle	LC	april-juli
<i>B. hypnorum</i>	hushumle	LC	april-aug.
<i>B. jonellus</i>	hedehumle	LC	april-aug.
<i>B. lapidarius</i>	stenhumle	LC	april-aug.
<i>B. pascuorum</i>	agerhumle	LC	april-okt
<i>B. pratorum</i>	lille skovhumle	LC	april-juli
<i>B. cullumanus</i>	steppehumle	RE	maj-sep
<i>B. distinguendus</i>	kløverhumle	CR	maj-aug
<i>B. humilis</i>	foranderlig humle	VU	maj-sep
<i>B. magnus</i>	kravejordhumle	LC	maj-aug
<i>B. muscorum</i>	moshumle	LC	maj-sep
<i>B. pomorum</i>	frugthumle	RE	maj-aug
<i>B. ruderarius</i>	græshumle	NT	maj-aug
<i>B. ruderatus</i>	felthumle	CR	maj-sep
<i>B. soroeensis</i>	klokkehumle	LC	maj-sep
<i>B. subterraneus</i>	jordboende humle	NT	maj-aug
<i>B. sylvarum</i>	skovhumle	NT	maj-sep
<i>B. veteranus</i>	enghumle	VU	maj-sep

Fremkomsttidspunktet stemmer naturligvis sammen med artens habitat- og fødevalg. Der er således ikke mange blomstrende arter i enge og på overdrev tidligt på sæsonen, og de humlebiarter, der er tilknyttet disse habitater, som fx kløverhumle (*B. distinguendus*), græshumle (*B. ruderarius*), jordboende humle (*B. subterraneus*), enghumle (*B. veteranus*) og skovhumle (*B. sylvarum*), kommer generelt sent frem fra overvintringen.

Arter med sen fremkomst har generelt også små kolonier (se Tabel 5.1) sandsynligvis fordi flyvetiden er for begrænset til udvikling af større kolonier. Den lille kolonistørrelse gør disse arter relativt følsomme overfor miljøpåvirkninger (Williams & Osborne 2009). Hanley et al. (2008) har fundet at ærteblomstrede har særlig proteinrig pollen (se også p. 50), hvilket er en vigtig forudsætning for tilvæksten i kolonien hos de sene arter.

## 5.5 Forekomsten af redesteder

Tilgængeligheden af egnede redepladser er også en begrænsende faktor for bierne. Nogle arter er meget specialiserede i forhold til valg af redeplads, som fx moshumlen (*B. muscorum*), der, som navnet siger, er specialiseret og bygger rede i tuer af mos. Andre arter udnytter mange forskellige redesteder som tuer, løse blade eller græs oven på jorden, andre har underjordiske bo (se Tabel 5.1).

Omkring 70 % af de solitære bier har reder under jorden (Westrich 1996), og de resterende har overvejende deres rede i hule plantestængler

(brombær, hindbær, rose eller for visse meget små arter også tagrør), marvholdige stængler (tidsel, burre) efterladte insektgange eller galder. Mange jordboende humlebi-arter udnytter musehuller og huller efter andre gnavere. Der findes relativt få undersøgelser af forekomsten af redepladser. Generelt foretrækker de enlige bier tør, bar jord, gerne sand, med begrænset indhold af organisk materiale eller områder med kun lidt vegetation (Westrich 1996). Osborne et al. (2008a) fandt, at tætheden af humlebireder var stor i haver (36 reder ha<sup>-1</sup>) og lineære elementer som fx levende hegn (20-37 reder ha<sup>-1</sup>), medens ikke-lineære habitater havde en mindre tæthed (11-15 reder ha<sup>-1</sup>). Carvell (2002) påpeger, at habitater, der fourageringsmæssigt er uinteressante, godt kan rumme værdifulde redepladser. Gamle stendiger og -gærder er også velegnede som redeplads for humlebier. Antallet af levende hegn og især stendiger er imidlertid faldet markant gennem de sidste 50-100 år (Strandberg & Krogh 2011), og egnede redepladser er sandsynligvis begrænsende for bierne i mange områder.

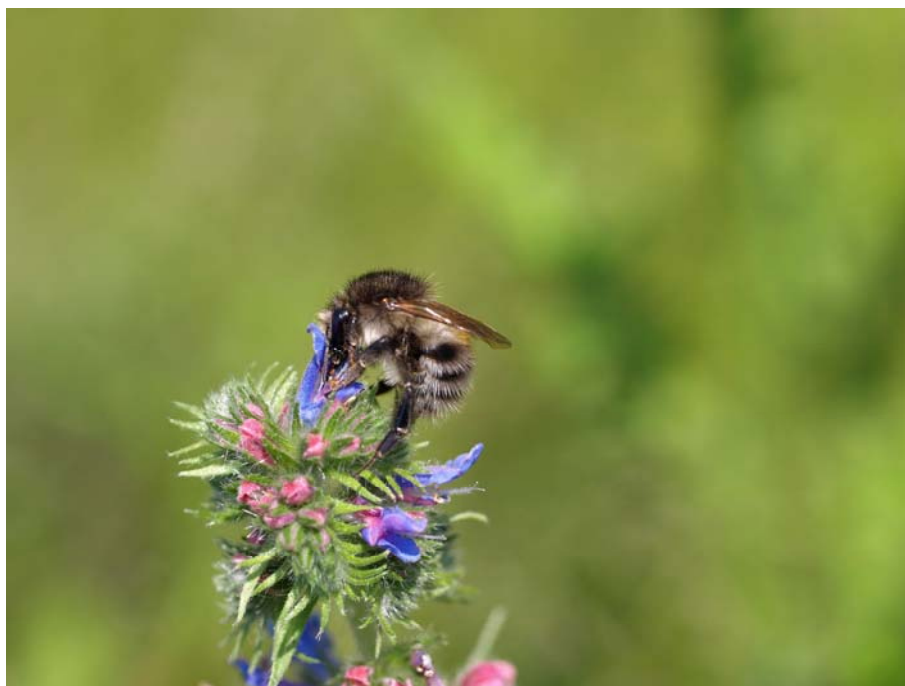
Hvis redepladserne er begrænsede, vil de dronninger, der kommer tidligt frem, optage alle pladserne og igen reducere mulighederne for de arter, der kommer senere frem.

Det kan være en fordel at have underjordisk bo, da det er mere beskyttet overfor ødelæggelse i forbindelse med markarbejde end de overjordiske.

## 5.6 Fourageringsafstand

Bier navigerer efter linjer i landskabet og flyver ofte langs hegn og markskel. De fleste humlebier kan dog uden problemer flyve hen over både skove, marker og endog vand. Bhattacharya et al. (2003) fandt dog, at både veje og jernbanespor virkede som barrierer for humlebier, og en bi, der var flyttet over på den anden side af en vej, vendte tilbage til udgangspunktet i løbet af kort tid.

Kendskab til bestøernes fourageringsafstand er afgørende både i forhold til at forstå, hvordan bestøverne reagerer på landskabet, og dermed hvordan ændringer i landskabet og tiltag, der påvirker dette, indvirker på såvel insekter som de planter, de bestøver. En stor fourageringsafstand giver således en større chance for overlevelse for kolonien i et område, hvor tætheden af egnede blomster er lav eller meget spredt. Det intensive landbrugslandskab er netop sådan et landskab med begrænsede ressourcer for bierne. Fourageringsafstanden er langt fra kendt for alle bier, men der er i de senere år publiceret flere undersøgelser, der peger på, at der er store forskelle i fourageringsafstanden for humlebieerne (Darvill et al. 2004, Knight et al. 2005). Arter som mørk jordhumle (*B. terrestris*) og stenhumle (*B. lapidarius*) fouragerer typisk længere fra reden end de såkaldte "doorstep foragers" som agerhumle (*B. pascuorum*) (Figur 5.2), skovhumle (*B. sylvarum*), moshumle (*B. muscorum*) og græshumle (*B. ruderarius*). Greenleaf et al. (2007) har gennemgået studier af fourageringsafstand og finder en tydelig sammenhæng mellem biernes størrelse og afstanden. Generelt er det sådan, at fourageringsafstanden øges med stigende størrelse, således flyver store bier generelt længere end mindre. Den bedste sammenhæng mellem størrelse og fourageringsaf



Figur 5.2. Agerhumle (*B. pascuorum*) på slangehoved (*Echium vulgare*). Foto: henning Bang Madsen.

stand er baseret på data for 62 forskellige biarter, og her beregnes fourageringsafstanden som funktion af afstanden mellem vingefasthæftningsstederne (tegula) (Greenleaf et al. 2007). Det giver god mening, idet flyvemuskulaturen findes i netop denne del af thorax. Intertegular afstanden (IT-afstand) er desuden relateret til tørvægten af bierne ( $IT\ afstand = 0,77 \times tørvægt^{0,405}$ ) (Cane 1987). En række andre mål for størrelse, som kropslængde (Gathmann & Tscharrntke 2002), vingefang (Westphal et al. 2006) og hovedbredde (Van Nieuwstadt & Iraheta 1996), har også været forsøgt anvendt dog uden den samme forklaringskraft. Osborne et al. (2008b) har undersøgt fourageringsafstanden for mørk jordhumle (*Bombus terrestris*) ved hjælp af mærkning af bierne, undersøgelse af det pollen de hjembragte og kortlægning af fødeplanterne. De fandt, at mørk jordhumle, der er en af de største danske humlebiarter, fouragerer op til 1,5 km fra boet.

Flyvning er den mest energikrævende aktivitet for bestøverne (Wolf et al 1999), og for sociale pollinatorer er familiens fitness afhængig af at bierne kan effektivisere deres fødesøgning, således at der bringes mest muligt høj kvalitets pollen hjem til boet på kortest tid, dvs. ved at flyve kortest (Heinrich 1983, Schaffer et al. 1979). De fleste blomster tilbyder kun en begrænset mængde nektar, hvilket stimulerer insekterne til at besøge flere blomster, og det vil således være med til at sikre bestøvningen. Undersøgelser har vist, at flyveadfærd, flyvehastighed og farveopfattelse er relateret. Spaethe et al. (2001) har undersøgt humlebiernes flyveadfærd og respons på plantetæthed og blomsterstørrelse i naturlige plantebestande. De finder, at blomsterstørrelse og farve har betydning for biens flyveadfærd. Grindeland et al. (2005) har ligeledes vist, at blomsterstørrelse er af betydning for antal og hyppighed af blomsterbesøg ligesom tætheden af planterne.

## 6 Betydningen af vilde bier for bestøvningen af afgrøder

Honningbier er ikke altid de mest effektive bestøvere af afgrøder, og der er flere afgrøder, fx arter med dybt kronrør eller arter, der kræver "buzz pollination", som honningbierne ikke kan bestøve (Westerkamp 1991, Rick 1950, Buchmann 1985, Kevan et al. 1990, Cane & Payne 1988). Endelig er honningbierne mest aktive i godt vejr (Willmer et al. 1994). Hvis det derimod er koldt (< 15 °C), blæsende eller fugtigt er honningbierne ikke aktive. Humlebierne er langt mindre følsomme overfor vejrforholdene og kan være aktive under betydeligt dårligere vejrforhold end honningbierne (Corbet et al. 1991, Delbrassinne & Rasmont 1988). Flere undersøgelser har også vist, at effektiviteten af pollinationen af afgrøden forøges, hvis der er vilde bier tilstede (Greenleaf & Kremen 2006, Kremen et al. 2004, Free 1993, Stanghellini et al. 2002, Fuchs & Muller 2004). Jauker et al. (2009) fandt, at nærheden til semi-naturlige habitater og kvaliteten af disse har betydning for vilde bier og dermed for den bestøvning, de kan bidrage til i afgrøderne. Dette gælder ikke for svirrefluerne, der under forhold, som er ugunstige for bierne, kan være de mest betydningsfulde vilde bestøvere i en afgrøde (Jauker et al. 2009). Tilsvarende fandt Carvalheiro et al. (2010), at bestøvning af mango er afhængig af kvalitet og nærhed af naturlige habitater, idet bestøverne for at være til stede og kunne bestøve afgrøden krævede, at der var andre ressourcer tilgængelige i landskabet. Endelig er der flere forskere, der fremhæver vigtigheden af de vilde bestøvere og værdien af at satse på flere forskellige bestøvere navnlig i den nuværende situation med stor bidød og mange sygdomsproblemer hos honningbierne (e.g. Potts et al. 2010).



Figur 6.1 Lys jordhumle (*Bombus lucorum*) på blåbær (*Vaccinium myrtillus*). Foto: Anne Lauridsen.

## 7 Insektbestøvning af vilde planter

Planter er immobile og derfor afhængige af biotiske eller abiotiske (fx vind eller vand) vektorer, der kan medvirke til spredningen af pollen, for at kunne gennemføre kønnet forering. Langt hovedparten af de en- og tokimbladede planter bestøves af dyr, hvoriblandt insektbestøvning er langt det almindeligste. Kun en lille del af planterne benytter vind som spredningsvektor. Ollerton et al. (2011) angiver, at i gennemsnit 87,5 % af alle angiospermer bestøves af dyr med en større andel (94 %) i troperne og en mindre, men stadig stor andel (78 %) i de tempererede områder. Tilsvarende angiver Renner & Ricklefs (1995) at omkring 80 % af verdens plantearter er dyrebestøvede. En betydelig del af de insektbestøvede arter er imidlertid også i stand til selv- eller vindbestøvning

Blandt de dyrebestøvede vilde plantearter er insektbestøvning langt det mest udbredte, og i de fleste geografiske regioner anses bier for den vigtigste gruppe af bestøvende insekter (Michener 2007). Plantearter tilhørende en række plantefamilier anses for næsten udelukkende afhængig af bi-bestøvning. Det gælder rubladfamilien (Boraginaceae), lyngfamilien (Ericaceae), irisfamilien (Iridaceae), læbeblomstfamilien (Lamiaceae), katostfamilien (Malvaceae), orkidefamilien (Orchidaceae), ærteblomstfamilien (Fabaceae), maskeblomstfamilien (Scrophulariaceae), natskyggefamilien (Solanaceae) og violfamilien (Violaceae) (Corbet et al. 1991).

Bestøvning omtales ofte som et klassisk eksempel på positivt samspil, mutualisme, mellem planter og dyr. Bestøveren får nektar og pollen, der er de vigtigste fødekilder for insekterne, og til gengæld opnår planten, at pollen bliver transporteret til artsfæller, og dermed at arten kan formere sig.

Flere forhold ved honningbiens adfærd gør den ikke til den optimale bestøver af vilde planter. For det første er honningbien mere blomsterkonstant end humlebieerne, men planter i naturlige og semi-naturlige habitater forekommer sjældent i store bestande, og især forekommer sjældne og udryddelsestruede plantearter yderst sjældent i større bestande. Som undtagelser fra "reglen" kan dog fx nævnes hedelyng og mælkebøtte, der begge blomstrer over store områder. For det andet kan honningbien, der har en kort tunge, ikke bestøve blomster med dybt kronrør eller spore. For det tredje er honningbien, modsat humlebien, ikke aktiv, når det er koldt, fugtigt og blæsende, som det kan være i længere periode hen over sæsonen i Danmark. Steffan-Dewenter & Tschardt (2000b) fandt, at vilde bier besøgte langt flere plantearter (57 arter) i forhold til honningbien (24 arter) i en undersøgelse af blomsterbesøg i 15 kalkrige græslandsområder. Omvendt er honningbier ofte så talrige så de kan gøre en forskel for bestøvningen af planterne og dermed have betydning for frø- og frugtsætning selvom de er suboptimale bestøvere.

## 7.1 Status for insektbestøvede planter

Det er vanskeligt at påvise, at tilbagegangen i plantesamfundene hænger sammen med tilbagegangen i bestøverfaunaen. Mange faktorer, som fx kvælstofbelastning, ændring i udnyttelsen af områderne og klimaændringer, spiller også ind. Generelt må obligat insektbestøvede arter anses for særligt truede i forhold til tilbagegangen af de bestøvende insekter (Aguilar et al. 2006). Biesmeijer et al. (2006) har således vist, at der er korrelation mellem tilbagegangen af pollinatorerne (vilde bier og svirrefluer) og tilbagegang i de krydsbestøvede planter, som er afhængige af den pollenoverførsel, som disse pollinatorer varetager. Bi-planter er også blevet sjældnere i England. Det viser en sammenligning af data fra en række store kortlægninger af floraen i landet (Carvell et al. 2006), og forskerne fandt også, at tilbagegangen er større for bi-planter end andre hjemmehørende planter. Således var 66 % af bi-planterne blevet sjældnere. Kleijn & Raemakers (2008) fandt en sammenhæng mellem tilbagegangen for humlebier og plantearter. Således fandt de, at humlebi-arter, der er gået meget tilbage tidligere (dvs. før 1950), foretrak fødeplanter, der tidligere var mere almindelige, end de er i dag.

