

Kunnskapsstatus for insektpollinering i Norge

— BETYDNINGEN AV DET KOMPLEKSE SAMSPILLET
MELLOM PLANTER OG INSEKTER



Kunnskapsstatus for insektpollinering i Norge

– BETYDNINGEN AV DET KOMPLEKSE SAMSPILLET
MELLOM PLANTER OG INSEKTER

Redaktør	Ørjan Totland, Universitetet for miljø- og biovitenskap
Medforfattere	Knut Anders Hovstad, Bioforsk Frode Ødegaard, Norsk institutt for naturforskning Jens Åström, Norsk institutt for naturforskning
Utgiver	Artsdatabanken
Layout	Mona Ødegården, Åshild Stolsmo Viken
Illustrasjoner	Åshild Stolsmo Viken, Ivar Herfindal, NTNU (fig. 1)
Siteres som	Totland, Ø., Hovstad, K. A., Ødegaard, F., Åström, J., 2013. Kunnskapsstatus for insektpollinering i Norge - betydningen av det komplekse samspillet mellom planter og insekter. Artsdatabanken, Norge
Distribueres av	Artsdatabanken, 7491 Trondheim Tlf. 73 59 21 45 E-post: postmottak@artsdatabanken.no
Opplag	100
Trykking	Skipnes Kommunikasjon ISBN (pdf): 978-82-92838-34-1
Forside	Humle (<i>Bombus</i> sp.) på rødknapp (<i>Knautia arvensis</i>). Foto: Arnstein Staverløkk.



Forord

Artsdatabanken er en nasjonal kunnskapsbank for naturmangfold. Vår hovedoppgave er å formidle oppdatert og lett tilgjengelig informasjon om arter og naturtyper. Kunnskap om samspill i naturen er en viktig del av denne oppgaven, men kompleksiteten i slike samspill gjør det også krevende å undersøke og beskrive. Insekter som besøker planter for å finne pollen og nektar og planter som er avhengige av insektbesøk for å sette frø inngår i et slikt samspill. Det er lett å forstå betydningen av dette samspillet, likevel er det mye vi ikke vet.

En gruppe av eksperter fra Universitetet for miljø- og biovitenskap, Bioforsk og Norsk institutt for naturforskning har på oppdrag fra Artsdatabanken utarbeidet denne rapporten som beskriver hovedtrekkene i det vi vet om insektpollinering i Norge i dag. Rapporten peker på viktige kunnskapshull og prioriteringer for framtidig kunnskapsinnhenting. Artsdatabanken håper at rapporten vil være et viktig verktøy for forvaltningen, kunnskapsprodusentene og andre som ønsker mer kunnskap om dette temaet når strategier for kunnskapsinnhenting og forvaltning av artene skal utarbeides.

Det er første gang en slik oversikt over kunnskapsstatusen innenfor pollineringsøkologi har blitt utarbeidet i Norge. Et godt samarbeid mellom fagmiljøene i Norge og Artsdatabanken har vært en forutsetning for dette arbeidet. Artsdatabanken ønsker å takke forfatterne av rapporten og de deltagende institusjonene.

Trondheim 16. mai 2013



Ivar Myklebust
Direktør, Artsdatabanken

Innhold

Sammendrag	7
Samspill mellom planter og pollinatorer	9
Betydningen for planter	15
Sammenheng mellom pollinering og frøproduksjon	15
Pollen- og ressursbegrensing på frøproduksjon	16
Geografisk variasjon i pollineringstilpasninger	18
Betydningen for insekter	19
Bier, humler, veps og maur (Hymenoptera)	20
Sommerfugler (Lepidoptera)	23
Fluer (Diptera)	23
Biller (Coleoptera)	24
Andre grupper av leddyr	25
Et samspill med stor variasjon	26
Kunnskapsstatus i Norge	31
Særtrekk ved norske forhold	33
Pollinering som en økosystemtjeneste	39
Konsekvenser av menneskelig påvirkning	43
Endringer i arts mangfold	45
Påvirkningsfaktorer	49
Endringer i landskapsstruktur og arealbruk	49
Fremmede arter	52
Pesticider	54
Klimaendringer	56
Anbefalinger for videre kunnskapsbygging	59
Kartlegging av pollinatorer og hvilke plantearter de besøker	60
Pollinatortilgang for sjeldne plantearter	62
Pollenbegrensing på frøproduksjon og populasjonsdynamikk hos sjeldne arter	63
Norske bidrag til den internasjonale kunnskapen	64
Utdanning	64
Referanser	65
Appendiks	71

Sammendrag

Dette arbeidet oppsummerer kunnskapsstatus for insektpollinering i Norge. I rapporten forklares hva pollinering er og hvilken betydning pollinering har for planter og insekter. Videre behandles pollinering som økosystemtjeneste og hvilke konsekvenser menneskelig påvirkning har på dette komplekse samspillet. Rapporten identifiserer kunnskapshull om insektspoliering i Norge og kommer med forslag til tiltak som kan bøte på dette slik at kunnskapsgrunnlaget innen fagfeltet kan styrkes.

Kunnskapsnivået om betydningen av pollinering som en økosystemprosess i Norge er lavt.

Insektpollinering, eller insektbestøvning, er en prosess der insekter transporterer pollenkorn fra støvbærer til arr, enten innen samme blomst eller mellom blomster, og som kan initiere frøproduksjon hos den mottagende blomsten. Insektpollinering er et viktig samspill mellom planter og dyr, og mange plantearters reproduksjon er avhengig av insektpollinering, samtidig som mange insektgrupper livnærer seg av pollen og nektar de finner i blomster.

Tap av habitat, klimaforandringer, fremmede arter og andre miljøendringer truer artsrikdommen av både pollinerende insekter og plantene de henter føde fra. Dette kan få vidtrekkende konsekvenser for økosystemenes integritet, stabilitet og sammensetning, og en global pollineringskrise kan true matvaresikkerheten i verden. Kunnskapsnivået om betydningen av pollinering som en økosystemprosess i Norge er lavt.

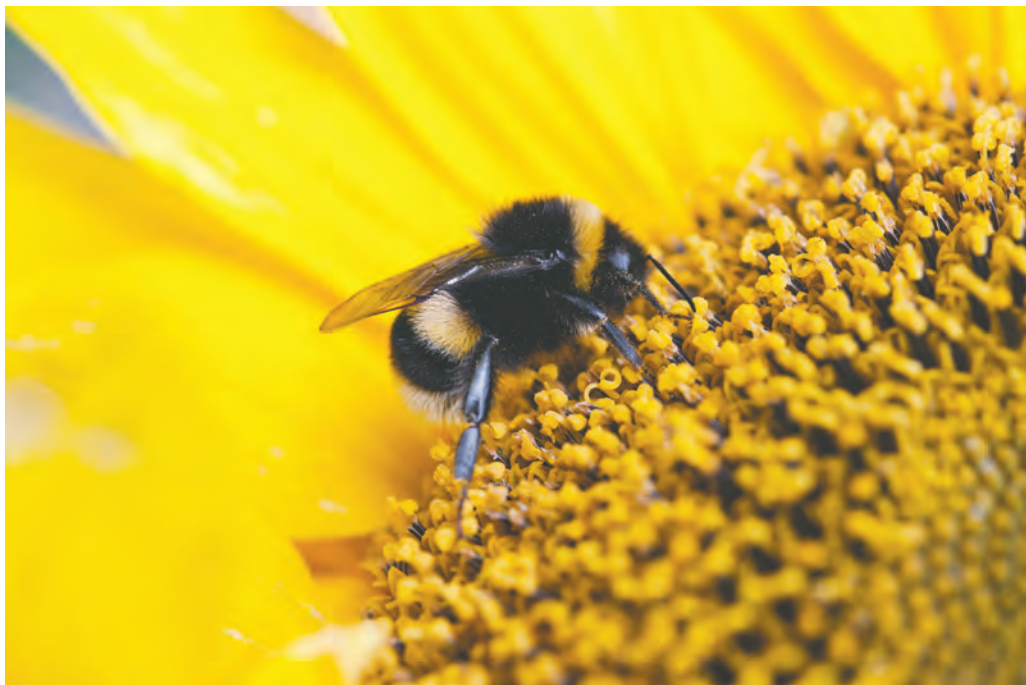
Forvaltning av økosystemer skal være kunnskapsbasert, og kunnskap om pollinering er viktig for forvaltning av enkeltarter og økosystemer. Kunnskapsmangel omkring pollineringsøkologien til enkeltarter av insekter og planter kan

derfor føre til uheldige forvaltningstiltak. Internasjonalt er det en økende forståelse for forvaltning av biologiske interaksjoner som predasjon, parasittisme, mutualisme, snarere enn enkeltarter i seg selv, og da er detaljert kunnskap om selve interaksjonene viktig.

For å bedre forstå betydningen av pollineringsøkologi, mener arbeidsgruppen bak rapporten at det må bygges opp grunnleggende kunnskapsplattform for pollineringsøkologi. Denne vil danne utgangspunkt for videre kunnskaps- og datainnsamling på mer konkrete pollineringsøkologiske problemstillinger som er relevante for forvaltning av økosystemer i Norge. Spesielt mener arbeidsgruppe innsatsen framover bør rettes mot:

- 1) kartlegging av pollinatorer og hvilke plantearter de besøker
- 2) pollinatortilgang for sjeldne plantearter
- 3) betydningen av pollenbegrensning på frøproduksjon og populasjonsvekst hos sjeldne plantearter
- 4) norske bidrag til den internasjonale kunnskapen innen pollinering
- 5) utdanning av kompetente pollineringsøkologer

Samspill mellom planter og pollinatorer



*Jordhumle (Bombus s.str.) som forsyner seg av nektaren av solsikkeblomster.
Foto: Arnstein Staverløkk.*

Studier av pollinering har en lang historie som strekker seg helt tilbake til den greske filosofen Theophrastus (omtrent 320 f.Kr.), som blant annet beskrev den kompliserte pollineringsmekanismen hos fiken. I moderne tid er kanskje bidragene fra Charles Darwin om pollinering hos orkideer (Darwin 1862) og reproduksjon hos planter (Darwin 1876) startpunktet for dagens vitenskapelige pollineringsstudier.

Samspillet mellom blomsterplanter og pollinerende insekter er mutualistisk, dvs. begge artene drar nytte av samarbeidet. Plantene får spredt sine kjønns gameter (pollenkorn) via blomsterbesøkende insekter, og insektene blir "belønnet" for sine blomsterbesøk, hovedsakelig i form av nektar og pollen (se Willmer 2011 for den mest oppdaterte læreboken på fagfeltet).

Denne interaksjonen betegnes *pollinering*, mens læren om pollinering betegnes *pollineringsøkologi* eller *-biologi*.

Trolig er frøproduksjonen til nesten 80 prosent av ville norske plantearter begunstiget av blomsterbesøk fra insekter, og insektene er de eneste pollinatorene i nordlige økosystemer. I tropiske økosystemer er også fugler (f.eks. kolibri), flaggermus og noen få andre pattedyr (f.eks. lemurer) også viktige pollinatorer. Selv om en blomsterbesøker som effektivt frakter pollen fra støvbærer til arr kalles en *pollinator*, er ikke alle blomsterbesøkende dyr pollinatorer. Noen har for eksempel så liten kroppsstørrelse at de ikke kommer i kontakt med blomstens reproduksjonsorganer (støvknapper med pollen og arr). De transporterer dermed ikke pollen, og fungerer snarere som parasitter på mutualismen mellom blomsterplanter og deres virkelige pollinatorer. Andre insekter, som f.eks. tyvhumle (*Bombus wurflenii*), biter hull i nektarsporen i blomster og stjeler nektar derifra, uten å utføre pollinering.

Trolig er frøproduksjonen til nesten 80 prosent av ville norske plantearter begunstiget av blomsterbesøk fra insekter.

Dyr er ikke den eneste vektoren for pollentransport mellom støvbærer og arr. En rekke planter er vindpollinert, slik som gress, furu og gran, og noen få får sine pollenkorn transportert i vann eller på vannoverflaten (f.eks. *Zostera*, ålegress og *Potamogeton*, tjønnaks).