## 7.2 Bestøvningsbehov

Som allerede nævnt i forordet, ved vi i dag meget lidt om de vilde planters bestøvningsforhold, og meget få studier har udforsket betydningen af pollenbegrænsning for planternes overlevelse og sammensætningen af plantesamfundene (Fontaine et al. 2006, Hegland & Totland 2008). Planten kan på en række måder kompensere for manglende bestøvning, fx er mange planter i stand til vegetativ formering. Dette kan dog ikke kompensere fuldstændig for behovet for bestøvning, og i en meta-analyse af data fra 54 studier, hvor der i alt indgik 89 plantearter, var manglende bestøvning den vigtigste årsag til manglende frøsætning (Aguilar et al. 2006).

### 7.2.1 Bestemmelse af bestøvningsbehov

Der findes to forskellige måder at bestemme pollination eller bestøvningssucces: 1) bestemmelse af pollenafsætning på griflen, der er den hyppigst anvendte metode og 2) bestemmelse af plantens reproduktive succes i form af frøproduktion. Desuden indgår hyppigheden eller frekvensen af bestøverbesøg (visit frequency) i en del undersøgelser. Ne'eman et al. (2010) har reviewet litteraturen på området. De finder, at der på trods af de mange undersøgelser af bestøvningssucces er meget lidt generel viden på området, idet de enkelte undersøgelser er gennemført for en art eller eventuelt en planteslægt og under særlige forhold. Ne'eman et al. foreslår derfor en ny tilgang, hvor man i en række fremtidige undersøgelser bestemmer alle tre parametre med henblik på at undersøge sammenhængen mellem disse og styrkerne/svaghederne ved de enkelte målemetoder.

### 7.3 Pollenbegrænsning

Pollen begrænsning, det vil sige utilstrækkelig mængde eller kvalitet af pollen, kan reducere plantens reproduktive succes dvs. mængden eller kvaliteten af de dannede frø reduceres.

For at kunne vurdere betydningen af tilbagegangen i bestøverantal og diversitet for de vilde planter er det vigtigt at vide, hvorvidt planterne er begrænset i deres frøsætning af bestøvningen (pollen- og/eller ressourcebegrænsning), og hvis det er tilfældet desuden om etableringen af nye planter begrænser plantepopulationen. Hvorvidt frøsætning er begrænset af pollen eller andre ressourcer, er genstand for en del undersøgelser og diskussion (se Goulson 2010). Pollenbegrænsning kan skyldes, at der afsættes for få pollen på stigma/griflen (kvantitativ begrænsning), eller at kvaliteten af det afsatte pollen ikke er i orden (kvalitativ begrænsning) (Aizen & Harder 2007). Aizen og Harder vurderer, at kvantitativ pollenbegrænsning forekommer sjældnere end antaget på baggrund af standard pollentilførselseksperimenter. De foreslår således også en forbedret metode til undersøgelse af pollenbegrænsning, hvor såvel den kvantitative som den kvalitative komponent undersøges. I modsætning hertil finder Burd (1994), at pollenbegrænsning er almindeligt forekommende. Pollenbegrænsning undersøges normalt ved at se, om tilførsel af ekstra pollen medfører en forøget frøproduktion. Undersøgelser gennemført med vår fladbælg (*Lathyrus vernus*), der udelukkende bestøves af humlebier, viste at tilførsel af ekstra pollen øgede frøsætningen (Ehrlén 1992), men også at planter, der havde modtaget ekstra pollen, blev mindre og producerede færre blomster det efterfølgende år (Ehrlén & Eriksson 1995). Således blev den reproduktive succes set over hele plantens levetid ikke påvirket positivt af tilførsel af ekstra pollen. En sådan påvirkning året efter en ekstra bestøvning blev ikke fundet hos tjærenellike (*Viscaria vulgaris*) (Jennersten 1991). Følgerne af påvirkningen af den reproduktive succes hos flerårige planter, som fx vår fladbælg, med en reduceret frøsætning til følge, kan være meget forsinkede, idet plantens tilstedeværelse på et givet habitat ikke er afhængig af, at den gennemfører en fuld livscyklus hvert år. Det vanskeliggør yderligere forudsigelser af konsekvenserne af manglende bestøvning, og det er sandsynligt, at bestøvningen hos mange planter er langt mere usikker og tilfældig, end vi har kendskab til, da ingen undersøger forholdene (Corbet et al. 1991). Ashman et al. (2004) har en detaljeret gennemgang af pollen begrænsning og den økologiske betydning af dette. Selv i tilfælde, hvor tilførsel af ekstra pollen fører til øget frøproduktion, fører dette ikke nødvendigvis til en populationsforøgelse. Der kan være andre forhold, der begrænser dette. Hvis spiring og etablering af en plante er begrænset af tilgængeligheden af såkaldte "safe sites", vil de ekstra frø, der produceres, ikke nødvendigvis have et sted at spire og vokse. Ashman et al. konkluderer derfor, at man er nødt til samtidigt at gennemføre både pollen tilførsels- og frø tilførsels-forsøg for at kunne konkludere, om plantens populationer er pollenbegrænsede. Ved søgning i litteraturen har vi ikke fundet eksempler på sådanne, og Ashman et al. rapporterer også, at de ikke har kendskab til sådanne undersøgelser. Der er heller aldrig gennemført pollen tilførselseksperimenter med klonale arter. Alle hidtidige pollentilførselseksperimenter er gennemført på polykarpe flerårige planter med ingen eller meget begrænset klonal vækst (fx vår-fladbælg (Ehrlén



& Eriksson 1995), hulkravet kodriver (Garcia & Ehrlen 2002) og gyvel (Parker 1997)).

Det er mest sandsynligt, at man vil se populationseffekter af pollenbegræsning hos plantearter, hvor populationsdynamikken er følsom overfor ændringer i frøproduktionen. Det gælder en art som fx gyvel, som både er stærkt pollenbegrænset, og hvor populationsstørrelsen er følsom overfor ændringer i frøproduktionen. Ashman et al (2004) forventer, at planter, der ikke har klonal vækst, har få reproduktive episoder i deres livscyklus, og mangler eller har en begrænset frøbank er mest følsomme overfor påvirkninger af frøproduktionen. Antagonister, som fx frøprædatorer og blomsterædere, kan påvirke forholdet mellem planter og pollinatorer, og derfor også pollenbegrænsning og dets betydning for plante-fitness.

#### **7.4 Konkurrence eller facilitation mellem samtidigt blomstrende arter**

Insektbestøvede planter deler ofte bestøvere. Det gælder naturligvis først og fremmest arter, der blomstrer samtidig, men i øvrigt især arter, der på andre måder også ligner hinanden mht. til fx blomstermorfologi, farve, og nektar- og pollenproduktion. Bestøvningsfællesskab kan være kritisk for en eller flere arter og føre til konkurrence om bestøvningen (se nedenfor for yderligere diskussion), men der er også eksempler på det modsatte, dvs. hvor tilstedeværelsen af en art faciliterer bestøvningen af andre arter. Thomson (1981) viste i en undersøgelse af to plantearter, at antallet af per-blomst besøg var positivt korreleret med blomstertætheden i området og også korreleret med forekomsten af andre arter, som blev besøgt af de samme insekter. Det vil sige, at blomsterne af flere arter, som bestøveren opfatter som "ens", også påvirker antallet af besøg positivt. Denne sidste model kan dog også føre til interspecifik pollenkonkurrence, som omtales yderligere nedenfor. Thomson fandt også, at arealet havde betydning for, hvornår bestøveren opfattede forskelle i blomstertæthed. Arealet med ensartet højere blomstertæthed skulle være omkring 1000 m<sup>2</sup>, før solitære bier og fluer opfattede/reagerede på forskellen, medens humlebier reagerede på en arealstørrelse på 500 m<sup>2</sup>.

Rathcke (1983) har reviewet undersøgelser af såvel facilitation som konkurrence og fandt, at stigende plantetæthed kan medføre et skift fra facilitation til konkurrence. Modelbetragtninger af såvel Bobisud & Neuhaus (1975) og Feldman et al. (2004) underbygger i øvrigt denne antagelse. Feldman et al. fandt, at facilitation kun ville forekomme under visse betingelser og efterlyste empiriske undersøgelser af samspillet mellem arter i naturen. I Lázaro et al. (2009) er omtalt en række empiriske studier af samspillet mellem samtidigt blomstrende arter og effekter på diverse komponenter (besøgsfrekvens, interspecific pollenoverførsel, reproduktiv succes). Hvor attraktiv en blomst er for en pollinator afhænger derfor ikke kun af blomsten selv (Grindeland et al. 2005, Kudo & Harder 2005) og tætheden af planten (Grindeland et al. 2005, Bosch & Waser 2001, Kunin 1997), men også af hvor attraktive blomsterne hos andre samtidigt blomstrende arter er (Hersch & Roy 2007, Ghazoul 2006, Toräng et al 2006, Hegland & Totland 2005, Stout et al. 1998, Thomson 1982).

Undersøgelser af konkurrencen om bestøvning har fascineret forskere i mere et hundrede år. Således var entomologen Charles Robertson, der arbejdede med evolution inspireret af Darwin, den første til at beskrive betydningen af konkurrence mellem samtidigt blomstrende planter om bestøvning (1895, pp. 100-101). Da Robertson var interesseret i evolutionsbiologi, formulere han, hvorledes netop konkurrencen om bestøvere kunne føre til udvikling af planten, således at konkurrencen kunne undgås, 'avoidance of competition', enten i form af tiltrækning af andre bestøvere eller ændringer i blomstringstiden. Omtrent tre årtier senere argumenterede Clements, der arbejdede med vegetativ plantekonkurrence, sammen med Long (Clements & Long 1923) for at "competition is regarded as natural when plants of two or more species grow so close intermingled that their flowers compete for the same group of visitors" (p.10). Da konkurrence om bestøvning i modsætning til vegetativ plantekonkurrence kan foregå mellem arter, der ikke fysisk er i kontakt med hinanden, betyder den rumlige skala meget for de konklusioner, der kan drages på baggrund af undersøgelser af fænomenet. Desuden har konkurrence om bestøvning også, igen i modsætning til vegetativ konkurrence, en direkte effekt på den reproduktive succes. Konkurrencen, og dermed bestøvningssucces, kan vise sig ikke bare i form af reduceret hyppighed af bestøverbetog, men også via påvirkning af pollenmængde og -kvalitet. I 1970'erne begyndte forskerne således at skelne mellem konkurrence som følge af ændring i antallet af betog, den kvantitative komponent i konkurrencen (Waser 1978a,b; 1983), og som følge af interspecifik pollenkonkurrence (Levin & Anderson 1970, "mixed pollen loads reduce the effective pollination of the rare species"), den kvalitative komponent i pollenkonkurrencen. Blomsterkonstans har indflydelse på resultatet af den interspecifikke konkurrence om bestøvning (Kunin 1993). Mitchell et al. (2009) har reviewet området.

Fortolkningen af resultater fra eksperimentelle undersøgelser af betydning af konkurrence for bestøvningssucces vanskeliggøres, lige som andre undersøgelser af plantekonkurrence af at både den intra- og interspecifikke konkurrence påvirkes, hvis man blot ændrer artssammensætningen, men fastholder tætheden (se fx Connolly 1988 eller Keddy 1989). Det anbefales derfor (se bl.a. Mitchell et al. 2009), at man tilfører individer af én art til en population bestående af en eller flere andre arter, når man skal undersøge betydningen af konkurrence.

## **7.5 Sammenhæng mellem blomsterressourcer og bestøversamfundet**

Sammenhængen mellem bier og blomster har interesseret videnskaben såvel som lægpersoner gennem flere tusinde år. Der er gjort mange forskellige forsøg på at beskrive og karakterisere sammenhængen, og vi vil i det følgende forsøge at beskrive flere eksempler, og hvordan de kan indgå og benyttes i fremtidige undersøgelser af bestøvningsforhold og til vurdering af tiltag til forbedring af forholdene for bestøvere og vilde planter.

### 7.5.1 Pollinationssystemer og "pollination syndromes"

Blomsterne besøges, som allerede omtalt, ikke tilfældigt, og man har identificeret et særlig "match" mellem planter og bestøvere. En række egenskaber hos planten, og navnlig dens blomster, er korreleret og covarierer igen med frekvensen af insektbesøg både på en lokal og sandsynligvis også på en global skala (Thomson 2003). Denne række af covarierende egenskaber benævnes "pollination syndromes" (efter Fægri & Pijl 1979) og omfatter blomsterfarve, duft, pollen og nektar og morfologi, samt hvilke insekter, der hyppigt besøger blomsten. På baggrund af disse korrelationer inddeler man også planterne i grupper, efter hvilken taksonomisk insektgruppe de overvejende bestøves af, fx arter, der primært bestøves af bier (evt. inddelt efter familier eller slægter), natsværmere osv. Ligesom man kan karakterisere de blomster, som insekterne typisk besøger, som fx humlebi-blomster, der ofte er store robuste blomster eller blomsterstande, typisk blå, violette eller rødlig, og de er rige på nektar og/eller pollen. Man kan yderligere præcisere, hvilke blomster fx langtungede humlebier typisk besøger, idet de desuden oftest har langt kronrør eller spore (Dupont & Madsen 2010).

Det særlige "match" anses for at være et resultat af coevolutionen mellem planter og dyr. Allerede i 18.-hundrede-tallet var forskere (Kölreuter 1761, Sprengel 1996 – Sprengels artikel er i 1996 oversat til engelsk og findes i Lloyd & Barrett 1996 (pp. 3-43)) inde på, at forskellige blomstertyper reflekterede specialisering i forhold til bestøvere, og siden har mange forskere, navnlig inspireret af Darwin (1876), arbejdet videre med at forstå sammenhængen mellem blomster og bestøvere. Der er fortsat videnskabelig diskussion omkring, hvordan man skal fortolke resultaterne af undersøgelser af sammenhængen mellem besøgsfrekvens og pollinations syndromer, og navnlig hvorvidt specialisering eller generalisation er det mest fremtrædende (se Waser et al. 1996, Fenster et al. 2004). På trods af 100 millioner års coevolution synes specialisering dog at være et sjældent fænomen. Der er et lille antal planter, som er afhængige af en eller ganske få pollinatorer, *Yucca*, figner og en del orkideer, her iblandt vanilje, kan nævnes som eksempler. Og specialisering er endnu sjældnere blandt pollinatorerne (se Waser et al. 1996 for review). En række solitære bier hører til specialisterne (Westrich 1990). Se i øvrigt kap. 8 vedrørende bestøvernes fødeplanter.

Inddelingen i pollination syndromes har visse ulemper, navnlig hvis man vil benytte systemet i forbindelse med planlægning af forvaltningsmæssige tiltag fx tiltag til forbedring af forholdene for bestøvende insekter og insektbestøvede planter (se i øvrigt kap. 4), primært fordi inddelingen er taksonomisk og ikke funktionel, men også fordi systemet mangler en kategori til de plantearter, der typisk besøges af mange forskellige små, korttungede insekter som fx svirrefluer. Det gælder alle arter i skærmblostmfamilien (Apiacea), men også visse kurvblomstrede og andre arter som fx hyld (*Sambucus nigra*), tjørn (*Crataegus* spp.) og vedbend (*Hedera helix*), der har åbne blomster med lettilgængelig nektar samlet i hoveder eller skærme (Corbet 2006). Corbet foreslår derfor, at man benytter en blomster-typologi, der i højere grad er baseret på funktionelle egenskaber hos såvel planter som insekter og afspejler observerede mønstre i insektbesøgene i blomsterne.

Flere undersøgelser har fundet, at der er stor variation fra år til år og mellem populationer i antal og sammensætning af insekter, der besøger en given planteart (Lázaro et al. 2010, Herrera 2005).

### 7.5.2 Pollinationsnetværk

I et habitat eller økosystem kan interaktionerne mellem planter og pollinatorer beskrives i form af et pollinationsnetværk. I et sådan netværk er der mange plantearter, der bliver besøgt af flere taxa af pollinatorer, tilsvarende er der mange pollinatorer, som besøger mere end en planteart. Obligate en-til-en interaktioner mellem planter og pollinatorer er derimod sjældne (Olesen & Jordano 2002, Waser et al 1996). Netværksundersøgelser er et vigtigt redskab, når man vil se på betydningen af planter og insekter i forhold til hinanden, ligesom det er et vigtigt redskab, hvis man vil kunne forudsige, hvilken betydningen tabet af et givet insekt eller en given plante vil betyde for habitatet, og det vil også kunne benyttes ved vurdering af forvaltningsmæssige tiltag.