Man antar at de første landplantene som utviklet egenskapen å tiltrekke dyr for transport av pollenkorn oppstod for 250-200 millioner år siden, da de første fossilene av nakenfrøede planter viser tegn til dyrepollinering (trolig fluer og biller). Pollinering er derfor en interaksjon med en lang evolusjonær historie, og det finnes mange eksempler på utviklingstrekk mellom blomsterplanter og pollinatorer som har gjort noen plante-pollinator interaksjoner svært spesialiserte Darwins orkide (*Anagraecum sesquipedale*) og møllen *Xanthophan morganii praedicta*, fiken og fikenveps, yucca og yucca-møll. I tillegg til disse tydelige eksemplene på svært spesialiserte plante-pollinator koevolusjon, har de fleste plante-pollinator interaksjoner gjennomgått en mer diffus ko-evolusjon. Den enorme variasjonen i frøplantenes blomsterfarge, form, størrelse og duft er drevet fram av et seleksjonstrykk basert på pollinatorers preferanser for forskjellige varianter av blomster

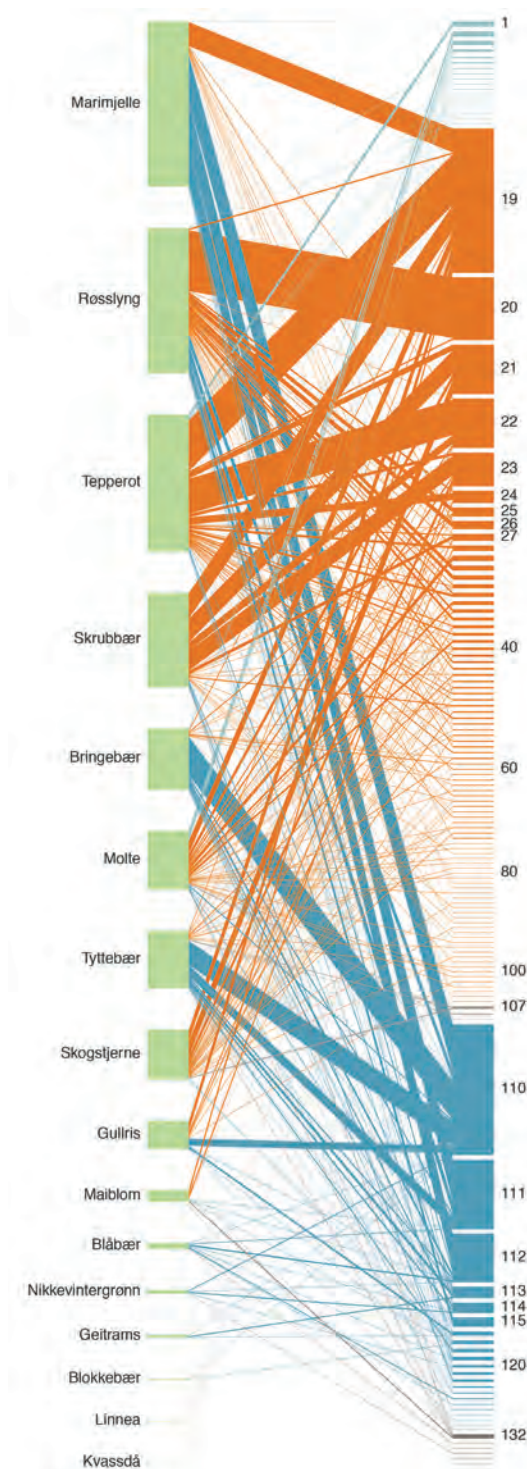
innen samme art. Dette viser hvilken formidabel prosess samspillet mellom blomsterplanter og dyr er, og det store evolusjonære potensial som ligger i dette samspillet.

Interaksjoner der én planteart pollineres av kun én dyreart, samtidig som dyrearten kun besøker denne plantearten, er sjeldne. I Norge finnes det noen få utgaver av slike svært spesialiserte interaksjoner, som for eksempel ballblom (*Trollius europaeus*) som er pollinert av fluearter inne slekten *Chiastocheta* (Diptera, Anthomyiidae) hvor hunner legger egg i ovariene til blomsten, tyrihjelmer (*Aconitum lycoctonum*) som er pollinert av lushatthumle (*Bombus consobrinus*), orkideen flueblom (*Ophrys insectifera*) som er pollinert av graveveps i slekten *Argogorytes* (flueblom ligner en hunnveps som tiltrekker seksuelt motiverte hanner). De aller fleste blomsterplanter blir besøkt og pollinert av langt flere enn en art av dyr, samtidig om de aller fleste blomsterbesøkende dyr oppsøker mer enn en planteart. De aller fleste plante-pollinator interaksjoner er dermed generaliserte, og kan beskrives i et interaksjonsnettverk som binder sammen arter av blomsterplanter og blomsterbesøkende dyr. Selv om de fleste plante-pollinator interaksjoner involverer mange arter, er det likevel mulig å identifisere grupperinger innen slike nettverk. Det finnes for eksempel en gruppe planter med lang nektarspore (mange arter innen orkide-, erteblomst- og maskeblomstfamilien) som i all hovedsak er avhengig av langtungete humler (hagehumle, lushatthumle) for suksessfull pollinering, og disse humlene besøker i all hovedsak disse

Orkideen flueblom (Ophrys insectifera), pollineres av graveveps i slekten Argogorytes. Flueblom ligner en hunnveps som tiltrekker seksuelt motiverte hanner. I tillegg sender flueblomst ut en duft som etterligner kjønnsferomoner til hunner av vepsen. Foto: Bernd Haynold (CC-BY-SA 3.0).



Figur 1. Kvantitativt pollineringsnettverk som viser antall besøk av pollinatorer på ulike plantearter i boreal skog i Norge. Plantearter er vist som rektangel på venstre side og insektarter som rektangel på høyre side. Høyden på rektanglene representerer antall observerte besøk på blomster og antall besøk av insekt. Linjer representerer interaksjon mellom artene og tykkelsen på linjene viser besøksfrekvensen mellom par av planter og insekt. Ulike farger representerer ulike insektordner: rød: biller (Coleoptera), oransje: tovinger (Diptera), gul: nebbmunner (Hemiptera), grønn: veps (Hymenoptera), blå: sommerfugler (Lepidoptera). Vitenskapelige navn på planteartene er gitt i Appendiks I. Kun insektarter med besøksfrekvens ≥ 15 og hver 20. art er angitt med nummer. Vitenskapelig navn plantearter er i gitt i Appendiks I. Navn på alle insektarter er gitt i Appendiks II. Figur basert på Nielsen (2007).



*Med sin lange tunge klarer
lushatthumla (Bombus
consobrinus) å nå inn til
nektaren i de dype blomstene
hos tyrihjelmen (Aconitum
lycoctonum).*

Foto: Arnstein Staverløkk.



planteartene. Dermed utgjør disse plante- og humleartene trolig en ko-evolvert gruppe, som er evolusjonært spesialisert til hverandre. I andre tilfeller er planter og pollinatorer såkalt økologisk spesialisert. Det vil si at det stedege spekteret av pollinatorer (eller planter) er så begrenset at det finnes få pollinatorarter som potensielt kan besøke en plantearts blomster (eller få plantearter som kan besøkes), som i arktiske og høy-alpine habitater. Blomster er altså ikke pollinert av et tilfeldig utvalg av pollinatorer. Noen egenskaper hos blomster gjør at noen grupper av pollinatorer besøker og pollinerer dem i større grad enn andre. På den måten kan man karakterisere blomster som hovedsakelig er pollinert av bier, fluer, sommerfugler, etc., ut fra blomstenes egenskaper. Åpne radiærsymmetriske gule blomster med relativt mye pollen og nektaren fritt tilgjengelig er for eksempel hovedsakelig besøkt (og pollinert) av fluer. På den annen side er zygomorfe (bi-symmetriske) lilla blomster med en relativt lang nektartube hovedsakelig besøkt (og pollinert) av humler. Slik kategorisering av blomster kalles pollineringsyndromer (Fægri og van der Pijl 1979), som er et kontroversielt begrep blant noen pollineringsøkologer (se Waser og Ollerton 2006). Tabell 1 presenterer de viktigste pollineringsyndromene som finnes i Norge.

Tabell 1. Egenskaper ved blomster innen forskjellige pollineringsyndromer som finnes i Norge. Modifisert etter Willmer (2011).

Syndrom	Pollinator	Tidspunkt på døgnet for blomstring	Viktigste blomsterfarger	Tilstedeværelse av nektarguider	Blomsterlukt	Blomsterform	Nektarplassering	Nektarmengde (M) og konsentrasjon (K)	Pollenmengde	Pollenavsetning på pollinator
Cantharophily	Biller	Dag eller natt	Kremfarget, grønn, vanligvis svak farge	nei	Sterk; fruktaktig eller gjærende	Radiærsymmetrisk, flat eller bolleformet	Eksponert	M: lav K: medium	Medium-høy	Ansikt, bein, underside av kropp
Myophily	Fluer	Dag	Hvit, gul, grønnaktig	Nei	Vanligvis mild, ikke søt	Radiærsymmetrisk. Flat eller flat blomsterstand	Vanligvis ganske eksponert	M: lav K: medium-høy	Lav-medium	Bein, ansikt, bryst
Psychophily	Sommerfugler	Dag	Rødlig, oransje, gul, lilla	Ja, i noen tilfeller	Moderat søtlig	Ofte små blomster, med lang nektartube. Blomster ofte samlet i tett blomsterstand	Gjент	M: lav K: lav	Lav	Ansikt, tunge, (bein)
Phalaenophily	De fleste møll	Tussmørke, natt	Kremaktig, gul, grønnlig	Nei	Ganske sterk, søt	Vanligvis radiærsymmetrisk, moderat nektartube	Gjент	M: lav-medium K: lav	Lav	Ansikt, tunge
Sphingophily	Tussmørke-svermere	Tussmørke, natt	Hvit, kremaktig, blekgrønn	Nei	Sterk og søt	Vanligvis radiærsymmetrisk, lang nektartube	Gjент	M: medium K: lav	Lav	Ansikt, tunge
Melitrophily	Bier	Daggyr, dag	Rosa/lilla, blå, hvit, gul	Ja	Moderat, vanligvis søt	Bilateral eller radiærsymmetrisk, kort-medium lang nektartube	Eksponert eller gjent	M: medium K: medium	Medium	Hode, kropp

Betydningen for planter

Sammenheng mellom pollinering og frøproduksjon

Frøproduksjonen til de fleste blomsterplanter begunstiget av pollinatorbesøk til deres blomster. Selve frøproduksjonen foregår i fire faser:

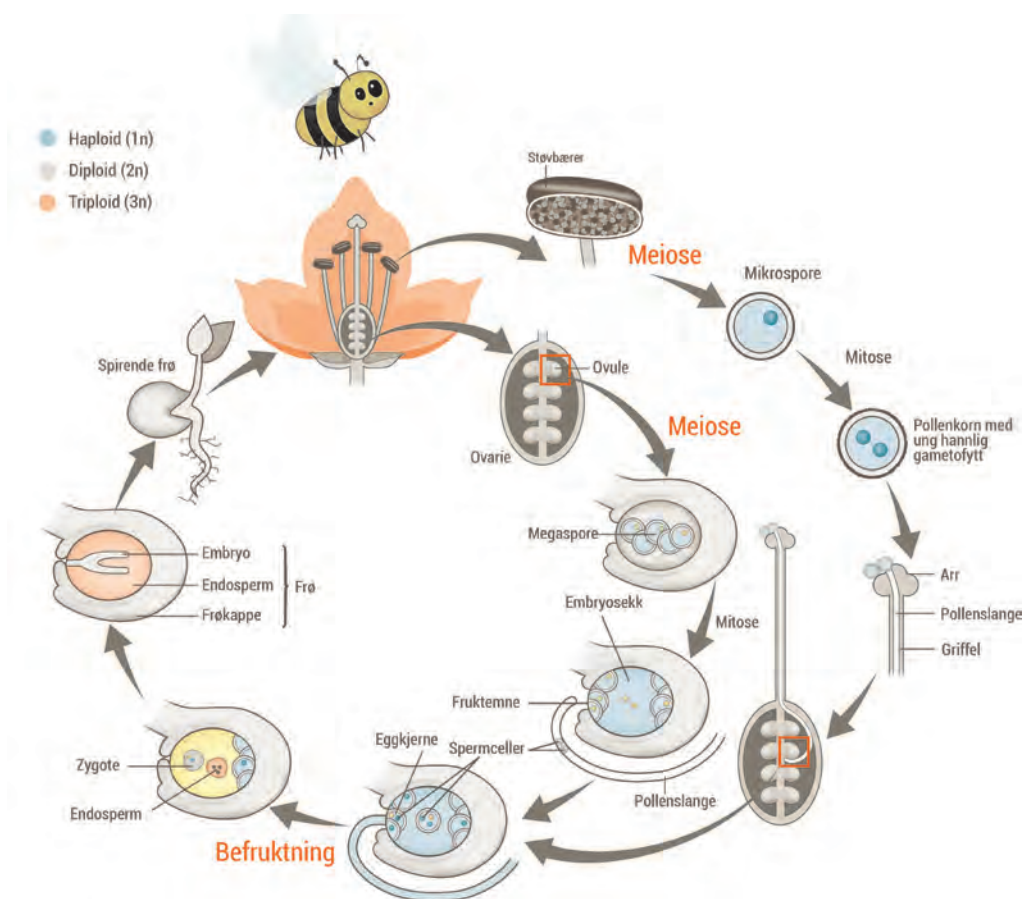
- 1) pollinering, der pollen overføres fra støvknapp til arr
- 2) spiring av en pollenslange (fra pollenkorset), som inneholder to hannlige kjønnsceller, ned griffelen og inn i ovariet
- 3) befruktning av eggcelle og sentralkjerne i ovuler
- 4) utvikling av embryo og deretter modent frø.

Pollinering er altså den innledende prosessen som fører til produksjon av avkom hos blomsterplanter. De aller fleste planter, med unntak av såkalte apomiktiske arter som kan initiere embryoutvikling uten befruktning fra hannlige kjønnsceller (f.eks. løvetann, svever), må altså pollineres for å kunne produsere frø.

Planters reproduksjonssystem er intrikate (se Richards 1997 for en detaljert oversikt). Individer hos omtrent halvparten av alle plantearter er fullstendig avhengig av å motta pollen fra et annet individ for at pollenslangen kan spire, de er såkalt *selv-inkompatible*. Andre arter er *selv-kompatible*, og individene kan befrukte sine egg med sitt eget pollen (selvbefruktning). Av disse potensielt selvbefruktende artene er noen likevel avhengige av at en pollinator besøker blomsten og på den måten flytter pollenkorset fra støvknapp til arr, enten innen den samme blomsten eller mellom ulike blomster på samme plante. Hos noen selv-kompatible arter kan imidlertid slik selvpollinering skje uten insektbesøk (autogami). Disse artene er dermed ikke avhengig av pollinatorbesøk til sine blomster for å kunne produsere frø. De fleste av dem vil allikevel oppnå høyere frøproduksjon og frølevedyktighet hvis de blir krysspollinert. En viktig årsak til at krysspollinering (pollen-transport mellom individer) er fordelaktig, er at selvpollinering kan føre til abortering av frøutviklingen på et tidlig stadium. I utgangspunktet er altså krysspollinering mest gunstig for planters reproduktive suksess fordi innavlsdepresjon unngås. Planter har to hovedmekanismer som bidrar til å redusere sjansen for selvpollinering i en blomst. I blomster hos noen arter er avstanden mellom støvknapp og arr så stor at selvpollinering innen samme blomst er lite sannsynlig (herkogami). Hos andre arter er tidspunkt for pollenspredning og arrmodning så ulikt i tid at sjansen for selvpollinering er liten (diko-gami). Innenfor samme art kan det være stor variasjon i graden av herkogami og diko-gami (Vos mfl. 2012). En evolusjonær nedbryting av disse mekanismene, som i utgangspunktet hindrer selvpollinering, er koplet med tap av selv-inkompatibilitet. Dette er alt som skal til for at en populasjon ikke lenger trenger pollinatorbesøk for å produsere frø. Mange populasjoner eller arter som finnes i områder med kronisk lav pollinatortilgang (f.eks. i Arktis) har gjennom evolusjon kvittet seg med alle hindringer for selvpollinering og -befruktning, og bruker dette som en strategi for å sikre sin frøproduksjon (Eckert mfl. 2010).

Pollen- og ressursbegrensning på frøproduksjon

Mange eksperimentelle studier viser at frøproduksjonen til de fleste plantearter, spesielt de som er selv-inkompatible, er begrenset av pollentilgang (Knight mfl. 2005). Det betyr at om plantene i en populasjon hadde fått flere pollenkorn deponert på sine arr, så ville de ha produsert flere frø. Fordi pollendeponeringen på arr hovedsakelig er et resultat av pollinatorbesøk, bruker man ofte betegnelsen pollinatorbegrensning på planters frøpro-



Figur 2. Eksempel på en plantes livssyklus hvor blomster utvikles og består av spesialiserte hannlige og hunnlige reproduksjonsorganer. Blomster produserer sporer som utvikles til gametofytter som består kun av noen få celler inne i et pollenkorn og som produserer spermceller. Hunnlige gametofytter produserer egg i blomstens ovarium. Blomsten tiltrekker seg pollinatorer. Hvis pollinering og befruktning skjer, utvikles en diploid zygote i en ovule i ovariet. Zygoten utvikles til et embryo inne i et frø, som dannes fra ovulen og også inneholder næring til embryoet. Ovariet som omgir frøet kan utvikles til en frukt som kan bli spredt av ulike dyr. Hvis frøet spirer, kan det utvikle seg til en ny plante og syklusen gjentas.

duksjon. Pollinatorbesøk til blomster påvirker antallet pollenkorn deponert på arr hovedsakelig gjennom antall besøk og gjennom besøkseffektiviteten, dvs. antallet artsspesifikke pollenkorn deponert per besøk. Pollenkornene som blir deponert på et arr er vanligvis en blanding av artsspesifikt eget pollen, pollen fra andre individ av samme art og pollenkorn fra andre arter, og denne pollenblandingen er blant annet påvirket av graden av spesialisering og pollinatorenes adferd. Jo flere pollenkorn fra andre individer av samme art, jo bedre potensial har planten for å få befruktet alle sine frøemner (ovuler), og deretter utvikle alle sine ovuler til modne frø. Dette betyr at både pollinatorsamfunnets artssammensetning og tettheten av de forskjellige pollinatorartene, samt tilstedeværelsen av andre plantearter, har en sterk påvirkning på den innledende og avgjørende fasen av planters frøproduksjon.

Det er selvsagt ikke bare pollinering som påvirker frøproduksjonen. De fleste arters frøproduksjon er også begrenset av abiotiske forhold, som for eksempel tilgang på lys, næringsstoffer i jordsmonnet, vanntilgang og temperaturforhold. Begrensinger fra disse abiotiske faktorene påvirker sammen med pollen- eller pollinator selve frøproduksjonen (Burd 1994). En plante kan for eksempel motta mer enn nok av riktig pollen på sine arr, men allikevel ikke utvikle alle sine befruktede ovuler til modne frø, f.eks. fordi vann- eller næringstilgang er så begrensende for frøproduksjonen at den ikke kan økes selv om pollineringen er optimal. Produksjon av frø og frukter representerer en stor ressurskostnad for planter, som kan redusere plantens overlevelsessevne og framtidige reproduksjon. Så selv om en plante blir optimalt pollinert er det ikke sikkert den "burde" bruke muligheten til å produsere maksimalt med frø og frukt. De seinere års nedgang i artsrikdom og tetthet av pollinatorer har trolig ført til en økning i pollenbegrensingen på frøproduksjonen

Moskusbukk
(*Aromia moschata*) utvikler seg i seljeved, men de voksne billene er aktive blomsterbesøkere og prefererer gjerne skjermplanter som hjorterot (*Seseli libanotis*).
Foto: Frode Ødegaard.



til mange plantearter (Potts mfl. 2010). Fordi reduksjonen i pollentilgjengelighet har foregått så fort, er det lite sannsynlig at plantenes reproduksjonsstrategier har hatt tid til å tilpasse seg evolusjonært til en slik ny situasjon med kronisk pollenbegrensning på frøproduksjonen. Hvis en slik situasjon vedvarer kan populasjonstettheten til en rekke pollinator-avhengige plantearter gjennomgå en reduksjon på sikt, og noen vil trolig dø ut.

Geografisk variasjon i pollineringstilpasninger

En plantepopulasjons evne til å rekruttere individer, og gjennom den prosessen overleve på lang sikt, er avhengig av mange forhold, hvor pollinering kun er én men dog essensiell faktor. Noen plantepopulasjoner er tilpasset en kronisk lav tilgang på pollinatorer. Geografisk variasjon i både det fysiske miljøet og tilgangen på pollinatorer for planter kan føre til utvikling av geografisk variasjon i formeringssystemet innen en plantart (Busch og Delph 2012). I et miljø der plantene opplever ustabil tilgang på pollineringstjenester kan seleksjon over tid føre til utvikling av selv-kompatible formeringssystem og mekanismer for overføring av pollen innen samme blomst eller plante. Geografisk variasjon i pollineringssystem er ofte viktig for utvikling av nye arter og underarter gjennom evolusjonære prosesser over lang tid, og utvikling av selv-kompatible populasjoner eller arter er trukket frem som eksempel på en evolusjonær respons på mangel av pollinatorer eller andre individ å utveksle pollen med. I miljø med ustabil tilgang på pollinatorer kan en også forvente å se systemer der sannsynligheten for selvpollinering øker i seint-åpnende blomster på en plante, ettersom sjansen for vellykket krysspollinering avtar. Slike tilpasninger foregår over lang evolusjonær tid, og kan ikke forventes å bli en "løsning" for planter som opplever den pågående reduksjonen i pollinatortilgjengelighet.

Variasjonen i pollineringssystem i gradienten fra lavland til fjell eller nordover mot Arktis er særlig aktuell i Norge. Flere grupper av insekter som er viktige pollinatorer i lavlandet, spesielt humler og bier, er mindre tallrike i alpine og arktiske miljø der fluer ofte er de mest tallrike pollinatorene. Dette kan bety at plantenes tilgang på effektive pollinatorer, er lavere i fjellet enn i lavlandet. En kort vekstsesong og ofte vekslende værforhold i alpine og arktiske økosystem bidrar også til å gjøre pollinering fra insekter mer usikker. Pollenbegrensning er ofte nevnt som en årsak til at selvpollinering og aseksuell reproduksjon er mer utbredt i alpine og arktiske miljø enn i lavlandet og lenger sør (Körner 2003). Det er likevel ikke slik at planter i alpine og arktiske miljø nødvendigvis er mer pollenbegrensede enn planter av samme art lenger sør eller i lavlandet (Garcia-Camacho og Totland 2009). For planter i fjellet er ofte temperatur og andre faktorer mer begrensende for frøsetting enn pollentilgang. For å kompensere for en lav pollinatortilgang, har mange fjellplanter blomster med lengre levetid som er mottakelig for pollen over en lengre periode enn planter i lavlandet (Bingham og Orthner 1998, Lundemo og Totland 2007). Tiden en blomst er mottakelig for pollen avtar med økende temperatur og mengden pollinering.

I tillegg til variasjon i pollineringssystem fra lavland til fjell, kan en også forvente variasjon mellom store populasjoner og små, isolerte populasjoner, og mellom sentrale deler og ytterkanten av utbredelsesområdet til en art. Foreløpig er det lite kunnskap om denne typen mønster, men flere studier indikerer at selv-inkompatible arter kan utvikle selv-kompatible populasjoner i områder der arten er invaderende (Petanidou mfl. 2012). Populasjonene blir dermed mindre avhengig av pollinatorer og kan invadere områder der deres opprinnelige pollinatorer ikke finnes.