Gennem de seneste 10 år er der blevet forsket intensivt i pollinationsnetværk (se fx Ings et al. 2009 og Olesen et al. 2007), dog er der kun enkelte undersøgelser af pollinationsnetværk i Danmark (Dupont & Olesen 2009, Bek 2006). Det skyldes primært at indsamlingen af empiriske data, der kræver manuelle observationer af alle blomsterbesøg, er særdeles tidskrævende, og for de publicerede undersøgelser er den begrænsede observationstid den væsentligste barriere for en dybere forståelse af de mutualistiske samspil mellem bestøvere og planter. Selve registreringen af de forekommende bestøvere og de planter de besøger er relativt overkommelig, hvorimod observationer af interaktionerne er langt mere krævende. For eksempel er det væsentligt for undersøgelser af bestøvningen af en plante ikke bare at vide, hvor mange insektbesøg, der har været, men også i hvilken rækkefølge de enkelte insekter har besøgt planten.

Generelt er det sådan, at jo større et netværk er, dvs. jo flere arter og interaktioner, der forekommer, desto kortere tid er der til at observere den enkelte art eller interaktion (Waser et al. 1996; Olesen & Jordano 2002). Desuden er det nødvendigt for forskeren at afgrænse observationsområdet, på trods af at plante- og insektsamfund sjældent har sådanne skarpe afgrænsninger, fx har de fleste bestøvende insekter en større fourageringsafstand end den habitatafgrænsning, som forskeren har sat. Endelig er der ofte en tidsmæssig variation i samspillet mellem planter og bestøvere såvel hen over sæsonen (fx Herrera 1988, Traveset & Saez 1997, Olesen et al. 2008) som mellem forskellige år (fx Herrera 1988, Olesen et al. 2008, Petanidou et al. 2008, Dupont et al. 2009). Endelig er dataindsamlingen efter samme protokol og i samme habitat meget begrænsede (Devoto, Olesen et al. 2008, Petanidou et al. 2008; Dupont et al. 2009).

Uanset de metodiske udfordringer er netværksanalyser et værdifuldt værktøj til analyser af plante-bestøver systemer, der giver mulighed for at finde grupperinger, såkaldte moduler, og nøglearter samt forudsige kaskadeeffekter. Netværksanalyser vil således være et vigtigt værktøj til brug for vurdering af effekten af forskellige forvaltningsmæssige tiltag

som vil have betydning for plante-bestøver interaktionerne forud for etableringen.

### **7.5.3 Sammenhæng mellem floristisk diversitet og bestøversamfundet**

Øget diversitet (species richness) i plantesamfundet antages at resultere i et større antal bestøvende insekter (Steffan-Dewenter & Tschardt 2001, Potts et al. 2003, Hegland & Totland 2005, Ghazoul 2006, Holzschuh et al. 2007). Ebeling et al. (2008) fandt også en positiv lineær sammenhæng mellem floristisk diversitet, blomsterdækning og besøgsfrekvens. Tilsvarende har Potts et al. (2003, 2004) vist en sammenhæng mellem tætheden af blomster og pollinatorsamfundet i naturlige samfund, og Boll (2010) fandt, at tætheden af rødkløverbloster i marken var den faktor, der bedst forklarede såvel diversitet som tæthed af humlebier i rødkløverblostermarken. Ebeling et al. (2008) fandt imidlertid, at sammenhængen mellem såvel floristisk diversitet som blomsterdækning og diversitet i bestøversamfundet bedst blev beskrevet ved en mætningskurve, og at tilstedeværelsen af særlig attraktive planter kun var vigtig for besøgsfrekvensen og ikke for diversiteten af pollinatorer. Ghazoul (2006) fandt, at floristisk diversitet gav en øget stabilitet i bestøversamfundet over tid.

## 8 Vilde og domesticerede biers fødeplanter

De vilde bier er gennem hele deres livscyklus afhængige af føderessourcer fra blomster. Som omtalt i kap. 7.5.1 vedr. pollination besøges planterne ikke tilfældigt af insekterne. Der findes et særlig "match" mellem planter og bestøvere. I dette kapitel vil vi se nærmere på de blomsteregenskaber, der er interessante, dvs. nektar, pollen, form, størrelse, farve, duft og blomstringstidspunkt, og de fællestræk, der er dels for plantefamilierne dels for de fødeplanter, de enkelte grupper af bestøvere benytter.

Biplantekalenderen (Christensen 2007) giver et udmærket overblik over hvilke arter, der generelt er interessante for honningbier og andre bestøvere. Biplantekalenderens angivelse af pollen og nektarmængde er imidlertid udelukkende baseret på biavler-erfaringer og dermed primært på, hvilke planter honningbier udnytter. Biplantekalenderen indeholder en blanding af dyrkede og vilde planter, nok med særlig vægt på haveplanter. Mange vilde planter, der udnyttes af såvel honningbier som vilde bier, er ikke omtalt eller kun omtalt under den taksonomiske familie.

I denne rapport har vi forsøgt at sammenstille de tilgængelige informationer vedr. fødeplanter for alle bestøvergrupper dog med særlig fokus på bierne, og vi har i særlig grad også lagt vægt på at få beskrevet, hvilke vilde planter bierne besøger. Mange af de citerede referencer indeholder værdifulde oplysninger vedr. præferencer hos enkelt-arter eller hos de arter, der forekommer på en givet lokalitet (se også omtalen af pollinations-netværk). I øvrigt giver Benton (2006), Goulson (2010, review), Cane & Sipes (2006), Calabuig & Madsen (2009), Madsen & Calabuig (2008, 2010) og Westrich (1990) værdifulde oplysninger vedr. biernes pollenkilder. I App. 1 indeholder en oversigt over humlebiernes fødepræferencer.

Carvell et al. (2006) benytter et biplante-index til at vurdere planternes fødeværdi. Indeks beregnes vha. en lineær model:

$$\text{Log}(y_{ij} + 1) = \mu + \alpha_i + \beta_j + \epsilon_{ij}$$

hvor  $y_{ij}$  er antallet af besøg hos plante  $i$  på lokalitet  $j$ ,  $\mu$  er en konstant og koefficienterne  $\alpha_i$  og  $\beta_j$  er effekter for henholdsvis arter og lokaliteter. Biplante index blev beregnet for alle humlebiarter samlet og for korttungede hhv. langtungede bier (se Tabel 8.1 og App. 1).

Tabel 8.1. Biplante-index til vurdering af udvalgte planters fødeværdi (pollen og nektar) for humlebier og kort- hhv. langtunge- de humler (efter Carvell et al. (2006)).

Planteart (latinsk navn)	planteart (dansk navn)	Føde-indeks for alle humlebier	Føde-indeks for langtungede humler	Føde indeks for kort-tungede humler
<i>Ajuga reptans</i>	krybende læbeløs	2,2	2,1	0,9
<i>Arctium</i> spp.	burre (flere arter)	1,5	1,4	0,1
<i>Ballota nigra</i>	tandbæger	3,9	3,6	0,9
<i>Bryonia dioica</i>	tvebo galdebær	1,0	0,7	0,4
<i>Centaurea nigra</i>	sorthoved knopurt	3,8	2,7	3,3
<i>Chamenerion angustifolium</i>	gederams	2,5	1,5	2,3
<i>Cirsium arvense</i>	agertidsel	2,9	1,7	2,5
<i>C. palustre</i>	kærtidsel	3,4	2,8	2,2
<i>C. vulgare</i>	horsetidsel	2,8	2,2	1,9
<i>Convolvulus arvensis</i>	agersnerle	2,7	0,9	2,8
<i>Epilobium hirsutum</i>	håret dueurt	3,8	3,1	2,7
<i>Filipendula ulmaria</i>	alm. mjødurt	1,6	-0,1	1,7
<i>Glechoma hederacea</i>	korsknap	1,7	1,3	0,7
<i>Iris pseudacorus</i>	gul iris	1,4	1,1	0,4
<i>Lamium galeobdolon</i>	alm. guldnælde	1,3	-0,2	1,5
<i>Lathyrus pratensis</i>	gul fladbælg	2,4	2,2	0,8
<i>Leucanthemum vulgare</i>	hvid okseøje	2,8	1,0	2,3
<i>Lotus corniculatus</i>	alm. kællingetand	2,9	2,2	1,9
<i>Lychnis flos-cuculi</i>	trævekrone	1,6	1,6	0,2
<i>Mentha aquatica</i>	vand-mynte	2,8	2,3	1,1
<i>Odontites verna</i>	mark-rødtop	2,9	2,4	1,7
<i>Prunella vulgaris</i>	alm. brunelle	2,0	1,8	0,6
<i>Ranunculus acris</i>	bidende ranunkel	0,8	0,8	0,0
<i>Rhinanthus minor</i>	liden skjaller	2,9	2,4	1,7
<i>Rubus fruticosus</i>	brombær	3,5	2,5	3,3
<i>Senecio jacobaea</i>	eng-brandbæger	2,3	0,7	2,3
<i>Stachys sylvatica</i>	skov-galtetand	1,9	1,8	0,2
<i>Trifolium dubium</i>	fin kløver	1,2	0,8	0,5
<i>T. pratense</i>	rødkløver	3,3	3,3	0,9
<i>T. repens</i>	hvid kløver	2,4	1,6	1,8
<i>Vicia cracca</i>	musevikke	2,7	2,4	0,5

Som det fremgår af tabel 8.1 varierer fødeværdien af planterne for kort- og langtungede bier. Arter som fx agertidsel, agersnerle, brombær og engbrandbæger har størst værdi for de korttungede bier, hvorimod navnlig ærteblomstrede, som fx rødkløver, musevikke og gul fladbælg, men også læbeblomstrede (fx krybende læbeløs, tandbæger, korsknap og vand-mynte) har en højere fødeværdi for langtungede bier.

## 8.1 Blomstermorfologi og duft

Blomsternes åbenhed er afgørende for hvilke insekter, der bestøver planten. Således besøges humlebier generelt større og mere lukkede blomster end svirreflugter og solitære bier. Humlebier foretrækker typisk blå, violet-

te eller lyst rødlige blomster, mens mange solitære bier tiltrækkes af gule blomster, fx gule kurvblomster og ranunkel. Hos en række plantearter, som fx kulsukker og kastanje, skifter blomsterfarven på den enkelte blomst efter bestøvning, og samtidig ophører produktionen af nektar. Dette kan ses som endnu et udtryk for det fine samspil, der er mellem plante og insekt, idet planten leder bestøveren hen til de ikke-bestøvede blomster, og bestøveren bliver gjort opmærksom på, at der ikke er flere ressourcer at hente.

Det er også kendt, at alle grupper af bestøvende insekter (humblebier, honningbier, solitære bier, svirrefluer og sommerfugle) er i stand til at skelne mellem blomster tilhørende forskellige aldersgrupper og foretrækker friske blomster (se Goulson 2010). Biernes skelnen mellem forskellige blomster menes generelt at skyldes visuelle forskelle, men duft antages dog også at spille en væsentlig rolle (Nuttman et al. 2006, Howell & Alarcon 2007). For nataktive insekter som natsværmere er det givet, at duften spiller langt den største rolle i forhold til lokalisering af blomsterne (Wright & Schiestl 2009).

## 8.2 Nektar

Planternes produktion af nektar er et vigtigt element i samspillet med bestøverne, men selvom der er forsket meget i nektarproduktion og man ved, hvilke hovedkomponenter nektar indeholder (sukkerstoffer, vand, aminosyrer, proteiner, mineraler, lipider, enzymer mm., se fx Nicolson et al. (2007)), er der fortsat diskussion omkring betydningen af de enkelte komponenter som ressource for bestøverne og i forhold til tiltrækningen af bestøvere (fx Gardener & Gillman 2002, Petanidou et al. 2006, Pacini et al. 2003, Nepi et al. 2009, Pacini & Nepi 2007). I det følgende vil vi give et overblik over den eksisterende viden.

Mængden af nektar, der varierer betydeligt indenfor den enkelte art og navnlig mellem arter (fx Nepi et al. 2003, Pacini & Nepi 2007, Petanidou 2005), kan måles relativt let ved hjælp af mikroskopier, og sukkerkoncentrationen i nektaren kan bestemmes med et refraktometer (Dafni 1992). Undersøgelser af sukkerstofsammensætningen kræver derimod mere avanceret laboratorieanalyser som HPLC (high-pressure liquid chromatography).

Nektar består overvejende af tre sukkerstoffer: monosakkariderne, fruktose (F) og glukose (G), og disakkaridet sukrose (S), der er dannet af en fruktose og en glukose. Betegnelsen hexose benyttes som en fællesbetegnelse for de sukkerstoffer, som fruktose og glukose, der har seks kulstofatomer dvs. molekyleformlen  $C_6H_{12}O_6$ . Selvom om hovedkomponenten i nektar er sukker, indeholder nektar også en lang række andre stoffer. Forekomsten af aminosyrer blev første gang påvist af Baker & Baker i begyndelsen af 1970'erne (1973). Alle 20 aminosyrer (10 essentielle og 10 ikke-essentielle), som danner byggestenene i blandt andet proteiner, findes i nektar (Baker & Baker 1973, 1986). Desuden findes en række stoffer i sporstofdængde. Det gælder flere oligosakkarider (maltose, raffinose, melibiose m.fl.), aminosyrer, enzymer, terpener, alkaloider, flavinoider, phenoler, olier og vitaminer (Baker & Baker 1973, 1975). Der kendes også



eksempler på nektar, der er toksisk på grund af indholdet af sekundære metabolitter (Adler 2000). Disse stoffer, der normalt er forsvarsstoffer over herbivore insekter, kan også være toksiske overfor pollinatorerne eller virke repellerende.

I en undersøgelse af nektar hos 73 plantearter fra Middelhavsområdet identificerede Petanidou et al. (2006) 19 aminosyrer, hvoraf 15 var almindeligt forekommende i nektaren hos alle arter. De fandt, at det totale aminosyreindhold var positivt korreleret til antallet af arter af langtungede bier, der besøgte planterne, nektarvolumen var negativt relateret til antallet af flue-arter (både svirrefluer og øvrige Dipterer), medens sukkerprocenten ikke var signifikant relateret til nogen grupper af insekter. Phenylalanin forekom hyppigst og i de største mængder. Enogtyve af de 73 plantearter havde phenylalanin-rig nektar, dvs. at phenylalanin-indholdet udgjorde > 30 % af det samlede indhold af aminosyrer. Arter tilhørende læbeblomstfamilien, Lamiaceae, havde generelt det højeste indhold (i gennemsnit 47,2 %), selvom en enkelt art, liden tvetand (*Lamium amplexicaule*), som også forekommer i Danmark, havde et meget lavt indhold. Petanidou et al. fandt, at indholdet af phenylalanin i nektaren var den faktor, der bedst forklarede biernes fødesøgning og indholdet var især positivt korreleret til besøg af langtungede bier tilhørende familien Megachilidae. De fandt, at GABA (gaba- $\gamma$ -amino-butyric acid) havde en tilsvarende og for visse grupper endnu stærkere sammenhæng til bestøverbesøg, hvorimod asparagin og tryptophan virkede repellerende. Der er flere undersøgelser, der peger på, at sommerfugle foretrækker nektar med et højt aminosyreindhold, mens planter, der overvejende bestøves af bier og fugle, har henholdsvis et intermediært og et lavt aminosyre-indhold (Baker & Baker 1973, Gardener & Gillman 2002). Det er også påvist, at aminosyre-rig nektar kan forøge sommerfuglens frugtbarhed (Mevi-Schutz & Erhardt 2005). Desuden menes aminosyreindholdet i nektar at være en vigtig smagskomponent, der påvirker insekternes fødesøgning (Gardener & Gillman 2002).

Gardener & Gillman (2001) fandt, at gødskning påvirker aminosyreindhold og sammensætning hos klinte (*Agrostemma githago*).

### 8.2.1 Sukkersammensætning af nektar

Der er gennemført en række omfattende undersøgelser af sukkersammensætningen af nektar. Percival (1961) lavede et pionerarbejde, da hun gennemførte en semikvantitativ undersøgelse af sukkersammensætningen af nektaren i 889 arter af karplanter og adskilte sukrose-domineret, balanceret, dvs. med et forhold 1:1:1 mellem de tre hovedkomponenter F, G og S, og hexose-domineret nektar og påviste, at der var en sammenhæng mellem sukkersammensætning og plantefamilie. Baker & Baker (1983, 1986) underbyggede Percivals resultater og foreslog på baggrund af nye analyser af nektar fra 765 arter en inddeling i fire hovedtyper af nektar karakteriseret ved forholdet mellem sukrose og hexose i nektaren: < 0.1 (hexose dominant), 0.-0.499 (hexose rig), 0.5-0.99 (sukrose rig) og > 0.99 (sukrose dominant) (Baker 1983). Bakers fandt, at visse plantefamilier havde sukrose-rig eller endog sukrose dominant nektar. Det gælder fx læbeblomst- (Lamiaceae) og ranunkelfamilien (Ranunculaceae). Andre familier, som fx korsblomst- (Brassicaceae) og kurveblomstfamilien

(Asteraceae), er karakteriseret ved hexose rig eller hexose dominant nektar. Andre familier igen har langt større variation i sammensætningen også på slægtsniveau. Det gælder fx maskeblomstfamilien (Scrophulariaceae). Petanidou (2005) fandt tilsvarende høje ratio for læbeblomstrede medens lilje- (Liliaceae) og skærmbloomstfamilien (Apiaceae) var hexose-rig/domineret.

Burkle & Irwin (2009) fandt, at sukkerindholdet i nektar påvirker vækst og udviklingstid hos larver af solitære bier, hvorimod det ikke påvirkede overlevelsen af larverne. Således var biomassen højest, hvor sukkerindholdet i den nektar, larven blev fordret med, var højt, og høje sukkerkoncentrationer forlængede også udviklingstiden.

Planter, der besøges af samme pollinatorgruppe (fx korttungede bier og fluer, langtungede bier eller sommerfugle) har i nogen grad ensartet sukkerstofsammensætninger. Baker & Baker (1983) fandt, at nektar hos sommerfugle-bestøvede blomster typisk er sukrose-rig eller sukrose-domineret, ligeledes er blomster, der typisk besøges af langtungede bier, også rig på sucrose. Modsat er nektar hos planter, der overvejende besøges af korttungede bier og fluer, rig på eller domineret af hexose (glucose og fructose).

Honningbier foretrækker nektar med S, F og G i forholdet 1:1:1 (Wykes 1952). Hvid stenkøver (*Melilotus alba*) har netop lige store mængder af de tre sukkerstoffer, og honningbien foretrækker tilsyneladende denne art frem for rød kløver, lucerne og alsikkekløver (Furgala 1958). Den sukrose-dominerede nektar skulle også være typisk for blomster med langt kronrør, hvorimod åbne blomster med ubeskyttet nektar er domineret af fruktose+glukose.

Der kan forekomme stor variation i sukkersammensætningen hos den enkelte art. Denne variation kan skyldes variationer i miljøet (Petanidou 2005, Petanidou et al. 2006), men nogle fødesøgende insekter påvirker også sukkersammensætningen i nektar (Canto et al. 2008). De fandt, at jord- (*Bombus terrestris*) og lille skovhumle (*B. pratorum*) inducerer en stor reduktion i sucrose-mængden og en samtidig stigning i indholdet af fructose samt mindre ændringer i indholdet af glucose. Noget tilsvarende blev ikke set hos *Andrena* sp., en mellemstor solitær bi, *Lasioglossum* og honningbi. Canto et al. mener, at ændringerne i sukkersammensætningen kan skyldes en forurening af nektaren med pollinator-båret gær.

### 8.3 Pollen

Pollen indeholder ligesom nektar en lang række stoffer (proteiner, sukkerstoffer, aminosyrer, lipider, mineraler, enzymer mm.). Pollen udnyttes som energikilde af de fleste voksne insekter og er en meget vigtig føderessource for bilarverne. I store pollen-korn er stivelse den væsentligste energikilde, mens lipider er vigtigst i mindre pollen-korn (Dafni 1992). Pollen anses navnlig på grund af det høje kvælstofindhold i proteiner og aminosyrer for en meget vigtig føderessource for de bestøvende insekter, der alle, med undtagelse af de sommerfugle, der i voksenstadiet udelukkende lever af nektar, indtager store mængder pollen.

Pollenkvaliteten i blomster hos zoofile planter varierer meget, men arter, der er obligat zoofile, som fx arter, der kræver vibrationer i blomsten, såkaldt "buzz-pollination", for at frigive pollen, har generelt en særlig høj pollenkvalitet (Roulston et al. 2000). En undersøgelse af Hanley et al (2008) viste, at pollen hos obligat insekt-bestøvede arter har et højere proteinindhold (30,6 %) end arter, der er fakultativt insekt-bestøvede (18,6 %), dvs. arter, der også er selvbestøvende eller, som fx raps, bestøves både af insekter og vind. De fandt også en generel forskel mellem familierne (se figur 8.5 i Goulson 2010), men selvom ærteblomst-familien (Fabaceae) generelt havde det højeste proteinindhold (35 % i gennemsnit) og den største andel af essentielle aminosyrer (40 %), var der også betydelig variation i proteinkvaliteten hos denne familie. Pollen fra farve-visse (*Genista tinctoria*) havde et relativt lavt proteinindhold (22.8 %) og også et lavere indhold af essentielle aminosyrer end de øvrige ærteblomstrede, der indgik i undersøgelsen (alm. kællingetand (*Lotus corniculatus*), høj stenklover (*Melilotus altissima*), esparsette (*Onobrychis viciifolia*), rødskløver (*Trifolium pratense*) og hvidskløver (*T. repens*)).

Der kan være andre pollen karakteristika end næringskvalitet, der har betydning for biernes indsamling, men der ser ikke ud til at være nogen sammenhæng mellem pollenstørrelse og proteinindhold, indhold af essentielle aminosyrer og tiltrækning af bierne (Hanley et al. 2008). Pollens levetid kan påvirke biernes valg (Beardsell et al. 1993), men for humlebier, der kun opbevarer pollen nogle få dage (Goulson 2010), er det ikke sandsynligt, at denne faktor har stor betydning.

Pollen kvalitet og især proteinindholdet er meget vigtigt for udviklingen og væksten af bilarver (Genissel et al. 2002, Roulston & Cane 2002, Kim & Thorp 2001, Kim 1999). For sociale bier med en relativ kort yngelcyklus antages pollenkvalitet at være afgørende for god rede-succes (Goulson et al. 2005). Der er nogen diskussion om, hvorvidt bier er i stand til at aktivt at diskriminere mellem blomster på baggrund af pollenkvalitet (Burkle & Irwin 2009, Minckley & Roulston 2006, Roulston et al. 2000). Flere undersøgelser har dog vist, at de er i stand til at detektere og vælge blomster, der er rige på pollen (Rasheed & Harder 1997, Robertson et al. 1999) sandsynligvis på baggrund af frigivelsen af volatile forbindelser (Dobson 1987, Dobson, Groth & Bergstrom 1996). De oligolektiske biers specialisering med en eller få plantearter som pollenkilde (se også side xx) kunne også tyde på, at bierne er i stand til at detektere pollenkvaliteten. Keller (2005) finder imidlertid, at honningbier ikke diskriminerer, og de kan i perioder med mangel på pollen indsamle både savsmuld og asfalt (Kryger et al. 2011).

Hos nogle humlebier benyttes gamle forladte yngleceller til opbevaring af pollen, inden det benyttes til larvefoder. De kaldes pollengemmere (pollenstores). Andre, der kaldes lommebyggere (pocket makers), opbevarer pollen i særlige vokslommer, som bygges udenpå yngelcellerne. Hos pollengemmerne fodrer en arbejder larven med pollen. Larverne af lommebyggere æder selv direkte af pollenlageret. Pollengemmende arter anses for mere avancerede end lommebyggende. De danske humlebier fordeler sig med lige mange arter på de to grupper (Tabel 5.1 p. 28).

## 9 Tiltag til forbedring af forholdene for bier og deres fødeplanter i naturen

Bestøvende insekter, heriblandt bier, spiller en vigtig rolle for bevaring af biodiversiteten og dermed for opretholdelsen af naturtyperne. Tilbagegangen for såvel vilde som domesticerede bestøvere har derfor også medført en række tiltag såvel internationalt som på national og lokal skala. Vi vil i det følgende kort beskrive de internationale forpligtigelser og derefter have fokus på konkrete tiltag, dels til beskyttelse af eksisterende arter og bremse deres fortsatte tilbagegang, dels til forbedring af forholdene for såvel vilde bier som honningbier.

### 9.1 Internationale forpligtigelser og bestøvende insekter

Biodiversitets konventionen, også kaldet Rio-konventionen, og verdenssamfundets voksende engagement i bæredygtig udvikling har sammen med den stigende opmærksomhed på tilbagegangen for bestøverne affødt et særlig initiativ på bestøver området: International Initiative for Conservation and Sustainable Use of Pollinators, der blev fremlagt på COP 6 i 2006 og endelig ratificeret på COP 9 i 2008. I Initiativet erkendes blandt andet det store behov for yderligere viden omkring bestøvende insekter og pollination ligesom behovet for tiltag til forbedring af forholdene præciseres. Initiativet har affødt internationale, regionale såvel som lokale initiativer. EU-projekterne ALARM (Assessing LArge scale Risks to biodiversity with tested Methods), der blev afsluttet i 2009, og STEP (Status and Trends of European Pollinators) <http://www.step-project.net/>, der ledes af S. Potts fra University of Reading og har deltagere fra 16 europæiske lande her iblandt Danmark (Aarhus Universitet). STEP forventes at bidrage væsentligt til status og udvikling for de vilde bestøvere i Europa. Projektet, der 5-årigt, startede i 2010 og afsluttes i 2014.

Habitatdirektivet, der er et EU-direktiv omkring bevarelse af udvalgte europæiske naturtyper og vilde dyr og planter, forpligtiger medlemslandene til at sikre og bevare de omfattede naturtyper og arter. Vilde bier er ikke blandt de omfattede arter på trods af deres store betydning for bestøvning af mange vilde planter. Den kortlægning af tilstanden for danske naturtyper, der foregår i NOVANA-regi (fx Strandberg et al. 2005, Bruus et al. 2006, 2007), giver nyttige oplysninger vedrørende forekomsten af plantearter i forskellige naturtyper, men den giver ikke viden om hvorvidt arterne blomstrer og dermed ikke mulighed for at vurdere ressourcerne for bestøverne i de enkelte naturtyper.

Danmark har ligesom mange andre lande i verden her iblandt de øvrige EU-lande forpligtiget sig til at stoppe nedgangen i biodiversitet inden udgangen af 2010. Et mål vi nu ved ikke bliver nået og der er foreslået en ny langsigtet strategi, der dækker perioden frem til 2050. I rapporten Danmarks Biodiversitet 2010 (Ejrnæs et al. 2011), der omfatter status,

udvikling og trusler for danske naturtyper, vurderes status og udvikling for humlebier i agerlandet, som omtalt på side 14.

Af lokale initiativer kan nævnes udpegningen af fem europæiske modelregioner, hvor den biologiske mangfoldighed skal fremmes. Region Syddanmark er udvalgt til et af disse områder og har i 2008 underskrevet en Countdown 2010-erklæring hvori regionen forpligtiger sig til at understøtte målet om bevaring af den biologiske mangfoldighed. Maria Gram-Jensen har i den forbindelse foreslået at bestøvende insekter og især vildtlevende bier bliver et særligt indsatsområde for en kommende nationalpark i området, Det Sydfynske Øhav (Gram-Jensen 2010).

## 9.2 Plantning og såning af bi-planter

Såning af striber af bi-planter og såkaldte vildtagre er et af de tiltag, der har været afprøvet primært med henblik på at give bedre forhold for det jagtbare vildt men i flere tilfælde også for at give mad (fx honningurt) til bestøvende insekter primært med tanke på honningbier (Figur 9.1). Vi har ikke fundet nogen undersøgelser af betydningen af disse områder for de bestøvende insekter men flere af de benyttede arter, som fx majs, er dog uden værdi for de vilde bestøvere.



Figur 9.1 Mørk jordhumle (*Bombus terrestris*) på honningurt (*Phacelia tanacetifolia*). Foto: Henning Bang Madsen.

Træer, buske og bundflora i levende hegn kan udgøre en vigtig fødekilde for bestøvende insekter såfremt man vælger at plante bi-planter og giver mulighed for de kan blomstre. Hannon & Sisk (2009) fandt således at levende hegn udgjorde en vigtig fødekilde for vilde bier navnlig tidligt på foråret. I hegn på intensive konventionelle landbrug er der imidlertid ikke meget plads og lys til blomstrende planter og antallet af be-

støvende insekter (bier og sommerfugle) er begrænset til få arter og meget lave tætheder (Navntoft et al. 2011).

I en undersøgelse af vejkanter i USA fandt Hopwood (2008) at restaurerede vejkanter kan indeholde en del bi-planter og dermed fungere som værdifulde føde-habitater for bestøverne. Det må dog være en absolut forudsætning at vejkanterne ikke slås tidligt og gentagne gange gennem sæsonen, som det ofte gøres i dag af hensyn til trafiksikkerheden.

Ud over at give flere og bedre føderessourcer gennem hele sæsonen er der også behov for at forvaltningstiltagene forbedrer rede- og overvintningsmulighederne. I en skotsk undersøgelse har man sammenlignet forholdene for redesøgende humlebi-dronninger i det tidlige forår i tre forskellige habitater (levende hegn, markkanter med sået græs og græsmarker) i agerlandet (Lye et al. 2009). De fandt at de redesøgende dronninger var mest talrige i markkanter med græs. I disse markkanter, var der også etableret en del planter, der var gode fødeplanter for bierne.

### 9.3 Græsmarker med mange urter

I mange EU-lande er der iværksat Agri-Environmental Schemes (AES) for at stoppe tabet af biodiversitet. Effektiviteten af disse diskuteres (se fx Kleijn et al. 2001, Kleijn & Sutherland 2003). AES omfatter blandt andet økologiske kompensationsområder (Albrecht et al. 2007, Kohler et al. 2007, 2008) og græsmarker til græsning og høslæt (Potts et al. 2009, Batáry et al. 2010).

Potts et al. (2009) fandt at reduceret intensitet af driften af græsmarker i form af begrænsning af gødskning, antal slæt og slæthøjden i kombination med iblanding af urter i udsæden bidrog til signifikante forbedringer for både humlebier og sommerfugle. De fandt også at det var den floristiske diversitet og de tilgængelige nektarressourcer, der var den direkte årsag til forbedringerne af diversiteten af humlebier og sommerfugle. Eksperimentelle undersøgelser af betydningen af den floristiske diversitet for bestøverfaunaen i Jena i Tyskland underbygger at artsrigt græsland (overdrev og enge) er vigtigt for både tæthed og diversitet af pollinatorsamfundet (Ebeling et al. 2008). I Danmark er i 2011 startet et nyt projekt EcoServe (Ecosystem Functions and Services of Biodiversity in Grasslands), under GUDP-programmet, hvor der arbejdes med lignende problemstillinger både med henblik på forbedre forholdene for bestøverne i marken, sundheden for kvæg, der fodres med det tørrede hø og fremstilling af en høj-kvalitets ost, der sælges under navnet hø-ost.

Batáry et al. (2010) har undersøgt betydningen af græsning (intensiv versus ekstensiv) for bier og insektbestøvede planter i Ungarn, Holland og Schweiz. De fandt at tætheden af såvel bier som insektbestøvede planter var højest i Ungarn, intermediær i Schweiz og lavest i Holland og at artsrigdommen af insektbestøvede planter uanset landet var en god prediktor for artsrigdommen af bier. Endvidere fandt de at en ekstensivering af græsningen kun var en effektiv måde at forbedre forholdene for bier og insektbestøvede planter hvor græsningstrykket i forvejen var intermediært, som det var tilfældet i Schweiz. I de to andre lande var græsnings-

intensiteten enten så høj at man uanset at antallet af køer pr. arealenhed blev halveret ikke fandt nogen forskel mellem de undersøgte marker (Holland) eller så lav at der blev fundet stor artsrigdom for begge typer græsning (Ungarn).

Økologiske kompensationsområder, såkaldte ECA (Ecological Compensation Areas), hvor der etableres tre "biplanter" (radise (*Raphanus sativus*), høst-borst (*Hypochoeris radicata*), nøgleblomstret klokke (*Campanula glomerata*)), øger diversitet og tæthed af svirreflugter, enlige bier, sociale bier og sommerfugle i såvel ECA som nærliggende intensivt drevne enge (Albrecht et al. 2007, Kohler et al. 2007, 2008). Man fandt også at planterne producerede flere og tungere frø i ECA-området sammenlignet med de intensivt drevne enge og at dette var korreleret til den øgede diversitet og tæthed af bier i ECA (dog bestemt ved brug af net).

Carvell (2002) har undersøgt effekten af forskellige forvaltningsmæssige tiltag herunder forskellige former for græsning for forekomsten af humlebier på kalk-overdrev. Hun fandt at kvæggræsning var bedre end fåregræsning eller mangel på græsning for både fødeplanter og bier, men at timing og intensitet af græsningen også var vigtig.