Betydningen for insekter

I motsetning til hos planter, er det ikke i insektenes umiddelbare interesse at pollineringen lykkes. En blomst er dessuten ikke bare en kilde til pollen og nektar for insekter. For noen arter, er blomsten et levested der larvene utvikler seg i blomsterhodene, for andre er det et møtested mellom predator og byttedyr eller parasitt og vertedyr, og for andre igjen simpelthen kun et skjulested. I noen slike tilfeller kan insektbesøkene også ha negativ effekt på pollineringssuksessen.

Utbyttet de pollinerende insektene får av interaksjonen med planten er først og fremst i form av nektar og/eller pollen. I et lengre perspektiv er det selvsagt en fordel også for insektene at pollineringen lykkes ettersom dette påvirker plantenes populasjonsstørrelse og deres overlevelse, som i sin tur øker insektenes framtidige fødetilgang. Men evolusjonen ser ikke framover i så langsiktige perspektiver og insektenes adferd styres av hva som maksimerer deres forplantning til neste generasjon. Det betyr at selve pollineringen kan

Nektaren fra rodkløver (Trifolium pratense) er ettertraktet, men den kan være en utfordring å komme til for humler uten veldig lang tunge. Her besøkes den av enghumle (Bombus sylvarum) som har kort til middels lang tunge.
Foto: Arnstein Staverløkk.



innebære en kostnad for insektene, f.eks. ved at de bruker mer energi på å fly med pollenlast, eller at de må ta seg gjennom krevende innganger til nektarkilden.

Fordi betydningen av pollineringssamspillet varierer betraktelig mellom grupper av blomsterbesøkende insekter, beskriver vi de forskjellige gruppene separat.

I motsetning til hos planter, er det ikke i insektenes umiddelbare interesse at pollineringen lykkes.

Bier, humler, veps og maur (Hymenoptera)

De pollen- og nektarproduserende plantene er avgjørende for mange insektarter, og det finnes hele insektgrupper som er helt avhengige av innsamling av slike ressurser. Hos bier og humler, som er av de viktigste gruppene av pollinatorer i vår del av verden, utgjør pollen den eneste vesentlige proteinkilde og er helt nødvendig for produksjon av nye individer. Samtidig er nektar deres viktigste energikilde. Pollen samles inn av hunnene (inkludert arbeidere hos humler og tambier) for å fostre opp larvene, mens nektaren brukes som energikilde for voksne individer av begge kjønn. Nesten alle bier og humler er direkte avhengige av planter ved at de henter sin energi gjennom pollen og nektar. Når det gjelder parasittiske biearter og gjøkhumler (25 prosent av alle bier i Norge), henter også disse sin nektar i plantene, men de samler ikke pollen. Disse artene parasitterer på andre bier eller humler ved å spise deres larver og pollenforråd.

Man kan skille mellom solitære bier, som ikke danner samfunn, men som opptrer som selvstendige, uavhengige individer, og sosiale bier som danner større eller mindre samfunn og som i de fleste tilfeller opptrer ut i fra hva som tjener biesamfunnet som helhet. Humler (slekten *Bombus*) og honningbier utgjør de sosiale artene i Norge. Vi har 34 arter av humler i Norge hvorav 28 arter er sosiale. Honningbier (slekten *Apis*) er representert med kun en art (*Apis mellifera*) hos oss. Honningbien har vært naturlig forekommende i Vest-Europa, men det er usikkert om det har vært naturlige forekomster i Norge før vi begynte å domestisere arten på 1700-tallet. Alle honningbier i Norge kommer derfor fra domestiserte bestander.

Bier og humler danner samfunn som er aktive gjennom hele sommeren. Det skyldes at dronningen, som produserer egg, normalt holder seg i bolet etter at produksjonen

av arbeidere har kommet i gang. Dermed er hun mindre utsatt for farer i landskapet (f.eks. predasjon). Hvor mange avkom hver dronning får, avgjøres av hvor stort og hvor langlivet samfunnet blir. For humler som er ettårige spiller klima og næringstilgang en avgjørende rolle for størrelsen på samfunnet, men dette varierer mellom artene. Humlesamfunn har sjelden mer enn 500 individer, mens honningbisamfunnet, som er flerårig, ofte består av 50-60 000 arbeidere. De aller fleste sosiale biearter behøver en kontinuerlig tilgang på blomstrende planter hvor de henter nektar og pollen for at kolonien skal overleve. Energibehovet øker også med biesamfunnets størrelse. Det betyr at deres habitatkvalitet er bestemt av arealstørrelse og plantesamfunnets artsrikdom gjennom sesongen.

Solitære bier mangler arbeiderkaste og det er derfor hunnene som gjør jobben med å samle pollen og nektar. Hunnen lager et skjult rugekammer i egnet substrat der larvene utvikler seg. Antall avkom en solitær bie kan fore er ikke så stor (ofte mellom 5-20 larver), men hunnene samler seg ofte i kolonier, slik at de lokale bestandene kan være nokså store. Vi skiller gjerne mellom arter som hekker i bakken og de som hekker i andre substrater. Artene som lager huller i bakken, utnytter gjerne soleksponerte skrenter med sandjord, der det blir ekstra varmt for larveutviklingen. De viktigste gruppene av marklevende bier er jordbier (Halictidae), sandbier (*Andrena*) og silkebier (*Colletes*). Arter som utnytter andre substrater er buksamlerbier (Megachilidae) og maskebier (*Hylaeus*). Disse hekker gjerne i soleksponerte tørre trestammer med gamle insektutgnag, under steiner eller i gamle stengler av planter. Mange kan også utnytte menneskeskapte konstruksjoner som solvarme tømmervegger, takkonstruksjoner eller sprekker og huller i murer. Totalt er det påvist 205 arter av bier i Norge (inkludert sosiale arter).

Det er ikke bare biene som er aktive blomsterbesøkere blant broddvepsene, men også grupper som graveveps, gullveps og vei-veps. Her gravevepsen (Cerceris arenaria) på geitrams (Chamerion angustifolium). Foto: Åslaug Viken.



De solitære biene er ofte mer spesialisert til enkelte arter av blomsterplanter enn de sosiale biene, og synkroniserer sin flygetid med blomstringen av disse. Mange arter er derfor svært sårbare for endringer i landskapet fordi de sjelden flyr mer enn noen hundre meter unna reirplassen for å samle pollen og nektar. Fordi artene er kresne både til reirplass og pollenkilde, vil det totale ressursbehovet være begrensende for forekomstene. Solitære bier har ofte en kortere livslengde som voksne enn et humlesamfunn som varer hele vekstsesongen, og er derfor ikke så sårbare for manglende kontinuitet i plantemangfold gjennom sesongen. De er imidlertid mer avhengig av bestemte ressurser og den tidsmessige tilgjengeligheten av ressursene.

Vepseordenen (Hymenoptera) er den største insektgruppen i Norge, og det finnes også andre grupper innen ordenen som kan fungere som pollinatorer. Dette gjelder særlig gruppen Aculeata (broddveps), som foruten biene inkluderer bl.a. maur, stikkeveps, graveveps, veiveps, mureveps, hårveps og gullveps der mange arter regulært forekommer i blomster. Disse gruppene er primært rovdyr eller parasitter, men besøker blomster først og fremst for å skaffe seg hurtig næring gjennom nektar.

Av maur er det vanlig at både skogsmaur (*Formica*), jordmaur (*Lasius*) og eitermaur (*Myrmica*) kan finnes i store antall i blomster av ulike arter. Hos stikkeveps (Vespinae) er det vanlig at dronningene henter seg næring fra f.eks. seljebloster om våren før de starter bolbygginga. På ettersommeren er det stikkevepshannene som er de typiske blomsterbesøkerne. Hos disse er det særlig skjermplanter og tistler som er populære planter. Når det gjelder veps forøvrig, kan mange arter av både planteveps (Symphyta) og ulike grupper av parasittveps (Parasitica) opptre mer eller mindre regelmessig i blomster. Særlig



Av sommerfugler, er det gjerne dagsommerfugler man tenker på som blomsterbesøkere, men en rekke arter innen en flere andre sommerfuglfamilier finnes også regelmessig på blomster som denne kjempeengmotten (*Pleuroptya ruralis*).
Foto: Åslaug Viken.

skjermpplanter blir ofte besøkt av pollenspisende planteveps. Parasittveps finner man kanskje oftest i større blomsterhoder av f.eks. kurvplanter der de er ute etter vertsinsekter som lever i blomsterhodene (f.eks. Pteromalidae og Torymidae), men også enkelte arter av galleveps (Cynipoidea) som lager sine egne galler. Det er imidlertid store kunnskaps-huller knyttet til blomstenes betydning for andre veps enn bier og humler og i hvilken grad noen av disse kan være viktige som pollinatorer.

Sommerfugler (Lepidoptera)

Sommerfugler har i motsetning til bier sin fremste proteinkilde i plantens vegetative deler, som larvene spiser. Pollen spiller derfor en mindre rolle, men nektar som energikilde kan være veldig viktig for voksne individer hos en rekke ulike arter av både dagsommerfugler og nattsommerfugler. Det er antatt at sommerfugler i mange tilfeller er dårligere pollinatorer enn bier fordi de er mindre direkte knyttet til plantene og fordi de ikke samler pollen. Utvikling av lange sugesnabler kan f.eks. føre til mindre kontakt med plantenes reproduktive deler. Noen sommerfugler har også tilbakedannede munn-deler og tar ikke til seg næring som voksne. Likevel er mange grupper av sommerfugler, som de fleste dagsommerfugler, regulære pollinatorer, og noen er også svært spesialisert, (f.eks. furusvermer som pollinerer nattfiol). De få planteartene i Norge som er pollinert i løpet av skumring/natt er trolig alle pollinert av tussmørkesvermere.

Fluer (Diptera)

Mange grupper av fluer livnærer seg av nektar eller pollen fra blomster og noen arter, slik som humleflua *Bombylius major* (Bombyliidae) med sin lange sugesnabel, er helt avhengig av blomster-tilgang for å overleve. De viktigste pollinatorene blant fluene tilhører imidlertid de mer artsrike gruppene med mange vanlige arter som møkkfluer (Muscidae), grønn-sakfluer (Anthomyiidae), snyltefluer (Tachinidae), dansefluer (Empididae) og blomster-fluer (Syrphidae). Her er det trolig snakk om mer enn 1000 arter som kan fungere som pollinatorer.

Som for sommerfugler, er en rekke fluefamilier fytofage (planteetende), og disse vil av og til finnes i blomster, mer eller mindre tilfeldig, og avhengig av hvordan de utnytter plantene. Viktige grupper her er gallemugg (Cecidomyiidae), minerfluer (Agromyzidae) og båndfluer (Tephritidae). Særlig sistnevnte gruppe er vanlig på bestemte blomster siden dette ofte er nokså vertsspesifikke fluer som utvikler seg i blomstrehodene. Parasittiske fluer som vepsefluer (Conopidae) og humlefluer (Bombyliidae) sitter også ofte i blomster, enten for å spise eller for å vente på sin vertsbie.

Generelt er fluer betraktet som lite effektive pollinatorer fordi de fleste mangler den tette pelsen som gjør humler og bier til gode pollen-transportører. Det finnes imidlertid en del unntak med sterk behåring, som enkelte slekter innen blomsterfluer og humlefluer. Videre er adferden ved blomsterbesøk til de fleste fluer mindre "målrettet" enn hos

humler og bier. I enkelte habitater, som i alpine områder, kan fluer være viktige pollinatorer på grunn av deres tallrikhet og mangel på andre pollinatorer.