#### **9.4 Betydningen af økologisk jordbrug**

Økologisk jordbrug fremhæves ofte for sin generelt positive effekt på biodiversiteten (Davies et al. 1995). Et review af undersøgelser, der sammenligner effekten af økologisk og konventionel drift på biodiversiteten, konkluderer også at det er tilfældet for de fleste arter (Hole et al. 2005). Effekten afhænger dog af hvilken artsgruppe man betragter (Topping, submitt., Bengtsson et al. 2005), landskabets heterogenitet (Brittain et al. 2010, Rundlöf et al. 2008, Holzschuh et al. 2007, Bengtsson et al. 2005, Steffan-Dewenter 2002) og hvor lang tid driften har været økologisk (Strandberg & Damgaard submitted). Bengtsson et al. (2005) fandt i deres metaanalyse kun gavnlige effekter på insekter, der var prædatorer, hvorimod Clough et al. (2007) og Rundlöf et al. (2008) fandt en gavnlige effekt for bestøvende insekter og deres fødeplanter hvor heterogeniteten i landskabet var lav.

## 10 Konklusion

Formålet med denne rapport var at udrede bestøvningsforhold og -behov i alle dele af landet for de vilde planter i naturen.

Vi fandt at der på baggrund af den eksisterende litteratur ikke kan konkluderes vedr. bestøvningsforholdene for de vilde planter hverken i Danmark eller andre lande. Der findes imidlertid meget generel viden omkring bestøvning af planter og der er udviklet egnede metoder til brug for fremtidige undersøgelser af bestøvningsbehov og – succes. I rapporten er litteraturen review'et.

Der er stor mangel på viden omkring status og udvikling for de vilde bestøvere i Danmark. Der findes rødlistor for humlebier, sommerfugle og svirreflugter men ikke for solitære bier. Rødlistor er baseret på ekspertvurderinger og kun for humlebier i rødkløver-marker findes der data, der kan dokumentere status og dermed også tilbagegangen for bierne i Danmark. Der er tidligere gennemført en atlas-undersøgelse for Danmarks dagsommerfugle (Stoltze 1996). En tilsvarende kortlægning af forekomst og status for de vilde bier vil være særdeles vigtig for iværksættelse af tiltag til bevaring af arter, der i dag er få-tallige og truede.

Det findes kun meget få undersøgelser af vilde bestøvere og de fødeplanter de benytter i agerlandet og i naturlige habitater i Danmark. Der findes dog en del viden vedrørende de vilde biers (særligt humlebier) foretrukne fødeplanter navnlig fra England, Tyskland og Holland, disse er sammenfattet og præsenteret i rapporten. Vi har i rapporten gjort en del ud af at beskrive føderessourcerne i planterne generelt således at den viden kan være tilgængelig for fremtidige initiativer vedr. ressourcerne for de vilde bier i forskellige habitater.

Langt de fleste vilde planter bestøves af mere end en insekt-art og vil derfor ikke umiddelbart være så udsatte fordi en art forsvinder lokalt. Undersøgelser fra Holland og England har imidlertid vist at planter, der primært bestøves af bier, også er gået tilbage. Vi forventer at noget tilsvarende gør sig gældende i Danmark. Navnlig insektbestøvede planter, der er sjældne eller forekommer i små, fragmenterede habitater må forventes at være truede.

Der er afprøvet en række forskellige metoder til forbedring af forholdene for bestøverne navnlig i England, Holland, Østrig og Ungarn. Der er dog stadig meget få undersøgelser, der dokumenterer betydningen af forskellige forvaltningsmæssige tiltag for bestøverne. På baggrund af den eksisterende litteratur er det ikke muligt at vurdere hvorvidt tiltag til fremme af forholdene for honningbier har positiv indflydelse på de vilde bestøvere eller om der findes tiltag der direkte har en negativ effekt. Flere undersøgelser tyder dog på at der ved høj tæthed af honningbier er konkurrence om føderessourcerne og at de vilde bier påvirkes negativt. Der er derfor behov for yderligere viden om betydningen af honningbier for fo-



rekomsten af vilde bestøvere og for betydningen af såvel vilde som domesticerede bier for bestøvningen af de vilde planter.

## 11 Referencer

Adler, L. S. (2000). "The ecological significance of toxic nectar." *OIKOS* 91: 409-420.

Aguilar, R., Ashworth, L., Galetto, L., Aizen, M.A. (2006) Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters* 9: 968-980.

Aizen, M. A., Harder, L.D. (2007). "Expanding the limits of the pollen-limitation concept: Effects of pollen quantity and quality." *Ecology* 88(2): 271-281.

Aizen, M. A., Harder, L.D. (2009). "The Global Stock of Domesticated Honey Bees Is Growing Slower Than Agricultural Demand for Pollination." *Current Biology* 19: 1-4.

Albrecht, M., Duelli, P., Müller, C., Kleijn, D., Schmid, B. (2007). "The Swiss agri-environment scheme enhances pollinator diversity and plant reproductive success in nearby intensively managed farmland." *Journal of Applied Ecology* 44: 813-822.

Allen-Wardell, G., Bernhardt, P., Bitner, R., Burquez, A., Buchmann, S., Cane, J., Cox, P.A., Dalton, V., Feinsinger, P., Ingram, P., Inouye, D., Jones, C.E., Kennedy, K., Kevan, P., Koopowitz, H., Medellin, R., Medellin-Morales, S., Nabhan, G.P. (1998). "The Potential Consequences of Pollinator declines on the Conservation of Biodiversity and Stability of Food Crop Yields." *Conservation Biology* 12(1): 8-17.

Ashman, T.-L., Knight, T.M., Streets, J.A., Amarasekare, P., Burd, M., Campbell, D.R., Dudash, M.R., Johnston, M.O., Mazer, S.J., Mitchell, R.J., Morgan, M.T., Wilson, W.G. (2004). "Pollen limitation of plant reproduction: Ecological and evolutionary causes and consequences." *Ecology* 85(9): 2408-2421.

Axelsen, J., Enkegaard, A., Strandberg, B., Krüger, P., Sørensen, P.B. (2011) Bestøvningsforhold og -behov i dyrkede afgrøder. Danmarks Miljøundersøgelser, Aarhus Universitet, Faglig rapport fra DMU nr. 832. pp.38.

Baker, H. G., Baker, I. (1973) Amino acids in nectar and their evolutionary significance. *Nature* 241: 543-264.

Baker, H. G., Baker, I. (1975) Nectar constitution and pollinator-plant coevolution. In L.E. Gilbert & P.H. Raven (eds.) *Animal and Plant Coevolution*. University of Texas Press, Austin, pp. 100-140.

Baker, H. G., Baker, I. (1983). Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. In: C.E. Jones (ed.) *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Scientific and Academic Editions. pp. 117-141.

Baker, H. G., Baker, I. (1986). "The Occurrence and Significance of Amino Acids in Floral Nectar." *Plant Systematics and Evolution* 151: 175-186.

Bascompte, J., Jordano, P., Melian, C.J., Olesen, J.M. (2003). "The nested assembly of plant-animal mutualistic networks." *PNAS* 100(16): 9383-9387.

Batáry, P., Báldi, A., Sárospataki, M., Kohler, F., Verlost, J., Knop, E., Herzog, F., Kleijn, D. (2010). "Effect of conservation management on bees and insect-pollinated grassland plant communities in three European countries." *Agriculture, Ecosystems and Environment* 136: 35-39.

Beardsell, D. V., O'Brien, S.P., Williams, E.G., Knox, R.B., Calder, D.M. (1993). "Reproductive-biology of Australian Myrtaceae." *Australian Journal of Botany* 41: 511-526.

Bek, S. (2006). A pollination network from a Danish forest meadow, M.Sc Thesis, Department of Ecology and genetics, institute of Biological Sciences, University of Aarhus.

Bengtsson, J., Ahnström, J., Weibull, A.-C. (2005) The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 42: 261-269.

Benton, T. G. (2006). *Bumblebees. The natural history & identification of the species found in Britain*. London, Collins.

Benton, T. G., Vickery, J.A., Wilson, J.D. (2003). "Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key?" *Trends in Ecology and Evolution* 18: 182-188.

Bertsch, A. H. (1987). "Flowers as food sources and the cost of out-crossing." *Ecological Studies* 61: 277-293.

Bhattacharya, M., Primack, R.B., Gerwein, J. (2003). "Are roads and railroads barriers to bumblebee movement in a temperate suburban conservation area?" *Biological Conservation* 109: 37-45.

Biesmeijer, J. C., Roberts, S.P.M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A.P., Potts, S.G., Kleukers, R., Thomas, C.D., Settele, J., Kunin, W.E. (2006). "Parallel declines in pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands." *Science* 313: 351-354.

Bobisud, L. E., Neuhaus, R.J. (1975). "Pollinator Constancy and Survival of Rare Species." *Oecologia* 21: 263-272.

Boll, D. (2010). Effekten af arealanvendelse på diversiteten og tætheden af humlebier i landskabet, Kandidatafhandling, Aarhus Universitet, DMU (Afd. for Terrestrisk Økologi) og Biologisk Institut (Sektion for Genetik og Økologi).

Bommarco, R., Biesmeijer, J.C., Meyer, B., Potts, S.G., Pöyry, J., Roberts, S.P.M., Steffan-Dewenter, I., Öckinger, E. (2010). "Dispersal capacity and diet breadth modify the response of wild bees to habitat loss." *Proc. R. Soc. Lond. B* 277: 2075-2082.

Bosch, m., Waser, N.M. (2001). "Experimental manipulation of plant density and its effect on pollination and reproduction of two congeneric montane herbs." *Oecologia* 126: 76-83.

Brittain, C., Bommarco, R., Vighi, M., Settele, J., Potts, S.G. (2010). "Organic farming in isolated landscapes does not benefit flower-visiting insects and pollination." *Biological Conservation* 143: 1860-1867.

Brown, B. J., Mitchell, R.J., Graham, S.A. (2002). "Competition for pollination between an invasive species (purple loosestrife) and a native congener." *Ecology* 83(8): 2328-2336.

Bruus, M., Damgaard, C., Ejrnæs, R., Fredshavn, J.R., Nielsen, K.E., Strandberg, B. (2006) terrestriske Naturtyper 2005. NOVANA. Danmarks Miljøundersøgelser, Faglig rapport fra DMU nr. 596.

Bruus, M., Damgaard, C., Nielsen, K.E., Nygaard, B. Strandberg, B. (2007) Terrestriske Naturtyper 2006. NOVANA. Danmarks Miljøundersøgelser, Faglig rapport fra DMU nr. 643.

Buchmann, S. I. (1983). Buzz pollination in angiosperms. *Handbook of Experimental Pollination Biology*. C. E. a. R. J. L. e. Jones: 73-113.

Buchmann, S. I. (1985). "Bees use vibration to aid pollen collection from non-poricidal flowers." *Journal of the Kansas Entomological Society* 58: 517-525.

Bundgaard, M. (2003). Tidslig og rumlig variation i et plantebestøvernetværk, Specialerapport, Aarhus Universitet, Biologisk Institut.

Burd, M. (1994). "Bateman's Principle and plant reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set." *Botanical Review* 60: 83-139.

- Burkle, L., Irwin, R. (2009). "Nectar Sugar Limits Larval Growth of Solitary Bees (Hymenoptera: Megachilidae)." *Environmental Entomology* 38(4): 1293-1300.
- Calabuig, I. (2000). *Solitary Bees and Bumblebees in a Danish Agricultural Landscape*. PhD Thesis, University of Copenhagen, Dept. Population Ecology.
- Calabuig, I., H.B. Madsen (2009). "Kommenteret checkliste over Danmarks bier - Del 2: Andrenidae (Hymenoptera, Apoidea)." *Entomologiske meddelelser* 77(2): 83-113.
- Cameron, S. A., Lozier, J.D., Strange, J.P., Koch, J.B., Cordes, n., Solter, L.F., Griswold, T.L. (2010). "Patterns of widespread decline in north American bumble bees." *PNAS*.
- Cane, J. H. (1987). "Estimation of bee size using intertegular span (Apoidea)." *Journal of Kansas Entomological Society* 60: 145-147.
- Cane, J. H., Payne, J.A. (1988). "Foraging ecology of the bee *Habropoda laboriosa* (Hymenoptera: Anthophoridae), an oligolectic of blueberries (Ericaceae: vaccinium) in the southeastern United States." *Annals of the Entomological society of America* 81: 419-427.
- Cane, J. H., Sipes, S. (2006). *Characterizing floral specialization by bees: analytical methods and a revised lexicon for oligolecty*. *Plant-pollinator Interactions. From specialization to generalization*. N. M. Waser, Ollerton, J., University of Chicago Press, London: 99-122.
- Canto, A., Herrera, C.M., Medrano, M., Pérez, R., García, I.M. (2008). "Pollinator foraging modifies nectar sugar composition in *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae): An experimental test." *American Journal of Botany* 95(3): 315-320.
- Cartar, R. V. (2004). "Resource tracking by bumble bees: responses to plant-level differences in quality." *Ecology* 85: 2764-2771.
- Carvalho, L. G., Seymour, C.L., veldtman, R., Nicolson, S.W. (2010). "Pollination services decline with distance from natural habitat even in biodiversity-rich areas." *Journal of Applied Ecology* 47: 810-820.
- Carvell, C. (2002). "Habitat use and conservation of bumblebees (*Bombus* spp.) under different grassland management regimes." *Biological Conservation* 103: 33-49.
- Carvell, C., Roy, D.B., Smart, S.M., Pywell, R.F., Preston, C.D. (2006). "Declines in forage availability for bumblebees at a national scale." *Biological Conservation* 132: 481-489.

- Chittka, L., Gumbert, A., Kunze, J. (1997). "Foraging dynamics of bumblebees: correlates of movements within and between plant species." *Behavioural Ecology and Sociobiology* 8: 239-249.
- Christensen, F. (2007). "Biplantekalender 2007." *Tidsskrift for Biavl Særnummer*.
- Christensen, K. K. K. (2008). Herbicidet Starane 180S' effekt på pollenproduktionen hos mælkebøtte og rødkløver. Påvirkninger af fødeudbudet i markhegn på koneventionelle og økologiske brug. Speciale-rapport, Institut for Økologi, KU-Life og Danmarks Miljøundersøgelser, Afd. for Terrestrisk Økologi.
- Clements, R.E., Long, F.L. (1923) *Experimental pollination. An outline of the ecology of flowers and insects.* Carnegie Institute of Washington, Publication number 336. Washington D.C., USA.
- Clough, Y., Holzschuh, A., Gabriel, D., et al. (2007) Alpha and beta diversity of arthropods and plants in organically managed wheat fields. *Journal of Applied Ecology* 44(4): 804-812.
- Connolly, J. (1988) What is wrong with replacement series? *TREE* 3: 24-26.
- Corbet, S. A. (2006). *A Typology of Pollination Systems: Implications for Crop Management and Conservation of Wild Plants. Plant-pollinator Interactions. From specialization to generalization.* N. M. Waser, Ollerton, J.: 315-340.
- Corbet, S. A., Fussell, M., Ake, R., Fraser, A., Gunson, C., Savage, A., Smith, K. (1993). "temperature and the pollinating activity of social bees." *Ecological Entomology* 18: 17-30.
- Corbet, S. A., Williams, I.H., Osborne, J.L. (1991). "Bees and the pollination of crops and wild flowers in the European Community." *Bee World* 72: 47-59.
- Cunningham, S. A. (2000). "Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set." *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 1149-1152.
- Dafni, A. (1992). *Pollination Ecology: A practical Approach*, Oxford University Press, Oxford, UK.
- Darvill, B., Knight, M.E., Goulson, D. (2004) Use of genetic markers to quantify bumblebee foraging range and nest density. *Oikos* 107: 471-478.
- Darwin, C. (1876). *On the Effects of Cross and Self Fertilization in the Vegetable Kingdom*, John Murray, London.

Dauber, J., Biesmeijer, J.C., Gabriel, D., Kunin, W.E., Lamborn, E., Meyer, B., Nielsen, A., Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Söber, V., Settele, J., Steffan-Dewenter, I., Stout, J.C., Teder, T., Tscheulin, T., Vivarelli, D., Petanidou, T. (2010). "Effects of patch size and density on flower visitation and seed set of wild plants: a pan-European approach." *Journal of Ecology* 98: 188-196.

Delbrassinne, S., Rasmont, P. (1988). "Contribution à l'étude de la pollinisation du colza, *Brassica napus* L. var *olifera* (Monech) Delile, en Belgique." *Bulletin des Recherches Agronomique de Gembloux* 23: 123-152.

Devoto, M., Medan, D. & Montaldo, N.H. (2005) Patterns of interaction between plants and pollinators along an environmental gradient. *Oikos*, 109, 461-472

Dobson, H. E. M. (1987). "Role of flower and pollen aromas in host plant recognition by solitary bees." *Oecologia* 72: 618-623.

Dobson, H. E. M., Groth, I., Bergstrom, G. (1999). "Pollen advertisement: chemical contrasts between whole-flower and pollen odours." *American Journal of Botany* 83: 877-885.