Biller (Coleoptera)

Det finnes noen grupper av biller som kan betegnes som viktige pollinatorer fordi de er tett behåret og livnærer seg hovedsakelig av pollen, og dermed besøker blomster på en regelmessig og målrettet måte. Disse gruppene inkluderer f.eks. de store blomsterbukkene (Lepturinae) og gullbassene (Cetoniinae). En rekke grupper av mindre biller besøker blomster regulært og forekommer ofte i store antall. Dette gjelder kortvingene i slekten *Eusphalerum*, blomsterbiller (Anaspidae), broddbiller (Mordellidae), glattbiller (Phalacridae), bløtbukker (Oedemeridae), blomsterglansbiller (*Meligethes*), børstebiller (Dasytidae) og blærebiller (Malachiidae). Det er særlig blomster med enkel og generell blomsterbygning der blomstene er små, gjerne hvite, og organisert i blomsterstand som er mest besøkt av disse. Mange av disse billene har trolig ikke spesielle egenskaper som gjør dem til gode pollinatorer, men nettopp fordi de kan opptre i svært store antall, kan de trolig likevel bidra som pollinatorer.

Det finnes videre en lang rekke billearter blant de planteetende billene (Phytophaga dvs. bladbiller, frøbiller, trebukker og snutebiller) som er mer å sammenligne med sommerfuglene, der det er mest de vegetative delene som utnyttes av insektene, mens de voksne av og til kan finnes i blomster. Noen av disse kan kalles regulære blomsterbesøkere slik som snutebillene i slektene *Anthonomus* og *Larinus*, som utvikler seg i blomsterknopper,



Hårgullbasse (*Cetonia aurata*) på skjermplanten hjorterot (*Seseli libanotis*). En krabbe-
edderkopp sitter også i blomsten og venter på bytte.
Foto: Frode Ødegaard.

snutebilleslekten *Miarus* som ofte spiser kronblader på ulike planter, barblomstbillene (Nemonychidae) i furublomster og frøbillene som utvikler seg i frø av erteblomster.

Til slutt kan også nevnes at løpebiller innen slektene *Amara*, *Harpalus* og *Lebia* kan finnes i blomster. De to første er frøpisere, mens den siste er parasitt på pupper av bladbiller. Praktbiller i slekten *Anthaxia* besøker regulært gule blomster, mens klannere i slekten *Anthrenus*, enkelte arter i glansbilleslekten *Epuraea*, fuktbilleslektene *Cryptophagus* og *Antherophagus*, smellere (Elateridae) har enkelte representanter som lokalt kan være vanlige i blomster. Aktive predatorer som bløtvinger (Cantharidae) er heller ikke uvanlig å finne i blomster.

Vi har omtrent 100 billearter som opptrer regulært i blomster, mens kanskje dobbelt så mange kan finnes der av og til. De fleste billene som besøker blomster er trolig lite effektive pollinatorer, ofte fordi de er så små at de ikke kommer i kontakt med blomstens reproduksjonsorgan og fordi de stort sett besøker veldig få blomster i løpet av sitt liv.

Andre grupper av leddyr

Flere andre insektgrupper og andre leddyr kan ha representanter som mer eller mindre regulært finnes i blomster. En viktig gruppe er trips (Thysanoptera), som har flere obligatoriske blomsterbesøkere. Det er imidlertid usikkert om de er særlig effektive pollinatorer. Videre har nebbmunner (Hemiptera) en rekke arter som ofte besøker blomster både blant teger (Heteroptera), sikader (Auchenorrhyncha) og bladlus (Aphidae). Dette er arter som i hovedsak suger plantesaft og utnytter derfor i større grad grønne plantedeler. Et spesielt

*Blomsterbukker er en gruppe trebukker som regelmessig besøker blomster. Denne arten *Anastrangalia reyi*, her på reinfann (Tanacetum vulgare), utvikler seg i gjerne furuved og finnes helst på blomster i skogkanter og myr med mye død ved. Foto: Åslaug Viken.*





Seksflekket bloddråpesvermer (Zygaena filipendulae) på rødknapp (Knautia arvensis). Bloddråpesvermere (Zygaenidae) er obligatoriske blomsterbesøkere og kan lokalt opptre i store mengder på ettersommeren. Foto: Frode Ødegaard.

tilfelle er viftevinger (*Stylops*, Strepsiptera) som sitter i blomstene og venter på å bli plukket opp av bier som de parasitterer. Ellers blant insektene kan blomsterbesøk forekomme både hos saksedyr, støvlus og nettvinger. Blant edderkoppdyrene kan det nevnes at enkelte arter av krabbeedderkopper kan sitte i blomster og kamuflere seg mens de jakter på andre blomsterbesøkere. Også midd, spretthaler, skrukke troll, snegler og leddormer kan forekomme i blomster. Noen bruker blomstene som skjulested, mens andre finner næring der. Disse gruppene er imidlertid ubetydelige i pollineringssammenheng.

Et samspill med stor variasjon

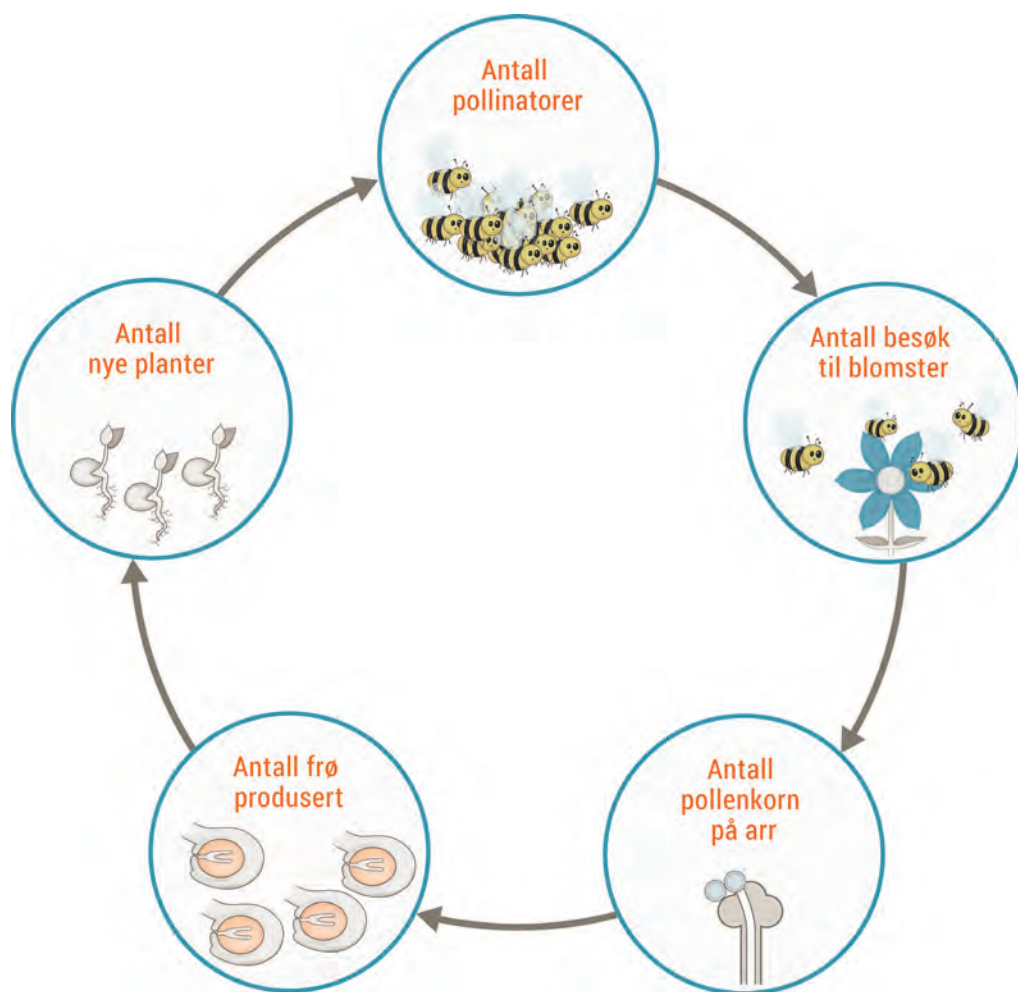
Styrken i interaksjonen mellom planter og pollinatorer påvirkes sterkt av artenes tetthet. Pollinatorer har generelt mer variable populasjoner enn plantene de pollinerer. Store forskjeller i bestandsstørrelse mellom år er ikke uvanlig, og det finnes flere potensielle årsaker til denne dynamikken. Insektene kjennetegnes gjerne ved kort generasjonstid og høy potensiell reproduksjonsevne, noe som gjør at de raskt kan respondere på gunstige miljøforhold. I tillegg kan tetthetsavhengige påvirkningsfaktorer (f.eks. konkurranse, fasilitering, mutualisme) og tidsforskyvninger i forekomst mellom plante- og pollinatorarter påvirke interaksjonen. Alle pollinerende insekter på våre breddegrader er ettårige, og kan derfor ikke overvintrer i sesonger med dårlige forhold, i motsetning til planter med en frøbank i jorda som ligger klar til å spire når forholdene er gunstige. Dårlige år kan derfor redusere tettheten av pollinatorer, til tross for deres relativt høye reproduksjonsevne, og disse forholdene fører til at populasjonstettheten til pollinerende insekter varierer mye mer over tid enn tettheten til planteartene de pollinerer. Derfor kan et stort mangfold av

pollinatorer være spesielt viktig, fordi det medfører en økt sannsynlighet for at i hvert fall noen arter kan takle de skiftende værforholdene.

Forekomst og utbredelse til pollineringsavhengige planter og deres pollinatorer bestemmes av en kombinasjon av flere faktorer. Forekomsten vil dermed variere betraktelig over tid og geografisk, nettopp fordi de påvirkende faktorene også varierer i styrke i tid og rom. Man skiller ofte mellom en organismes fundamentale og dens realiserste nisje. Den fundamentale nisjen beskriver hvilke miljøforutsetninger organismen trenger for å overleve, og spenner over større geografiske områder enn den realiserste nisjen, som er begrenset også av interaksjoner med andre organismer, samt tilfeldigheter. Dette betyr at både planter og deres pollinatorer potensielt kan leve i flere områder enn de gjør i dag, men at deres utbredelse delvis begrenses av deres respektive "partneres" krav på livsmiljø. Det er mulig at noen blomsterplanter vil kunne klare å vokse i regioner med kaldere og mer ustabil klima enn de gjør i dag, men at deres utbredelse begrenses av deres pollinerende insekters manglende evne til å overleve under slike forhold. For eksempel er utbredelsene til det spesialiserte og gjensidig avhengige artsparet tyrihjelmer og lushattumle i store trekk overlappende, noe som kan tyde på at deres tilgjengelighet begrenser hverandres utbredelse.

Teoretisk sett går det en årsak-virkning linje fra pollinatorbesøk til en plantepopulasjons tetthetssvingninger over tid, eller variasjon i tetthet mellom populasjoner: jo flere effektive pollinatorer, jo flere riktige pollenkorner deponert på arr, jo flere frø produsert, jo flere spirende frøplanter, jo flere individer rekruttert til populasjonen. Hele denne årsak-virkning linjen er imidlertid kun studert for færre enn 20 arter globalt og noen av disse studiene tyder på at linjen kan brytes av begrensninger fra mange andre faktorer, som ressurstilgang, konkurranse fra andre plantearter, herbivori eller ugunstige klimatiske forhold. Selvsagt, og kanskje mer aktuelt, kan årsak-virkning linjen ha negative fortegn: jo færre insekter, jo færre pollen på arr, jo færre frø, osv.

Effekten av romlige- eller tidsmessige svingninger i tettheten til pollinatorarter har trolig en sterkere effekt på spesialiserte plantearters reproduksjon, enn på generalister. Det er f.eks. foreslått at en reduksjon i artsrikdom og tetthet av lang-tungete humler i Storbritannia har resultert i en nedgang i populasjonstettheter til plantearter med lang nektartube (Carvell mfl. 2006). Generalist-planter (kan pollineres av mange forskjellige arter og grupper av pollinatorer) er trolig mindre sensitive for nedgang i tetthet til en enkelt pollinatorart enn mer spesialiserte plantearter. Således kan generalisering fungere som en buffer for svingninger i populasjonstetthet hos pollinatorer, både i tid og rom. Selv om enkelte insektarters bestander kan variere mye fra år til år, vil andre arter ofte kunne ta over dersom en pollinator skulle falle ut. Pollineringssuksessen til slike generalist-planter kan derfor være ganske stabil over tid og mellom populasjoner, selv om artssammensetningen av deres pollinatorer kan varere mye. Imidlertid vil påvirkningsfaktorer som virker likt på store pollinatorgrupper kunne ha åpenbar effekt på pollineringen. Et eksempel er at mange pollinatorer er soleskende, og mange solitære bier er svært varmekjære og



Figur 3: Sammenhengen mellom antallet pollinatorer tilgjengelig for en populasjon og dens rekrutteringspotensial. Sammenhengene er positivt korrelert, dvs. en økning i en faktor fører til en økning i neste faktor i kjeden.

har normalt sin hovedutbredelse på mer sørlige breddegrader. Dårlig sommervær over korte tidsperioder, samt storskala og langsiktige klimaendringer (spesielt økt nedbør) vil derfor få stor effekt på pollineringssuksess hos planter som primært er avhengig av bie-pollinering. Det samme vil andre storskala påvirkninger som enten endrer habitattilgangen for insektene (f.eks. mangel på boplasser) eller på andre vis virker negativt på tvers av insektgruppene. Hos mange selv-kompatible plantearter er det også vist at autogam selvpollinering kan fungere som en forsikringsmekanisme i perioder eller habitater med lav pollinatortilgang.

Fordi plante-pollinator interaksjoner hovedsakelig er generaliserte, og fordi populasjonstettheter av planter og insekter kan variere mye er pollineringsinteraksjoner svært variable i tid og rom. Det betyr for eksempel at en plantearts pollinatorfauna kan endre seg betraktelig over små avstander, simpelthen fordi artssammensetningen i et pollinator-samfunn endrer seg mye over geografiske avstander. Likeledes vil de planteartene en spesifikk pollinatorart besøker også variere betraktelig over både korte og lange geografiske avstander, fordi artssammensetningen av plantesamfunn varierer. En plantepopulasjon kan også oppleve store endringer i artssammensetningen av dens pollinatorfauna over tid, fra en sesong til den neste. Slike tidsmessige endringer kan føre til svingninger i plante-populasjoners reproduksjonsevne.

Kunnskapsstatus i Norge



For styrke kunnskapen om pollinerende insekter, er det viktig med kartlegging. Humler er en svært viktig gruppe av i Norge, og de fleste artene kan identifiseres i felt. Foto: Arnstein Staverløkk.

Sammenlignet med andre skandinaviske land, har det i løpet av de siste tiårene vært lav aktivitet innen pollineringsøkologi i Norge. Den største aktiviteten har vært konsentrert rundt studier av hvordan naturlig seleksjon former egenskaper ved blomster (f.eks., Totland 2001, Sletvold mfl. 2012a), pollineringsøkologi hos alpine planter (f.eks. Totland 1993), effekter av pollenbegrensing på reproduksjon (f.eks. Hegland og Totland 2007), pollineringsinteraksjoner på samfunnsnivå (f.eks. Lazaro mfl. 2010), effekter av innførte arter på pollinering hos stedegne arter (Bjerknes mfl. 2007) og effekter av klimaforandring på pollineringsinteraksjoner (Hegland mfl. 2009).

Sett fra et entomologisk perspektiv, har studier av pollinatorer i Norge i dag et begrenset omfang. De senere årene har det imidlertid vært gjennomført flere større prosjekt på kartlegging av insekter der pollinerende arter som humler og solitære bier har inngått som en betydelig del, bl.a. som en del av Nasjonalt program for kartlegging av biologisk mangfold gjennom ARKO-prosjektet (Ødegaard mfl. 2010), og som en del av Artsdata-bankens satsing på å øke kunnskapen om artsmangfoldet gjennom Artsprosjektet og prosjektet INVENT-ART. Disse satsingene har først og fremst hatt som mål å inventere dårlig kjente grupper, men også å utarbeide grove utbredelsesoversikter.

Sammenlignet med andre skandinaviske land har det i løpet av de siste tiårene vært få studier innenfor pollineringsøkologi i Norge.

I forbindelse med utviklingen av Naturindeks for Norge, har årlige inventeringer av humler og dagsommerfugler vært gjennomført i deler av Norge fra 2009, og omfatter i dag seks fylker. Hensikten med dette prosjektet er først og fremst å følge trender i populasjonsutviklingen hos vanlige og middels vanlige arter. Prosjektet drar nytte av frivillige kartleggere som noterer forekomstene i tilfeldige, men arealrepresentative utlagte transekter, som gir et riktig bilde av fordelingen av naturtyper i lavlandet i Norge.

Det har videre blitt utført en del pollineringsstudier i jordbrukssammenheng. Ellers mangler det nasjonale studier av effekter av habitattap og fragmentering i jordbrukslandskapet tilsvarende det som er gjort blant annet i Sverige, England, Nederland og Tyskland (Steffan-Dewenter mfl. 2002, Kohler mfl. 2007, Öckinger og Smith 2007).

En enkel analyse av vitenskapelig publisering innen temaet pollinering viser betydelige forskjeller mellom Norge og nabolandene. Et søk i litteraturdatabasen ISI Web of Science etter vitenskapelige artikler med nøkkelordene "*pollination*" eller "*pollinator*" (eller flertallsformer av de samme ordene) viste at det i Norge ble publisert 178 vitenskapelige artikler i perioden 1975 – 2012. Til sammenligning ble det i Sverige i samme periode publisert 630 artikler og i Storbritannia nesten 1400 artikler med pollinering som nøkkelord. Her bør det understrekes at denne typen statistikk ikke nødvendigvis gir et helt rett bilde av forskningsaktivitet.

ISI Web of Science inneholder artikler som er publisert fra 1975, og omfatter et stort antall anerkjente vitenskapelige tidsskrift. I tillegg til nøkkelordene “*pollination*” og “*pollinator*”, ble det også hentet ut statistikk på antallet publikasjoner som i databasen er oppført under kategorien “*Ecology*”. Slik kan en få et inntrykk av forholdet mellom artikler som omhandler pollinering og artikler om økologi mer generelt.

Internasjonal publisering i vitenskapelige tidsskrift var ikke like mye vektlagt i forskjellige land om vi går noen tiår tilbake. I Norge er det store flertallet av vitenskapelige artikler om pollinering publisert fra 1995 og utover. Endringer i organisering og finansiering av forskning har bidratt til en økning i antall vitenskapelige publikasjoner innen de fleste fagfelt fra 1980-tallet og frem til i dag. Tallene antyder at økningen i antall publikasjoner kom noe senere for temaet pollinering sammenlignet med økologi mer generelt. Vitenskapelige artikler om pollinering utgjør i Norge under 4 % av det totale antallet artikler som er publisert innen temaet økologi de siste tre årene (2010-2012). Det er en lavere andel enn i de fleste land det er naturlig å sammenligne oss med.

Historisk sett kom de viktigste bidragene til kunnskapsstatus om pollinering i Norge fra Professor Knut Fægri gjennom hans samarbeid ved Leendert van der Pijl, som resulterte i en rekke utgaver av den internasjonale klassikeren innen pollineringsbiologi; «*The principles of pollination ecology*» (Fægri og van der Pijl, 1979). Første utgave utkom i 1966 og 3. og siste i 1979. Dette verket er en grunnleggende og detaljert innføring i pollinering og planters reproduksjon. Den representerer kanskje den mest komplette sammenstillingen av teorier om pollineringssyndromer i verden. Selv om denne boken ikke spesifikt omhandler pollineringsøkologiske forhold i Norge, var Professor Fægri

Fluer, hovedsakelig i familiene Muscidae og Syrphidae, på en blomsterstand av fjellkvann (Angelica archangelica) på Finse. Foto: Ørjan Totland.



en banebryter innen fagområdet. I samme tidsrom ferdigstilte førstekonservator Astrid Løken verket "Studies of Scandinavian bumblebees (Hymenoptera, Apidae)", publisert av Norsk Entomologisk Tidsskrift (Løken 1973). Dette verket har vært en grunnleggende kilde til kunnskap om utbredelse og økologi til skandinaviske humlearter. Løken utførte også viktige pollineringsstudier av tyrihjelmer og lushatthumle (Løken 1949).

Særtrekk ved norske forhold

På lik linje med alle andre europeiske land (kanskje med unntak av firfirsler i middelhavsområdet) er insekter de eneste pollinatorene i Norge. I tropiske områder inkluderer pollinatorfaunaen også fugler (f.eks. kolibri i Sør- og mellom-Amerika) og pattedyr (flaggermus, lemurer). Videre er artsrikdommen av pollinerende insekter lavere i Norge enn mange andre land. På en global skala kan vi derfor karakterisere den norske pollinatorfaunaen (sammen med mange andre nordlige land) som relativt artsfattig. I den grad pollinatorfaunaen fungerer som et filter for hvilke plantearter som kan reproducere i et gitt område er det derfor mulig at den relativt fattige pollinatorfaunaen og mangelen på spesifikke grupper av pollinatorer over evolusjonær tid har ført til at plantearter i den norske floraen mangler noen pollineringsrelaterte egenskaper som finnes i andre floraer. Vi har f.eks. ingen arter i Norge med tydelig røde blomster med lang nektartube, trolig fordi vi ikke har kolibrier som er viktige pollinatorer for arter med slike blomster. Slike slutninger, basert på teorien om pollineringsyndromer (som er omdiskutert, se Ollerton mfl. 1996), kan trekkes for mange andre blomsteregenskaper som ikke finnes hos arter i den norske flora.

Norge har en relativt høy artsrikdom og tetthet av humler sammenlignet med områder lenger sør i Europa og i tropene (hvor humler ikke finnes). Videre er tettheten og artsrikdommen av solitære bier relativt lav i Norge sammenlignet med lenger sør, og det kan se ut som de solitære biene i stor grad er erstattet av forskjellige familier av fluer i Norge og andre nordlige land. Sammenlignet med andre områder der insekter alene utgjør pollinatorfaunaen, kan vi derfor konkludere med at pollinatorfaunaen i Norge og andre nordlige områder i større grad består av humler og fluer (blomsterfluer, husfluer, dansefluer). Andre insekt-pollinatorgrupper, som biller, sommerfugler og altså solitære bier, spiller trolig en mindre rolle som pollinatorer i Norge sammenlignet med områder lenger sør. Fordi det er store forskjeller i pollinatorsamfunnets sammensetning mellom lavland og fjell om sørlige/nordlige områder i Norge er det imidlertid vanskelig å trekke entydige konklusjoner rundt forskjeller i pollinator faunaen mellom Norge og andre land.

Grovt sammenstilt kan plantearter i den norske flora skilles i tre grupper:

- 1) de som er pollinert omtrent utelukkende av humler (f.eks. mange kløverarter),
- 2) de som er pollinert av både humler og andre (f.eks. mange arter i korgplante-familien),
- 3) de som er pollinert av andre enn humler; hovedsakelig fluer og til en viss grad solitære bier (f.eks. engsoleie).

Det er mulig den norske pollinatorfaunaens sammensetning har konsekvenser på plante-artenes pollinerings- og reproduksjonsøkologi. Humler er relativt effektive pollinatorer fordi de deponerer mange pollenkorn ved hvert blomsterbesøk og fordi de er ganske arts-trofaste når de søker pollen og/eller nektar. På den annen side kan humler ofte opptre i relativt lave tettheter, slik at antallet besøk er lavt. Dette kan bety at frøproduksjonen hos mange norske plantearter som hovedsakelig er spesialisert til å bli pollinert av humler, generelt er begrenset av pollentilgjengelighet.