Donaldson, J., Nänni, I., Zachariades, C. (2002). "Effects of habitat Fragmentation on Pollinator Diversity and Plant Reproductive Success in Renosterveld Shrublands of South Africa." *Conservation Biology* 16(5): 1267-1276.

Dupont, Y. L., Hansen, D.M., Valido, A., Olesen, J.M. (2004). "Impact of introduced honey bee on native pollination interactions of the endemic *Echium wildpretii* (Boraginaceae) on Tenerife, Canary Islands." *Biological Conservation* 118: 301-311.

Dupont, Y. L., Madsen, H.B. (2010). "Humlebieer." *Natur og Museum* Nr. 1 Marts 2010: 35.

Dupont, Y. L., Olesen, J.M. (2009). "Ecological modules and roles of species in heathland plant-insect flower visitor networks." *Journal of Animal Ecology* 78: 346-353

Dupont, Y. L., Overgaard Nielsen, B. (2006). "Species composition, feeding specificity and laval trophic level of flower-visiting insects in fragmented versus continuous heathlands in Denmark." *Biological Conservation* 131: 475-485.

Dupont, Y. L., Padrón, B., Olesen, J.M., Petanidou, T. (2009). "Spatio-temporal variation in the structure of pollination networks." *OIKOS* 118: 1261-1269.

- Ebeling, A., Klein, A.-M., Schumacher, J., Weisser, W.W., Tschardtke, T. (2008). "How does plant richness affect pollinator richness and temporal stability of flower visits?" *OIKOS* 117: 1808-1815.
- Ehrlén, J. (1992). "Proximate limits to seed production in a herbaceous perennial legume, *Lathyrus vernus*." *Ecology* 73(5): 1820-1831.
- Ehrlén, J., Eriksson, O. (1995). "Pollen limitation and population growth in a herbaceous perennial legume." *Ecology* 76(2): 652-656.
- Ejrnæs, R., Wiberg-Larsen, P., Holm, T.E., Josefson, A.B., Strandberg, B., Nygaard, B., Andersen, L.W., Winding, A., Termanen, M., Hansen, M.D.D., Søndergaard, M., Hansen, A.S., Lundsteen, S., Baatrup-Pedersen, A., Kristensen, E., Krogh, P.H., m. fl. (2011). *Danmarks Biodiversitet 2010. Status, udvikling og trusler. Faglig rapport fra DMU nr. 815. pp 150.*
- Farwig, N., Bailey, D., Bochud, E., Herrmann, J.D., Kindler, E., Reusser, N., Schüepp, C., Schmidt-Entling, M.H. (2009). "Isolation from forest reduces pollination, seed predation and insect scavenging in Swiss farmland." *Landscape Ecology* 24: 919-927.
- Feldman, T. S., Morris, W.F., Wilson, W.G. (2004). "When can two plant species facilitate each other's pollination." *OIKOS* 105(1): 197-207.
- Fenster, C. B., Armbruster, W.S., Wilson, P., Dudash, M.R., Thomson, J.D. (2004). "Pollination Syndromes and Floral Specialization." *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 35: 375-403.
- Fischer, M., Matthies, D. (1997). "Mating structure and inbreeding and outbreeding depression in the rare plant *Gentianella germanica* (Genetaceae)." *American Journal of Botany* 84: 1685-1692.
- Fontaine, C., Collin, C.L., Dajoz, I. (2008). "Generalist foraging of pollinators: diet expansion at high density." *Journal of Ecology* 96: 1002-1010.
- Forup, M. L., Memmott, J. (2005). "The relationship between the abundances of bumblebees and honeybees in a native habitat." *Ecological Entomology* 30(47-57).
- Franzén, D. (2001). "The role of species richness for recruitment in a seminatural grassland." *OIKOS* 95: 409-415.
- Free, J. B. (1970). "The flower constancy of bumblebees." *Journal of Animal Ecology* 39: 395-402.



Furgala, B., Gochnauer, T.A., Holdaway, F.G. (1958) Constituent sugars of some northern legume nectars. *Bee World* 39: 203-205.

Fusch, R., Muller, M. (2004). "Pollination problems in Styrian oil pumpkin plants: can bumble bees be an alternative to honeybees?" *Phyton-Annales Rei Botanicae* 44: 155-165.

Fussell, M., Corbet, S.A. (1992). "Flower usage by bumblebees - a basis for forage plant management." *Journal of Applied Ecology* 29: 451-465.

Fægri, K., van der Pijl, L. (1979). *The principles of pollination ecology*, Pergamon, Oxford.

Carcia, M.B., Ehrlen, J. (2002) Reproductive effort and herbivory timing in a perennial herb: fitness components at the individual and population levels. *American Journal of Botany* 89: 1295-1302.

Gardener, M. C., Gillman, M.P. (2001). "The effects of soil fertilizer on amino acids in the floral nectar of corncockle, *Agrostemma githago* (Caryophyllaceae)." *OIKOS* 92: 101-106.

Gardener, M. C., Gillman, M.P. (2002). "The taste of nectar - a neglected area of pollination ecology." *OIKOS* 98(3): 552-556.

Gathmann, A., Tschardtke, T. (2002). "Foraging ranges of solitary bees." *Journal of Animal Ecology* 71: 757-764.

Gegear, R. J., Laverty, T.M. (2004). "Effect of colour dimorphism on the flower constancy of honey bees and bumble bees." *Canadian Journal of Zoology* 82: 587-593.

Genissel, A., Aupinel, P., Bressae, C., Tasei, J.-N., Chevrier, C. (2002). "Influence of pollen origin on performance of *Bombus terrestris* micro-colonies." *Entomologia Experimentalis et Applicata* 104: 329-336.

Ghazoul, J. (2006). "Floral diversity and the facilitation of pollination." *Journal of Ecology* 94: 295-304.

Goulson, D. (1999). "Foraging strategies for gathering nectar and pollen in insects." *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 2: 185-209.

Goulson, D. (2004). "Keeping bees in their place: impacts of bees outside their natural range." *Bee World* 85: 45-46.

Goulson, D. (2010). *Bumblebees: Behaviour, Ecology and Conservation*, Oxford University Press, Oxford.

Goulson, D., Cory, J.S. (1993). "Flower constancy and learning in the foraging behaviour of the green-veined white butterfly, *Pieris rapae*." *Ecological Entomology* 18: 315-320.

Goulson, D., Hanley, M.E., Darvill, B., Ellis, J.S. (2006). "Biotope associations and the decline in bumblebees (*Bombus* spp.)" *Journal of Insect Conservation* 10: 95-103.

Goulson, D., Hanley, M.E., Darvill, B., Ellis, J.S., Knight, M.E. (2005). "Causes of rarity in bumblebees." *Biological Conservation* 122: 1-8.

Goulson, D., Hughes, W.O.H., Derwent, L.C., Stout, J.C. (2002). "Colony growth of the bumblebee, *Bombus terrestris*, in improved and conventional agriculture and suburban habitats." *Oecologia* 130: 267-273.

Goulson, D., Lepais, O., O'Connor, S., Osborne, J.L., Sanderson, R.A., Cussans, J., Goffe, L., Darvill, B. (2010). "Effects of land use at a landscape scale on bumblebee nest density and survival." *Journal of Applied Ecology* 47: 1207-1215.

Goulson, D., Lye, G.C., Darvill, B. (2008). "Diet breadth, coexistence and rarity in bumblebees." *Biodiversity and Conservation* 17(3269-3288).

Goulson, D., Ollerton, J., Sluman, C. (1997a). "Foraging strategies in the small skipper butterfly, *Thymelicus flavus*: when to switch?" *Animal Behaviour* 53: 1009-1016.

Goulson, D., Stout, J.C., Hawson, S.A. (1997b). "Can flower constancy in nectaring butterflies be explained by Darwin's interference hypothesis?" *Oecologia* 112: 225-231.

Goulson, D., Wright, N.P. (1998). "Flower constancy in hoverflies *Episyrphus balteatus* (Degeer) and *Syrphus ribesii* (L.) (Syrphidae)." *Behavioural Ecology and Sociobiology*.

Goulson, D. S., Sparrow, K.R. (2009). "Evidence for competition between honeybees and bumblebees, effects on bumblebee worker size." *Journal of Insect Conservation* 13: 177-181.

Gram-Jensen, M. (2010). Bestøvende insekter som indsatsområde? Baggrundsbeskrivelse med forslag til et bredt beskyttelsesprogram. Udarbejdet som et bidrag til nationalparkundersøgelsen i Det Sydfynske Øhav.

Grant, V. (1950). "The flower constancy of bees." *Botanical Review* 3: 82-97.

- Greenleaf, S. S., Kremen, C. (2006). "Wild bees enhance honey bees' pollination of hybrid sunflower." *PNAS* 103(37): 13890-13895.
- Greenleaf, S. S., Williams, N.M., Winfree, R., Kremen, C. (2007). "Bee foraging ranges and their relationship to body size." *Oecologia* 153: 589-596.
- Greggers, U., Menzel, R. (1993). "Memory dynamics and foraging strategies of honeybees." *Behavioural Ecology and Sociobiology* 32: 17-29.
- Grindeland, J. M., Sletvold, N., Ims, R.A. (2005). "Effects of floral display size and plant density on pollinator visitation rate in a natural population of *Digitalis purpurea*." *Functional Ecology* 19: 383-390.
- Gross, C. L. (2001). "The effect of introduced honeybees on native bee visitation and fruit-set in *Dillwynia juniperina* (Fabaceae) in a fragmented ecosystem." *Biological Conservation* 102(89-95).
- Hanley, M. E., Franco, M., Pichon, S., Darvill, B., Goulson, D. (2008). "Breeding system, pollinator choice and variation in pollen quality in British herbaceous plants." *Functional Ecology* 22: 592-598.
- Hannon, L.E., Sisk, T.D. (2009) Hedgerows in an agricultural landscape: Potential habitat value for native bees. *Biological Conservation* 142(10) 2140-2154.
- Hanski, I., Ovaskainen, O. (2000). "The metapopulation capacity of a fragmented landscape." *Nature* 404(6779): 755-758.
- Hatfield, R. G., LeBuhn, G. (2007). "Patch and landscape factors shape community assemblage of bumble bees, *Bombus* spp. (Hymenoptera: Apidae), in montane meadows." *Biological Conservation* 139: 150-158.
- Hegland, S. L., Nielsen, A., Lázaro, A., Bjerknes, A.-L., Totland, Ø. (2009). "How does climate warming affect plant-pollinator interactions?" *Ecology Letters* 12: 184-195.
- Hegland, S. L., Totland, O. (2005). "Relationship between species' floral traits and pollinator visitation in a temperate grassland." *Oecologia* 145: 586-594.
- Hegland, S. L., Totland, O. (2008) Is the magnitude of pollen limitation in a plant community affected by pollinator visitation and plant species specialisation levels? *Oikos* 117: 883-891.

Heinrich, B. (1983). Insect foraging energetics. C. E. Jones (ed) Handbook of Experimental Pollination Biology. pp. 187-214.

Herrera, C.M. (1988) Variation in mutualisms: the spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society*, 35, 95-125.

Herrera, C. M. (2005). "Plant generalization on pollinators: species property or local phenomenon?" *American Journal of Botany* 92(1): 13-20.

Hersch, E. I., Roy, B.A. (2007). "Context-dependent pollinator behavior: An explanation for patterns of hybridization among three species of Indian paintbrush." *Evolution* 61(1): 111-124.

Hole, D. G., Perkins, A.J., Wilson, J.D., Alexander, I.H., Grice, P.V., Evans, A.D. (2005). "Does organic farming benefit biodiversity?" *Biological Conservation* 122: 113-130.

Holtschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Kleijn, D., Tschardtke, T. (2007). "Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context." *Journal of Applied Ecology* 44: 41-49.

Holtschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Tschardtke, T. (2008). "Agricultural landscapes with organic crops support higher pollinator diversity." *OIKOS* 117: 354-361.

Hopwood, J. L. (2008). "The contribution of roadside grassland restorations to native bee conservation." *Biological Conservation* 141: 2632-2640.

Howell, A. D., Alarcon, R. (2007). "Osmia bees (Hymenoptera: Megachilidae) can detect nectar-rewarding flowers using olfactory cues." *Animal Behaviour* 74: 199-205.

Ings, T. C., Montoya, J.M., Bascompte, J., Bluthgen, N., Brown, L., Dormann, C.F., Edwards, F., Figueroa, D., Jacob, U., Jones, J.I., Lauridsen, R.B., Ledger, M.E., Lewis, H.M., Olesen, J.M., van Veen, F.J.F., Warren, P.H., Woodward, G. (2009). "Ecological networks - beyond food webs." *Journal of Animal Ecology* 78: 253-269.

Jauker, F., Diekötter, T., Schwarzbach, F., Wolters, V. (2009). "Pollinator dispersal in an agricultural matrix: opposing responses of wild bees and hoverflies to landscape structure and distance from main habitat." *Landscape Ecology* 24: 547-555.

- Jennersten, O. (1988a). "Pollination of *Viscaria vulgaris* (Caryophyllaceae): The Contribution of Diurnal and Nocturnal Insects to seed Set and Seed Predation." *OIKOS* 52(3): 319-327.
- Jennersten, O. (1988b). "Pollination of *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): Effects of Habitat Fragmentation on Visitation and Seed Set." *Conservation Biology* 2(4): 359-366.
- Jennersten, O. (1991). "Cost of Reproduction in *Viscaria vulgaris* (Caryophyllaceae): A Field Experiment." *OIKOS* 61(2): 197-204.
- Jennersten, O., Loman, J., Møller, A.P., Robertson, J., Widén, B. (1992). Conservation biology in agricultural habitat islands. *Ecological Principles of Nature Conservation*. L. e. Hannson, Elsevier Applied Science, London. 99: 394-424.
- Jennersten, O., Loman, J., Møller, A.P., Robertson, J., Widén, B. (1997). "Conservation Biology in Agricultural Habitat Islands." *Ecological Bulletins* 46: 72-87.
- Jones, C. E. a. R. J. L. e. (1983). *Handbook of Experimental Pollination Biology*, Scientific and Academic Editions
- Jørgensen, L. (1921). Bier, G.E.C. Gads Forlag, København.
- Kearns, C. A., Inouye, D.W., Waser, N.M (1998). "The Conservation of Plant-Pollinator Interactions." *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 83-112.
- Keddy, P.A. (1989) *Competition*. Chapman and Hall, London.
- Kevan, P. G. (1983). Floral colors through the insect eye: what they are and what they mean. *Handbook of Experimental Pollination Biology*. C. E. a. R. J. L. e. Jones: 3-30.
- Kevan, P. G. (1999). "Pollinators as bioindicators of the state of the environment: species, activity and diversity." *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74(1-3): 373-393.
- Kevan, P. G., Clark, E.A., Thomas, V.G. (1990). "Insect pollinators and sustainable agriculture." *American Journal of Alternative Agriculture* 5: 13-22.
- Kim, J. Y. (1999). "Influence of resource level on maternal investment in a leaf-cutter bee (Hymenoptera: Megachilidae)." *Behavioral Ecology* 10: 552-556.

Kim, J. Y., Thorp, R.W. (2001). "Maternal investment and size-number trade-off in a bee, *Megachile apicalis*, in seasonal investments." *Oecologia* 126: 451-456.

Kleijn, D., Berendse, F., Smit, R., Gilissen, N. (2001). "Agri-environmental schemes do not effectively protect biodiversity in Dutch agricultural landscapes." *Nature* 413: 723-725.

Kleijn, D., Raemakers, I. (2008). "A retrospective analysis of pollen host plant use by stable and declining bumble bee species." *Ecology* 89(7): 1811-1823.

Kleijn, D. and W. J. Sutherland (2003). "How effective are European agri-environment schemes in conserving and promoting biodiversity." *Journal of Applied Ecology* 40: 947-969.

Klein, A.-M., Vassière, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Tschantke, T. (2007). "Importance of pollinators in changing landscapes for world crops." *Proc. R. Soc. Lond. B* 274: 303-313.

Knight, M.E., Bishop, S., Martin, A.P. Osborne, J.L., Hale, J.R., Sanderson, A.R., Goulson, D. (2005) An interspecific comparison of foraging range and nest density of four bumblebee (*Bombus*) species. *Molecular Ecology* 14: 1811-1820.

Kohler, F., Verhulst, J., Knop, E., Herzog, F., Kleijn, D. (2007). "Indirect effects of grassland extensification schemes on pollinators in two contrasting European countries." *Biological Conservation* 135: 302-307.

Kohler, F., Verhulst, J., Van Klink, R., Kleijn, D. (2008). "At what spatial scale do high-quality habitats enhance the diversity of forbs and pollinators in intensively farmed landscapes?" *Journal of Applied Ecology* 45: 753-762.