Fluer er relativt lite effektive pollinatorer fordi de deponerer få pollenkorn ved hvert besøk og er lite arts-trofaste i sin blomsterbesøkingsadferd. På den annen side kan fluer være ganske tallrike. Dette betyr at frøproduksjonen til norske plantearter som hovedsakelig er besøkt av fluer (og til en viss grad solitære bier som er mer effektive enn fluer) kan være pollenbegrenset når tettheten av fluer er lav, og ikke pollenbegrenset når tettheten av fluer er høy (tetthet av fluer varierer mye både i tid og rom). Videre kan man predikere at reproduksjonen til plantearter som både er besøkt av humler og andre pollinatorer (fluer,



Ipomopsis aggregata, en amerikansk art som hovedsakelig er pollinert av kolibri.
Foto: Walter Siegmund (CC-BY-SA 3.0.).

solitære bier, biller, sommerfugler) i mindre grad er pollenbegrenset. Disse ”super-generalistene” nyter godt av humlenes effektivitet og fluenes tallrikhet.

På global skala er det estimert at 85 % av plantearter får sin frøproduksjon økt av pollinatorbesøk til blomster. Vi vet ikke om dette estimatet er representativt for den norske flora. Det er imidlertid grunn til å tro at estimatet ligger noe lavere fordi andelen av arter som er avhengig av pollinatorbesøk synker med breddegrad og høyde over havet. I første rekke vil det i så fall bety at mange plantearter i Norge, kanskje prosentvis flere enn lenger sør, er *selv-kompatible*; de kan produsere frø ved selvpollinering. Videre er det kanskje slik at prosentvis flere av disse selv-kompatible artene også er *autogame*. Hos disse artene kan selvpollinering skje uten insektbesøk. Dermed er de ikke avhengig av pollinatorbesøk for å produsere frø. Denne uavhengigheten kan tolkes som en reproduksjonsforsikring mot dårlige pollineringsforhold, og kan også fungere som en buffer hvis tetthet og tilstedeværelse av pollinatorarter synker som følge av menneskelig påvirkning. Det er nødvendig med langt mer forskning på utbredelse og hyppighet av pollenbegrensing og dens betydning for frøproduksjon og evolusjon av reproduksjonsstrategier hos arter i den norske flora før antagelsene over kan verifiseres. Slik kunnskap vil også gjøre oss i bedre stand til å forutse hvordan endringer i pollinatorfaunaen kan påvirke plantens reproduksjonsevne.

**Super-generalistene
nyter godt av humlenes effektivitet
og fluenes tallrikhet.**

De aller fleste plantearter i den norske flora er *generalister*, og er besøkt og pollinert av flere grupper av pollinatorer. Det finnes imidlertid to grupper av *spesialiserte* plantearter i Norge. Den ene gruppen er pollinert av langtungete humler (f.eks. hagehumle og lushatt-humle) eller tussemørkesvermere. Disse planteartene er karakterisert ved at de har en såkalt zygomorfisk (bisymmetrisk) blomst med en lang nektartube. Et eksempel på en slik art er orkideen vårmarihånd. Den andre gruppen kan karakteriseres som *super-spesialister*, dvs. at de kun er pollinert av en insektart, eller i noen tilfeller to nært beslektede arter. Kjente eksempler av slike super-spesialister er ballblom (*Trollius europaeus*), som er pollinert av noen få arter innen flueslekten *Chiastocheta* (Diptera, Anthomyiidae) hvor hunner legger

egg i ovariene til blomsten, og orkideen flueblom (*Ophrys insectifera*), som er pollinert av graveveps i slekten *Argogorytes* der flueblom ligner en hunnveps som tiltrekker seksuelt motiverte hanner. Orkideen rød skogfrue pollineres av trebiene *Chelostoma rapunculi* og *C. campanularum* som normalt henter pollen og nektar fra blåklukke, men narres til å besøke rød skogfrue som ligner på blåklukke og dermed oppnår pollinering til tross for at rød skogfrue er nektarløs (Nilsson 1983). På grunn av den relativt lave artsrikdommen av pollinatorer i Norge, koplet sammen med en lav spennvidde i pollinatoradferd og morfologi, består trolig den norske flora av en lavere andel av superspesialister enn floraen i land lenger sør.

Norges geografi, med sine bratte dalsider og vidstrakte fjell begrenser også pollinatorenes livsbetingelser og spredningsveier på en helt annen måte enn i mesteparten av det øvrige Europa. Det skjer både rent fysisk, med høye fjellkjeder som begrenser spredningsruter, men også ved at topografien skaper skarpe klimagrader. Samtidig bidrar topografien med sør- og sørvestvendte dalsider livsbetingelser for en rekke varmekjære arter som ellers ikke finnes så langt mot nord. Disse geologiske forutsetningene fører trolig til mer isolerte populasjoner, som derfor i mindre grad reagerer på endringer utenfor sin umiddelbare nærhet. Slik blir populasjonene mer avhengig av de lokale forholdene, fordi alle deres ressurskrav som tilgang på boplasser og stor nok diversitet og mengde av blomsterplanter, må tilgodeses lokalt. Samtidig vil isolerte populasjoner dra fordel av å kunne skjermes fra enkelte skadelige påvirkninger, som f.eks. smitte av sykdommer. Det er imidlertid ukjent hvilke effekter sykdommer har på den norske pollinatorfaunaen, og hvor sykdomsutsett norske pollinatorpopulasjoner er.

Vårmarihånd (*Orchis mascula*) er et eksempel på en spesialisert planteart som har lang nektartube og derfor pollineres av langtungete humler og tussmørkesvermere. Foto: Saarland, (CC-BY-SA 3.0.).



Norge deler sin flora og pollinatorfauna med store deler av Norden, og informasjon om norske planters og pollinatorers koblinger med hverandre kan til en viss grad overføres fra andre land, der disse artene tidligere er undersøkt. De spesialiserte (oligolektiske) pollinatorene krever trolig samme tilgang på spesifikke blomsterplanter i Norge som i andre land fordi deres interaksjoner er et resultat av evolusjonære tilpasninger over lang tid. Blant *generaliserte* (polylektiske) arter kan man forvente større orskjeller i hvilke planter de besøker mellom andre land og Norge, selv om disse interaksjonene trolig i stor grad tilsvarende de i f.eks. Sverige. Det bør imidlertid nevnes at det ikke er systematisk kartlagt hvilke planter pollinerende insekter besøker i Norge og hvilke insekter pollinerings-avhengige planter får besøk av.

Pollineringsøkologien hos noen av planteartene i norsk flora er studert i andre land, og relevant og viktig kunnskap kan hentes fra disse studiene. På grunn av den store romlige variasjonen i pollinatorfaunaens sammensetning og tetthet av pollinatorarter er det som nevnt risikabelt å trekke konklusjoner for norske forhold basert på resultater fra andre geografiske områder, kanskje med unntak av Sverige og Finland. Når utenlandske studier viser at en plantearts frøproduksjon ikke er begrenset av tilgang på pollinatorer kan man ikke konkludere at det samme er tilfellet i norske populasjoner av arten. Dette er primært fordi norske populasjoner opplever andre klimatiske forhold, som har konsekvenser for pollinatorfaunaens sammensetning og tetthet, og andre forhold som direkte kan påvirke plantenes evne til å produsere frø (for eksempel temperatur, sesonglengde, næringstilgang), og som dermed samvirker med pollenbegrensning. Store deler av Norge preges av et tidvis hardt og variabelt klima. Dette kan slå hardt ut både på kortlivete arter som solitære bier, men også på langlivete humler. Det er ingen tvil om at værforholdene kan begrense mengden av pollinatorer, men det er ukjent hvilken effekt dette har på artsantallet og populasjonsstørrelsen av ulike pollinatorer i Norge.

Pollinering som en økosystemtjeneste



Fagerknoppurt (Centaurea scabiosa) er en super-generalist som er pollinert av mange forskjellige grupper av insekter, her to fluer innen familien snyltefluer (Tachinidae). Samtidig er fagerknoppurt, en nøkkelart for flere arter av truede biearter, som storbladskjæverbie (Megachile lagopoda) og bakkebåndbie (Halictus eurygnatus), som begge er kritisk truet (CR) på Norsk rødliste 2010. Foto: Ørjan Totland.

Pollinering er i mange sammenhenger betegnet som en essensiell økosystemtjeneste (Millennium Ecosystem Assessment 2005, TEEB 2010, Cardinale mfl. 2012). Dette er primært fordi interaksjonen fører til produksjon av frukt som er en viktig bestanddel i kostholdet vårt, både i den industrialiserte verden, og ikke minst i utviklingsland. Det finnes per i dag ingen godt gjennomarbeidede estimater for den økonomiske betydningen av pollinering i Norge. Bærproduksjon hos en del ville arter som er avhengig av pollinering, f.eks. molte, blåbær, tyttbær, bringebær og markjordbær, har betydning i rekreasjonssammenheng. Fordi pollinering bidrar til å opprettholde artsmangfoldet av blomsterplanter

og blomsterbesøkende dyr, representerer pollineringsinteraksjonen utvilsomt en viktig økosystemtjeneste.

Det finnes (dog) ingen studier fra Norge som kan dokumentere at en art har dødd ut, lokalt eller nasjonalt, på grunn av at interaksjonen har kollapset. I et tenkt tilfelle der f.eks. alle humler av en eller annen grunn dør ut lokalt, vil dette få store negative konsekvenser for populasjonsoverlevelse hos en rekke plantearte som er avhengige av humlebesøk for sin frøproduksjon i det berørte området. Teoretisk sett vil lokale endringer i tetthet av pollinatorer generelt, eller avgrensede pollinatorgrupper spesielt, kunne få store effekter på artsrikdom og sammensetning i plantesamfunn, som deretter vil få konsekvenser for økosystemers funksjon (for eksempel nitrogenfiksering hos arter i erteblomstfamilien der mange er avhengig av humlepollinering). Videre vil slike lokale endringer, hvis de vedvarer og øker i omfang, få store effekter på en større, nasjonal skala. På samme måte vil en storstilt reduksjon i tetthet av planter som tilbyr nektar og pollen få store negative konsekvenser for populasjonstetthet og artssammensetning til blomsterbesøkende insekter i økosystemene.

I Norge er det ikke systematisk kartlagt hvilke planter pollinerende insekter besøker og hvilke insekter pollineringsavhengige planter får besøk av.

Pollinering er en økosystemtjeneste av stor betydning for landbruket på verdensbasis. I følge Gallai mfl. (2009) bidrar denne økosystemprosessen med en økonomisk verdi av 153 milliarder euro årlig på global basis, noe som er 9,5 % av den totale verdien av global jordbruksproduksjon i 2005. Verdien av pollinering for landbruket i EU er i følge Gallai mfl. (2009) 22 milliarder euro per år. Viktige jordbruksvarer som hvete, ris og mais er vindpollinerte, men ca. 70 % av jordbruksvekstene som blir brukt direkte som menneskeføde er avhengig av pollinering fra i all hovedsak insekter, men også noen virveldyrarter (Klein mfl. 2007, men se Ghazoul 2005).

Fra store deler av Vesten kommer det rapporter om pågående nedgang i arts- og individantall av både humler og dagsommerfugler i løpet av de siste 50 år, bl.a. i England og Nederland (Biesmeijer mfl. 2006). En fersk pan-europeisk sammenstilling av nasjonale inventeringsdata angir 50 % nedgang av undersøkte sommerfuglarter siden 1990-tallet

(Van Swaay mfl. 2012). I Sverige er det dokumentert en kraftig endring i samfunnsstruktur for humler i jordbrukslandskapet i løpet av de siste 70 år, med en reduksjon i antallet arter og en økning i dominans av generalist-humlearter med kort tunge (Bommarco mfl. 2012a). Samtidig opplever birøktere økende problemer med både tap av kolonier om vinteren og spredning av parasitter og en rekke virussykdommer. Særlig fra USA har det de seneste årene kommet rapporter om Colony Collapse Disorder (CCD), på norsk omtalt som kolonikollaps, der årsakene ennå ikke er fullt ut forstått. Disse trendene har fått forskere til å snakke om en global pollineringskrise.