Krauss, J., Alfert, T., Steffan-Dewenter, I. (2009). "Habitat area but not habitat age determines wild bee richness in limestone quarries." *Journal of Applied Ecology* 46(1): 194-202.

Krebs, J. R., Wilson, J.D., Bradbury, B., Siriwardena, G.M. (1999). "The second Silent Spring?" *Nature* 400: 611-612.

Kremen, C., Williams, N.M., Bugg, R.L., Fay, J.P., Thorp, R.W. (2004). "The area requirements of an ecosystem service: crop pollination by native bee communities in California." *Ecology Letters* 7: 1109-1119.

- Kremen, C., Williams, N.M., Thorp, R.W. (2002). "Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification." *Proceedings of the National Academy of Science* 99: 16812-16816.
- Krüger, P., Enkegaard, A., Strandberg, B., Axelsen, J. (2011) Bier og blomster - honningbiens fødegrundlag i Danmark.
- Kudo, G., Harder, L.D. (2005). "Floral and inflorescence effects on variation in pollen removal and seed production among six legume species." *Functional Ecology* 19: 245-254.
- Kunin, W. E. (1993). "Sex and the single mustard: population density and pollinator behaviour effects on seed set." *Ecology* 74: 2145-2160.
- Kunin, W. E. (1997). Population size and density effects in pollination: pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica kaber*. *Journal of Ecology* 85: 225-234.
- Kunin, W. E., Iwasa, Y. (1996). "Pollinator foraging strategies in mixed floral arrays - density effects and floral constancy." *Theoretical Population Biology* 49: 232-263.
- Kwak, M. M., Bekker, R.M. (2006). *Ecology of Plant Reproduction: Extinction Risks and Restoration Perspectives of Rare Plant Species. Plant-pollinator Interactions. From specialization to generalization.* N. M. Waser, Ollerton, J.: 362-386.
- Kwak, M. M., Jennersten, O. (1991). "Bumblebee Visitation and Seedset in *Melampyrum pratense* and *Viscaria vulgaris*: Heterospecific Pollen and Pollen Limitation." *Oecologia* 86(1): 99-104.
- Kwak, M. M., Velterop, O., Boerrichter, E. (1996). Insect diversity and pollination of rare plant species. *The Conservation of Bees.* A. Matheson, Buchmann, S.L., O'Toole, C.O., Westrich, P., Williams, L.H., Academic Press, London: 152-163.
- Lázaro, A., Hegland, S.J., Totland, Ø. (2008). "The relationships between floral specificity of pollination systems in three Scandinavian plant communities." *Oecologia* 157: 249-257.
- Lázaro, A., Lundgren, R., Totland, Ø. (2009) Co-flowering neighbors influence the diversity and identity of pollinator groups visiting plant species. *Oikos* 118: 691-702.
- Lázaro, A., Nielsen, A., Totland, Ø. (2010). "Factors related to the inter-annual variation in plants' pollination generalization levels within a community." *OIKOS* 119: 825-834.

- Lennartsson, T. (2002). "Extinction thresholds and disrupted plant-pollinator interactions in fragmented plant populations." *Ecology* 83(11): 3060-3072.
- Levin, D. A., Anderson, W.W. (1970). "Competition for pollinators between simultaneously flowering species." *American Naturalist* 104: 455-467.
- Levins, R., MacArthur, R. (1969). "An hypothesis to explain the incidence of monophagy." *Ecology* 50: 910-911.
- Lewis, A. C. (1989). "Flower visit consistency in *Pieris rapae*, the cabbage butterfly." *Journal of Animal Ecology* 58: 1-13.
- Lye, G., Park, K., Osborne, J., Holland, J., Goulson, D. (2009). "Assessing the value of Rural Stewardship schemes for providing foraging resources and nesting habitat for bumblebee queens (Hymenoptera: Apidae)." *Biological Conservation* 142: 2023-2032.
- Madsen, H. B., Calabuig, I. (2008). "Kommenteret checkliste over Danmarks bier - Del 1: Colletidae (Hymenoptera, Apoidea)." *Entomologiske Meddelelser* 76: 145-163.
- Madsen, H. B. (2009). Humlebier. . In: P. Wind (ed.) Den danske rødliste. Fagdatacenter for Biodiversitet og Terrestrisk Natur (B-FDC). Danmarks Miljøundersøgelser, Aarhus Universitet: 39 pp. <http://www.dmu.dk/dyr-planter/roedliste/>.
- Madsen, H. B., Calabuig, I. (2010). "Kommenteret checkliste over Danmarks bier - Del 3: Melittidae & Megachilidae (Hymenoptera, Apoidea)." *Entomologiske Meddelelser* 78: 73-99.
- Meineke, H. (1978). "Umlernen einer Honigbiene zwischen gelb und blau - Belohnung im Dauerversuch." *Journal of Insect Physiology* 24: 155-163.
- Memmott, J., Craze, P.G., Waser, N.M., Price, M.V. (2007). "Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions." *Ecology Letters* 10: 710-717.
- Menzel, R. (1969). "Das Gedächtnis der Honigbiene für Spektralfarben. II. Umlernen und Mehrfachlernen." *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* 63: 290-309.
- Menzel, R. (1990). Learning, memory and 'cognition' in honey bees. *Neurobiology of Comparative Cognition*. R. P. Kesner, Olten, D.S. (eds.). Erlbaum Inc. Hillsdale NJ.: 237-292.



- Mevi-Schutz, J., Erhardt, A. (2005) Amino acids in nectar enhance butterfly fecundity: A long-awaited link. *American Naturalist* 165(4): 411-419.
- Michener, C. D. (2007). *The Bees of the World*, The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 953 pp.
- Minckley, R. L., Roulston, T.H. (2006). Incidental mutualisms and pollen specialization among bees. *Plant-pollinator Interactions. From specialization to generalization*. N. M. Waser, Ollerton, J., University of Chicago Press, London.
- Mitchell, R. J., Flanagan, R.J., Brown, B.J., Waser, N.M., Karron, J.D. (2009). "New frontiers in competition for pollination. Review." *Annals of Botany* 103: 1403-1413.
- Moeller, D. A. (2006). "Geographic structure of pollinator communities, reproductive assurance, and the evolution of self-pollination." *Ecology* 87: 1510-1522.
- Mondal, A. K., Mandal, S. (1998). "Pollen production in some terrestrial angiosperms." *Current Science* 74(10): 906-907.
- Morales, C. L., Traveset, A. (2009). "A meta-analysis of impacts of alien vs. native plants on pollinator visitation and reproductive success of co-flowering native plants." *Ecology Letters* 12: 716-728.
- Mulcahy, D. L., Curtis, P.S., Snow, A.A. (1983). Pollen competition in a natural population. *Handbook of Experimental Pollination Biology*. C. E. a. R. J. L. e. Jones: 330-337.
- Navntoft, S., Strandberg, B., Nimgaard, R., Esbjerg, P., Axelsen, J. 2011. Effects of herbicide-free field margins on bumblebee and butterfly diversity in and along hedgerows *Pesticide Research* XX, 2011. pp. 44.
- Ne'eman, G., Jürgens, A., Newstrom-Lloyd, L., Potts, S.G., Dafni, A. (2020) A framework for comparing pollinator performance: effectiveness and efficiency. *Biological Reviews* 85, 435-451.
- Nepi, M., Pacini, E., Nencini, C., Collavoli, E., Franchi, G.G. (2003) Variability of nectar production and composition in *Linaria vulgaris* (L.) Mill. (Scrophulariaceae) *Plant. Syst. Evol.* 238: 109-118.
- Neumann, P., Carreck, N.L. (2010) Honey bee colony losses. *Journal of Apicultural Research*, 49: 1-6.
- Nicolson, S.W., Nepi, M., Pacini, E. (eds.) (2007) *Nectaries and Nectar*. Springer.

- Nuttman, C.V., Semida, F.M., Zalat, S. et al. (2006) Visual cues and foraging chises: bee visits to floral colour phases in *Alkanna orientalis* (Boraginaceae). *Biological Journal of the Linnean Society* 87(3): 427-435.
- Olesen, J.M., Jordano, P. (2002) Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. *Ecology* 83: 2416-2424.
- Olesen, J.M., Dupont, Y.L., Ehlers, B.K., Hansen, D.M. (2007) The openness of a flower and its number of flower-visitor species. *TAXON* 53(3): 729-736
- Olesen, J.M., Bascompte, J., Elberling, H. & Jordano, P. (2008) Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology*, 89, 1573-1582
- Ollerton, J., Winfree, R., Tarrant, S. (2011) How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120: 321-326.
- Osborne, J.L., Corbet, S.A. (1994) Managing habitats for pollinators in farmland. *Aspects of Applied Biology* 40: 207-215
- Osborne, J.L., Williams, I.H., Corbet, S.A. (1991) Bees, pollination and habitat change in the European community. *Bee World* 72: 99-116.
- Osborne, J.L., Martin, A.P., Shortall, C.R. et al. (2008a) Quantifying and comparing bumblebee nest densities in gardens and countryside habitats. *Journal of Applied Ecology* 45: 784-792.
- Osborne, J.L., Martin, A.P., Carreck, N.L. et al. (2008b) Bumblebee flight distances in relation to the forage landscape. *Journal of Animal Ecology* 77: 406-415.
- O'Toole, C., Raw, A. (1999). *Bees of the World*. Facts on File, Inc. 192 pp.
- Pacini, E., Nepi, M. (2007) Nectar production and presentation. In: Nicolson et al (eds.) pp. 167-214.
- Pacini, E., Nepi, M., Vesprini, J.L. (2003) Nectar biodiversity: a short review. *Plant Syst. Evol* 238: 7-21.
- Paini, D.R., Roberts, J.D. (2005) Commercial honey bees (*Apis mellifera*) reduce the fecundity of an Australian native bee (*Hylaeus alcyoneus*), *Biological Conservation* 123: 103-112.
- Parker, I.M. (1997) Pollinator limitation of *Cystisus scoparius* (Scotch broom), an invasive exotic shrub. *Ecology* 78: 1457-1470.

- Parmesan, C. (2006) Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37: 637-669.
- Percival, M.S. (1961) Types of Nectar in Angiosperms. *New Phytologist* 60(3): 235-281.
- Petanidou, T. (2005) Sugars in mediterranean floral nectars: an ecological and evolutionary approach. *Journal of Chemical Ecology* 31(5): 1065-1088.
- Petanidou T., Goethals V., Smets E. (1999). The effects of nutrient and water availability in the nectar production and nectary structure of the dominant Labiatae species of phrygana. *Systematics and Geography of Plants* 68: 233-244.
- Petanidou T, Van Laere A, Ellis WN, Smets E. (2006). What does shape amino acid and sugar composition in Mediterranean floral nectars? *Oikos* 115: 155-169.
- Petanidou, T., Kallimanis, A.S., Tzanopoulos, J., Sgardelis, S.P. & Pantis, J.D. (2008) Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. *Ecology Letters*, 11, 564–575
- Plowright, C.M.S., Plowright, R.C. (1997) The advantage of short tongues in bumble bees (*Bombus*) - Analyses of species distributions according to flower corolla depth, and of working speeds in white clover. *The Canadian Entomologist* 129: 51-59.
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G., Willmer, G. (2003) Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities? *Ecology* 84: 2628-2642.
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Roberts, S., O'Toole, C., Dafni, A., Ne'eman, G., Willmer, G. (2004) Nectar resource diversity organises flower-visitor community structure. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 113: 103-107.
- Potts, S.G., Petanidou, T., Roberts, S. et al. (2006) Plant-pollinator biodiversity and pollination services in a complex Mediterranean landscape. *Biological Conservation* 129(4): 519-529.
- Potts, S.G., Woodcock, B.A., Roberts, S.P.M., Tscheulin, T., Pilgrim, E.S., Brown, V.K., Tallowin, J.R. (2009) Enhancing pollinator biodiversity in intensive grasslands. *Journal of Applied Ecology* 46: 369-379.

Potts, S.G., Biesmeijer, J.C. Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., Kunin, W.E. (2010). Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *TREE* 1227,

Prys-Jones, O.E., Corbet, S.A. (1991) *Bumblebees*. Richmond Publishing Co. Ltd. Slough, England.

Pyke, G. H. (1978a). " Optimal foraging: movement patterns of bumblebees between inflorescences." *Theoretical Population Biology* 13: 72-98.

Pywell, R. F., Warman, E.A., Hulmes, L., Hulmes, S., Nuttal, P., Sparks, T.H., Critchley, C.N.R., Sherwood, A. (2006). "Effectiveness of new agri-environment schemes in providing foraging resources for bumblebees in intensively farmed landscapes." *Biological Conservation* 129: 192-206.

Ranta, E., Lundberg, H. (1980). "Resource partitioning in bumblebees: the significance of differences in proboscis length." *OIKOS* 35: 298-302.

Rasheed, S. A., Harder, L.D. (1997). "Economic motivation for plant species preferences of pollen-collecting bumble bees." *Economic Entomology* 22: 209-219.

Rathcke, B. (1983). *Competition and facilitation among plants for pollination*. Pollination Biology. L. e. Real, Academic Press, New York: 305-329.

Renner, S., Ricklefs, R. (1995). "Dioecy and its correlates in the flowering plants." *American Journal of Botany* 82: 596-606.

Rick, C. M. (1950). "Pollination relations of *Lycopersicon esculentum* in native and foreign regions." *Evolution* 4: 110-122.

Robertson, A. W., Mountjoy, C., Faulkner, B.E., Roberts, M.V., Macnair, M.R. (1999). "Bumblebee selection of *Mimulus guttatus* flowers: the effects of pollen quality and reward depletion." *Ecology* 80: 2594-2606.

Robertson, C. (1985). "The philosophy of flower seasons, and the phoenological relations of the entomophilous flora and anthophilous insect fauna." *American Naturalist* 29: 97-117.

Roulston, T. H., Cane, J.H., Buchmann, S.L. (2000). "What governs protein content of pollen: pollinator preferences, pollen-pistil interactions, or phylogeny?" *Ecological Monographs* 70: 333-337.

- Roulston, T. H., Cane, J.H. (2002). "The effect of pollen protein concentration on body size in sweat bee *Lasioglossum zephyrum* (Hymenoptera: Apiformes)." *Evolution and Ecology* 16: 49-65.
- Rundlöf, M., Nilsson, H., Smith, H.G. (2008). "Interacting effects of farming practice and landscape context on bumble bees." *Biological Conservation* 141: 417-426.
- Samocha, Y., Sternberg, M. (2010). "Herbivory by sucking mirid bugs can reduce nectar production in *Ashodelus aestivus* Brot." *Arthropod-Plant Interactions* 4: 153-158.
- Schaffer, W. M., Jensen, D.B., Hobbs, D.E., Gurevitch, J., Todd, J.R., Schaffer, M.V. (1979). "Competition Foraging Energetics, and the Cost of Sociality in Three Species of Bees." *Ecology* 60(5): 976-987.
- Schaffer, W. M., Zeh, D.W., Buchmann, S.L., Kleinhaus, S., Schaffer, M.V., Antrim, J. (1983). "Competition for Nectar between Introduced Honey Bees and Native North American Bees and Ants." *Ecology* 64(3): 564-577.
- Schmid-Hempel, P. (1984). "The importance of handling time for the flight directionality in bees." *Behavioural Ecology and Sociobiology* 15: 303-309.
- Schmidt, H. T. (2003). "Humlebier i Vestjylland." *Entomologiske Meddelelser* 71(2): 77-83.
- Schweiger, O., Settele, J., Kudrna, O. et al. (2008). "Climate change can use cause spatial mismatch of trophically interacting species." *Ecology* 89(12): 3472-3479.
- Senft, D. (1990). "Protecting endangered plants." *Agricultural Research* May 1990: 16-18.
- Settele, J., Penev, L., Georgiev, T., Grabaum, R., Grobelnik, V., Hammen, V., Klotz, S., Kotarac, M., Kühn, I. (eds.) (2010). *ATLAS of Biodiversity Risk*, Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, 280 pp.
- Skovgaard, O. S. (1936). *Rødkløverens bestøvning, Humlebier og Humleboer*, Det Kongl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter, Naturv. og Math. Afd. 9. Række VI.6.
- Spaethe, J., Tautz, J., Chittka, L. (2001). "Visual constraints in foraging bumblebees: Flower size and color affect search time and flight behavior." *PNAS* 98(7): 3898-3903.
- Stanghellini, M. S., Ambrose, J.T., Schultheis, J.R. (2002). "Diurnal activity, floral visitation and pollen deposition by honey bees and

bumble bees on field grown cucumber and watermelon." *Journal of Apicultural Research* 41: 27-34.

Stapel, C. (1933). "Undersøgelser over Humlebier (*Bombus Latr.*), deres Udbredelse, Trækplanter og Betydning for Bestøvningen af Rødkløver (*Trifolium pratense L.*)." *Tidsskrift for Planteavl* 39: 193-294.

Steffan-Dewenter, I., Tschardtke, T. (1997). "Bee diversity and seed set in fragmented habitats." *Acta Horticulturae* 437: 231-234.

Steffan-Dewenter, I., Tschardtke, T. (1999). "Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set." *Oecologia* 121: 231-234.

Steffan-Dewenter, I., Tschardtke, T. (2000a). "Butterfly community structure in fragmented habitats." *Ecology Letters* 3(5): 449-456.

Steffan-Dewenter, I., Tschardtke, T. (2000b). "Resource overlap and possible competition between honey bees and wild bees in central Europe." *Oecologia* 122(2): 288-296.

Steffan-Dewenter, I., Klein, A.-M., Gaebele, V., Alfert, T., Tschardtke, T. (2002). "Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds." *Ecology* 83: 1421-1432.

Steffan-Dewenter, I., Potts, S.G., Packer, L. (2005). "Pollinator diversity and crop pollination services at risk." *Trends in Ecology and Evolution* 20(12): 651-652.

Steffan-Dewenter, I., Klein, A.-M., Gaebele, V., Alfert, T., Tschardtke, T. (2006). *Bee Diversity and Plant-Pollinator Interactions in Fragmented Landscapes*. Plant-pollinator Interactions. From specialization to generalization. N. M. Waser, Ollerton, J.: 387-407.

Steffan-Dewenter, T., T. (2001). "Succession of bee communities on fallows." *Ecography* 24: 83-93.

Stoltze, M. (1996). *Danske dagsommerfugle*, Gyldendal, København. 383 pp.

Stout, J. C., Allen, J.A., Goulson, D. (1998). "The influence of relative plant density and floral morphological complexity on the behaviour of bumblebees." *Oecologia* 117: 543-550.

Stout, J. C., Goulson, D. (2002). "The influence of nectar secretion rates on the responses of bumblebees (*Bombus* spp.) to previously visited flowers." *Behavioural Ecology and Sociobiology* 52: 239-246.

Strandberg, B., Magård, E., Bak, J.L., Bruus, M., Damgaard, C., Fredshavn, J.R., Løkke, H., Nielsen, K.E. (2005) Terrestriske naturtyper 2004. NOVANA. Danmarks Miljøundersøgelser Faglig rapport fra DMU 557, 58 pp.

Strandberg, B., Krogh, P.H. (2011). Agerland. Danmarks Biodiversitet 2010 - Status, udvikling og trusler, Danmarks Miljøundersøgelser, Aarhus Universitet. Faglig rapport fra DMU nr. 815. Kap. 9: 97-104.

Thomas, C. D., Bodsworth, E.J., Wilson, R.J., Simmons, A.D., Davies, Z.G. et al. (2001). "Ecological and evolutionary processes at expanding range margins." *Nature* 411: 577-581.

Thomas, J. A., Telfer, M.G., Roy, D.B., Preston, C.D., Greenwood, J.J.D., Asher, J., Fox, R., Clarke, R.T., Lawton, J.H. (2004). "Comparative Losses of British Butterflies, Birds, and Plants and Global Extinction Crisis." *Science* 303: 1879-1881.

Thompson, J. D. (2001). "How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system?" *Oecologia* 26: 386-394.

Thomson, J. D. (1981). "Spatial and temporal components of resource assessment by flower-feeding insects." *Journal of Animal Ecology* 50: 49-60.

Toräng, P., Ehrlén, J., Ågren, J. (2006). "Facilitation in an insect-pollinated herb with floral display dimorphism." *Ecology* 87(2): 2113-2117.

Traveset, A. & Saez, E. (1997) Pollination of *Euphorbia dendroides* by lizards and insects: Spatio-temporal variation in patterns of flower visitation. *Oecologia*, 111, 241-248.

Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C. (2005). "Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management." *Ecology Letters* 8: 857-874.

Tscheulin, T., Petanidou, T. Potts, S.G., Settele, J. (2009). "The impact of *Solanum elaeagnifolium*, an invasive plant in the mediterranean, on flower visitation and seed set of native co-flowering species *Glaucium flavum*." *Plant Ecology* 205: 77-85.

Van Nieuwstadt, M. G. L., Iraheta, C.E.R. (1996). "Relation between size and foraging range in stingless bees (Apidae, Meliponinae)." *Apiologie* 27: 219-228.

- Waser, N. M. (1978a). "Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers." *Ecology* 59: 934-944.
- Waser, N. M. (1978b). "Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species." *Oecologia* 36: 223-236.
- Waser, N. M. (1983). Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: a review of evidence. E. Jones (ed.) *Handbook of Experimental Pollination Biology*, pp 277-293.
- Waser, N. M., Chittka, L., Price, M.V., Williams, N.M., Ollerton, J. (1996). "Generalization in Pollination Systems, and Why it Matters." *Ecology* 77(4): 1043-1060.
- Waser, N. M., Ollerton, J. (eds.) (2006). *Plant-pollinator Interactions. From specialization to generalization*, The University of Chicago Press.
- Waser, N. M. (2006). Specialization and Generalization in Plant-Pollinator Interactions: A Historical perspective. *Plant-pollinator Interactions. From specialization to generalization*. N. M. Waser, Ollerton, J.: 3-17.
- Wermuth, K. H. (2009). Historical trends and factors influencing biodiversity of Danish *Bombus* spp. in red clover fields. Master Thesis, Department of Genetics and Ecology, Institute of Biology Sciences, Aarhus University.
- Wermuth, K. H., Dupont, Y.L. (2010). "Effects of field characteristics on abundance of bumblebees (*Bombus* spp.) and seed yield in red clover fields." *Apidologie* 41: 657-666.
- Westerkamp, C. (1991). "Honeybees are poor pollinators - why?" *Plant Systematics and Evolution* 177: 71-75.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I., Tscharrntke, T. (2003) Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. *Ecology Letters* 6: 961-965.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I., Tscharrntke, T. (2006). "Bumblebees experience landscapes at different scales: possible implications for coexistence." *Community Ecology* 149: 289-300.
- Westphal, C., Bommarco, R., Carré, G., Lamborn, E., Morison, N., Petanidou, T., Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Szentgyorgyi, H., Tscheulin, T., Vaissière, B.E., Woychiechowski, M., Biesmeijer, J.C., Kunin, W.E., Settele, J., Steffan-Dewenter, I. (2008). "Measuring bee



diversity in different European habitats and biogeographical regions." *Ecological Monographs* 78(4): 653-671.

Westrich, P. (1990). *Die Wildbienen Baden-Württembergs*, Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, Germany.

Westrich, P. (1996). Habitat requirements of central European bees and problems of partial habitats. *The Conservation of Bees*. A. Matheson, Buchmann, S.L., O'Toole, C.O., Westrich, P., Williams, L.H., Academic Press, Williams, I.H. London: 2-16.

Williams, P. H., Araujo, M.B., Rasmont, P. (2007). "Can vulnerability among British bumblebee (*Bombus*) species be explained by niche position and breadth?" *Biological Conservation* 138(3-4): 493-505.

Williams, P. H., Osborne, J.L. (2009). "Bumblebee vulnerability and conservation world-wide." *Apidologie* 40(3): 367-387.

Willmer, P.G., Bataw, A.A.M., Highes, J.P. (1994) The superiority of bumblebees to honeybees as pollinators: insect visits to raspberry flowers. *Ecological Entomology* 19: 271-284.

Winfree, R., Williams, N.M., Dushoff, J., Kremen, C. (2007). "Native bees provide insurance against ongoing honey bee losses." *Ecology Letters* 10: 1105-1113.

Wolf, T.J., Ellington, C.P., Begley, I.S.(1999) Forging costs in bumblebees: field conditions cause large individual differences. *Insectes Sociaux* 46: 291-295.

Wright, G. A., Schiesti, F.P. (2009). "The evolution of floral scent: the influence of olfactory learning by insect pollinators on the honest signalling of floral rewards." *Functional Ecology* 23: 841-851.

Wykes, G.R. (1952) The preferences of honeybees for solutions of various sugars which occur in nectar. *Journal of Experimental Biology* 29: 511-518.

Young, A., Boyle, T., Brown, T. (1996). "The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants." *Trends in Ecology and Evolution* 11: 413-418.

Öckinger, E., Smith, H.G. (2006). "Landscape composition and habitat area affects butterfly species richness in semi-natural grasslands." *Oecologia* 149(3): 526-534.

## Appendix 1.

Oversigt over humlebiernes fødepræferencer efter Benton (2006), Dupont & Madsen (2010) m.fl. Kun vilde plantearter er medtaget i tabellen. Humlerne er sorteret efter dronningens fremkomsttidspunkt således at tidlige arter er længst til venstre.

■ angiver at planten er kendt som fødekilde for humlebien

p angiver at planten er kendt som pollenkilde for humlebien

■ indikerer at humlebien er korttunget.

Fødeindeks efter Carvell et al. (2006), se i øvrigt p. 46.





## **DMU Danmarks Miljøundersøgelser**

Danmarks Miljøundersøgelser er en del af Aarhus Universitet. På DMU's hjemmeside [www.dmu.dk](http://www.dmu.dk) finder du beskrivelser af DMU's aktuelle forsknings- og udviklingsprojekter.

DMU's opgaver omfatter forskning, overvågning og faglig rådgivning inden for natur og miljø. Her kan du også finde en database over alle publikationer som DMU's medarbejdere har publiceret, dvs. videnskabelige artikler, rapporter, konferencebidrag og populærfaglige artikler.

Yderligere information: [www.dmu.dk](http://www.dmu.dk)

Danmarks Miljøundersøgelser  
Frederiksborgvej 399  
Postboks 358  
4000 Roskilde  
Tlf.: 4630 1200  
Fax: 4630 1114

Administration  
Afdeling for Arktisk Miljø  
Afdeling for Atmosfærisk Miljø  
Afdeling for Marin Økologi  
Afdeling for Miljøkemi og Mikrobiologi  
Afdeling for Systemanalyse

Danmarks Miljøundersøgelser  
Vejlsovej 25  
Postboks 314  
8600 Silkeborg  
Tlf.: 8920 1400  
Fax: 8920 1414

Afdeling for Ferskvandsøkologi  
Afdeling for Terrestrisk Økologi

Danmarks Miljøundersøgelser  
Grenåvej 14, Kalø  
8410 Rønne  
Tlf.: 8920 1700  
Fax: 8920 1514

Afdeling for Vildtbiologi og Biodiversitet

## Faglige rapporter fra DMU

På DMU's hjemmeside, [www.dmu.dk/Udgivelser/](http://www.dmu.dk/Udgivelser/), finder du alle faglige rapporter fra DMU sammen med andre DMU-publikationer. Alle nyere rapporter kan gratis downloades i elektronisk format (pdf).

### Nr./No. 2011

- 817 Improving the Greenlandic Greenhouse Gas Inventory.  
By Nielsen, O.-K., Baunbæk, L., Gyldenkærne, S., Bruun, H.G., Lyck, E., Thomsen, M., Mikkelsen, M.H., Albrektsen, R., Hoffmann, L., Fauser, P., Winther, M., Nielsen, M., Plejdrup, M.S., Hjelgaard, K. 46 pp.
- 815 Danmarks biodiversitet 2010 – status, udvikling og trusler.  
Af Ejrnæs, R., Wiberg-Larsen, P., Holm, T.E., Josefson, A., Strandberg, B., Nygaard, B., Andersen, L.W., Winding, A., Termansen, M., Hansen, M.D.D., Søndergaard, M., Hansen, A.S., Lundsteen, S., Baattrup-Pedersen, A., Kristensen, E., Krogh, P.H., Simonsen, V., Hasler, B. & Levin, G. 152 s. (also available in print edition, DKK 150)
- 814 Bynaturen i hverdagslivet.  
Af Petersen, L.K. & Nielsen, S.S. 80 s.
- 813 Environmental monitoring at the Seqi olivine mine 2010.  
By Søndergaard, J. & Asmund, G. 36 pp.

### 2010

- 812 Environmental monitoring at the cryolite mine in Ivittuut, South Greenland, in 2010.  
By Johansen, P., Asmund, G., Rigét, F. & Schledermann, H. 34 pp.
- 811 Environmental monitoring at the Nalunaq Gold Mine, South Greenland, 2010.  
By Glahder, C.M., Søndergaard, J., Asmund, G. & Rigét, F. 32 pp.
- 810 Danish emission inventories for agriculture. Inventories 1985 - 2009.  
By Mikkelsen, M.H. Albrektsen, R. & Gyldenkærne, S. 136 pp.
- 809 Review, improvement and harmonisation of the Nordic particulate matter air emission inventories.  
By Nielsen, O.-K., Illerup, J.B., Kindbom, K., Saarinen, K., Aasestad, K., Hallsdottir, B., Winther, M., Sjodin, Å., Makela, K. & Mikkola-Pusa, J. 77 pp.
- 808 Temporal and spatial variations in the long-term fluctuations of wildlife populations in Greenland.  
By Moshøj, C.M., Forchhammer, M. & Aastrup, P. 36 pp.
- 807 Evaluation of local contamination sources from the former mining operation in Maarmorilik.  
By Johansen, P., Asmund, G., Schiedek, D. & Schledermann, H. 44 pp.
- 806 Vandmiljø og Natur 2009. NOVANA. Tilstand og udvikling – faglig sammenfatning.  
Af Nordemann Jensen, P., Boutrup, S., Bijl, L. van der, Svendsen, L.M., Grant, R., Wiberg-Larsen, P., Bjerring, R., Ellermann, T., Petersen, D.L.J., Hjorth, M., Søgaard, B., Thorling, L. & Dahlgren, K. 108 s.
- 805 Arter 2009. NOVANA.  
Af Søgaard, B., Pihl, S., Wind, P., Clausen, P., Andersen, P.N., Bregnballe, T. & Wiberg-Larsen, P. 114 s.
- 804 Vandløb 2009. NOVANA.  
Af Wiberg-Larsen, P., Windolf, J., Baattrup-Pedersen, A., Bøgestrand, J., Ovesen, N.B., Larsen, S.E., Thodsen, H., Sode, A., Kristensen, E. & Kjeldgaard, A. 98 s.
- 803 Søer 2009. NOVANA.  
Af Bjerring, R. Johansson, L.S., Lauridsen, T.L., Søndergaard, M., Landkildehus, F., Sortkjær, L. & Wiindolf, J. 96 s.
- 802 Landovervågningsoplade 2009. NOVANA.  
Af Grant, R., Blicher-Mathiesen, G., Jensen, P.G., Hansen, B. & Thorling, L. 124 s.
- 801 Atmosfærisk deposition 2009. NOVANA.  
Af Ellermann, T., Andersen, H.V., Bossi, R., Christensen, J., Løfstrøm, P., Monies, C., Grundahl, L. & Geels, C. 95 s.
- 800 Marine områder 2009. NOVANA. Tilstand og udvikling i miljø- og naturkvaliteten.  
Af Petersen, D.L.J. & Hjorth, M. (red.) 127 s.
- 799 The Danish Air Quality Monitoring Programme. Annual Summary for 2009.  
By Ellermann, T., Nordstrøm, C., Brandt, J., Christensen, J., Ketzler, M. & Jensen, S.S. 61 pp.
- 798 Økologisk risikovurdering af genmodificerede planter i 2009. Rapport over behandlede forsøgsudsætninger og markedsføringsager.  
Af Kjellsson, G., Damgaard, C., Strandberg, M., Sørensen, J.G. & Krogh, P.H. 46 s.

*[Tom side]*

## BESTØVNING OG BIODIVERSITET

Rapporten "Bestøvning og biodiversitet" er en af tre rapporter udarbejdet for Plantedirektoratet under projektet: "Bestøvningforhold og -behov for afgrøder og vilde planter". Med den observerede tilbagegang blandt bestøvende insekter såvel nationalt som globalt er der kommet fokus på samspillet mellem bestøvere, og planter og den "ecosystem service" bestøverne yder. Rapporten beskriver status for viden vedr. vilde bestøvende insekter med fokus på bier, bestøvningen af vilde planter samt metoder til forbedring af forholdene for bestøvere og dermed bestøvning af vilde planter. På trods af mange års forskningen indenfor såvel bestøvende insekter som bestøvningsbiologi er den konkrete viden om bestøvningsbehovet hos vilde danske planter meget begrænset, dels fordi forskningen generelt har været fokuseret på mere eksotiske arter, men også fordi forskningen har været koncentreret omkring evolutionsstudier. Der er derfor et stort behov for mere konkret viden dels om forekomsten af insekterne dels om deres bidrag til bestøvningen af vilde planter. Der er dog udviklet metoder og modeller, som vil være værdifulde værktøjer for vurderingen af kommende forvaltningsaktiviteter på området.