Det er godt dokumentert at insekt som lever i (semi)naturlige habitat kan ha betydelig innflytelse på pollinering av jordbruksvekster (Klein mfl. 2007), men det finnes lite konkret kunnskap om dette fra de nordiske landene. I Norden er det spesielt produksjon av frukt, bær, oljevekster og frøproduksjon av kløver og andre arter i erteblomstfamilien som kan oppleve en nedgang i avling og kvalitet dersom tilgang på pollinerende insekter reduseres. Produksjon av rødkløverfrø i Sverige er redusert både i avlingsmengde og stabilitet siden 1930-tallet og denne endringen sammenfaller med store endringer i humlefaunaen i samme område (Bommarco mfl. 2012a).

Forsøk med dyrking av raps i Sverige har vist at insektpollinering kan øke avlingsmengde med 18 % sammenliknet med et dyrkingssystem basert på vindpollinering (Bommarco mfl. 2012b). Pollinerende insekter bidrar også til økt kvalitet på avlingen av raps, hvor det er godt dokumentert at både honningbier og stedege insektarter er viktige for pollineringen (Jauker mfl. 2012). Tilgang på masseblomstrende planter kan også til en viss grad påvirke antallet pollinatorer i det omkringliggende landskapet (Westphal mfl. 2009,



Honningbier kan brukes til å øke avlingen av flere jordbruksvekster.

Foto: Arnstein Staverløkk.

Persson og Smith 2013). I følge norske oppkjøpere av rødkløverfrø, kan produsenter kun levere halvparten av etterspørselen. Som en følge av dette, er det vanskelig å få nok rødkløver til økologisk landbruksproduksjon. Redusert pollinering er den mest framtrædende forklaringen på denne reduksjonen i rødkløverfrøproduksjonen. Som konsekvens brukes iblant utsetting av tambier og til og med kommersielt avlede humlebol som erstatning for pollinatorfaunaen som tidligere utførte arbeidet "gratis". Det er derimot usikkert i hvilken grad ville planters forekomst har blitt begrenset av mangel på pollinering som følge av de seinere tiårs nedgang i pollinatorfaunaen.

Selv om betydningen av pollinering som økosystemtjeneste *tilsynelatende* er åpenbar, har vi med unntak av honningbiens betydning for fruktproduksjon i landbruket, svært begrenset kunnskap. Inntil videre er vår innsikt basert på antagelser som i liten grad er kvalitetssikret. En stor internasjonal meta-analyse konkluderte imidlertid nylig med at de ville pollinatorenes bidrag til pollinering av jordbruksplanter er stort og at det ikke fullt ut kan erstattes av domestiserte honningbier (Garibaldi mfl. 2013).

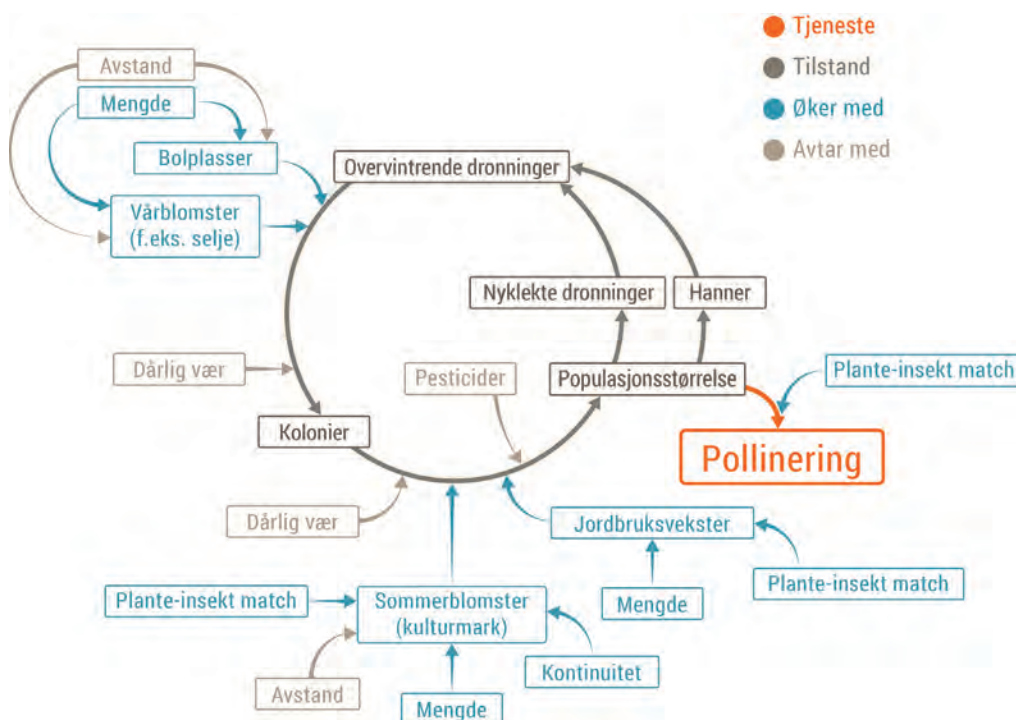
Konsekvenser av menneskelig påvirkning



Bruk av pesticider i felt med blomstrende jordbruksvekster har negativ påvirkning på pollinatorer. I tillegg leder hyppig bruk av herbicider og minskede mengde åkerkanter til et jordbrukslandskap nesten helt uten fødeplanter for pollinatorer. Foto: Arnstein Staverløkk.

De overordnede årsakene til pollinatorenes tilbakegang er godt kjent. Slik sett kunne en storskala omstilling til historiske jordbruksmetoder og arealbruk på sikt gjenopprette populasjonene til historiske nivåer. Men det er selvsagt ikke en praktisk løsning å gå tilbake til jordbruksformene som dominerte for 50 til 100 år siden. Fordi det er urealistisk at vi på kort sikt kan øke tilgangen på alle ressurser pollinerende insekter krever, blir forståelsen av ressursenes relative betydning viktig. Hvilke tiltak skal man satse på? For å implementere tiltak med størst mulig effekt trengs detaljert kunnskap om pollineringsøkologier til planter og deres pollinatorers habitatkrav. Det finnes mange ulike faktorer som begrenser populasjonsstørrelse og utbredelse hos pollinatorer. Viktig spørsmål

for forvaltningen av pollinatorer er derfor hvilke påvirkningsfaktorer som er begrensende for populasjonenes størrelse. Overvintrende befruktede humledronninger krever f.eks. tidlig-blomstrende nektar- og pollenkilder når de kommer ut fra sin vinterdvale for å dekke sitt energibehov og for å produsere de første arbeiderne. Samtidig trenger de også en tilstrekkelig mengde tilgjengelige bolplasser. Begge disse faktorene begrenser hvor mange av de overvintrende dronningene som lykkes med å danne fungerende kolonier. I løpet av sein vår og forsommer, behøves deretter kontinuerlig tilgang på nektar og pollen for at kolonien skal vokse seg stor. Den samlede blomstertilgangen og ressursfordelingen gjennom sesongen bestemmer altså hvor store de overlevende koloniene blir og til sist hvor mange hanner og nye dronninger som produseres.



Figur 4: Et eksempel på skjematisk populasjonsmodell for humler. Humlenes langsiktige overlevelse påvirkes av en rekke forskjellige faktorer gjennom hele deres aktive sesong. Selv om populasjonsstørrelsen blir stor nok til å gi tilstrekkelig pollinering, må de også ha tilstrekkelig med ressurser seint i sesongen for å tilgodese deres egen reproduksjon. Analyse av hver påvirkningsfaktors relative betydning er utfordrende og populasjonsstudier av ville pollinatorer mangler derfor i stor grad.

Generelt kan flere påvirkningsfaktorer begrense populasjonsstørrelse og tilstedeværelse samtidig, eller så virker en faktor begrensende av gangen. I det første tilfellet, kan man iverksette forvaltningstiltak mot flere av disse faktorene (f.eks. når det gjelder humler: tidlige pollengivende arter, bolplasser, mengde blomstrende planter gjennom sommeren, blomstringskontinuitet, tilstedeværelse av seintblomstrende arter). Noen tiltak kan være mer effektive enn andre, men alle påvirker pollinatorsamfunnet positivt. I det andre tilfellet er det viktig å identifisere hvilken faktor som er begrensende for en spesiell art i et spesifikt område. Det kan være krevende å avgjøre om pollinatorene virkelig er begrenset av kun en faktor eller flere samtidig, og videre hvilke av disse faktorene som i så fall er mest kostnadseffektive å iverksette tiltak i forhold til. De riktige tiltakene vil trolig være forskjellige i ulike områder, og det er dermed nødvendig å differensiere tiltakene.

Dagsommerfugler er historisk sett godt undersøkt internasjonalt fordi de er relativt lette å studere og identifisere, og det finnes en lang historikk med sommerfuglsamling i Vesten. Til tross for dette, eksisterer det detaljerte populasjonsstudier for kun et fåtall arter i Norden, og da ofte fordi sommerfugler blir brukt som modellorganismer for generelle økologiske teorier. En slik mangel på populasjonsstudier gjelder også for bier og alle de andre viktige pollinatorgruppene i Norge. For det store flertallet pollinatorarter i Norden, kan man derfor bare grovt resonere seg fram til årsakene bak endringer i populasjonsutvikling. Dette er uheldig ettersom slik kunnskap er viktig for vår forståelse av hvordan artsmangfoldet av plantearter og deres pollinatorer gjensidig påvirker hverandre og hvordan andre faktorer påvirker deres artsmangfold.

Endringer i artsmangfold

Endringer i artsmangfold er et resultat av endringer i tetthet og tilstedeværelse (bestemt av utdøing og innvandring) av enkeltarter. Det er ukjent i hvilken grad forhold direkte knyttet til pollinering kan forklare hvorfor noen plante- og pollinatorarter er eller blir sjeldne eller truet og andre ikke. Videre vet vi lite om hvilken betydning pollineringsfaktorer har, sammenlignet med andre forhold (for eksempel habitattap, fragmentering, innførte arter), som fører til sjeldenhet eller utdøing hos planter og pollinatorer. Det er ikke bare tetthet og tilstedeværelse hos de sjeldne artene som kan påvirkes av pollineringsforhold. Siden pollineringsinteraksjon stort sett er generalisert, kan en reduksjon i populasjonstetthet til en viktig generalist-pollinator få stor betydning for mange plantearter. Likeledes vil en nedgang i tetthet av en vanlig planteart, kunne få stor påvirkning på mattilgang for mange pollinatorarter. For eksempel er det godt kjent at rødknapp er en viktig fôrressurs for flere grupper av pollinatorer (Franzén og Nilsson 2008). Det er grunn til å anta at forekomsten av rødknapp har gått tilbake på grunn av endringer i jordbruket siden rundt andre verdenskrig, men vi har i dag ikke et konkret datagrunnlag for å beskrive endringene i forekomsten av rødknapp. Forhold knyttet til pollinering er hevdet å være viktige drivere for sjeldenhet og utryddelse av både plante- og pollinatorarter, men

det er lite dokumentert kunnskap om slike årsakssammenhenger i Norge. Studier på sammenhengen mellom pollinortilgang og rekrutteringssuksess hos populasjoner av sjeldne plantearter kan bidra til økt kunnskap på dette feltet. Samtidig kan studier på sammenhengen mellom blomsterressurstillgang (nektar/pollen) og populasjonstetthet til sjeldne eller truede pollinatorarter, gi viktige kunnskap om pollineringsforhold for artsmangfold.

Fordi blomster til de fleste plantearter i norsk flora er besøkt av individer av mange insektarter, fungerer dette kanskje som en buffer mot endringer i artsmangfold, tettheter, og artssammensetning, som følge av menneskelig påvirkning på pollinatorfaunaen. Mange studier har imidlertid vist at for de fleste generaliserte plantearter er det kun et fåtall insektarter som utfører hovedmengden av pollineringen. Det betyr at en plantearts følsomhet overfor endrete tettheter og artssammensetning i pollinatorsamfunnet trolig er sterkt påvirket av hvilke insektarter som endres i tetthet eller dør ut fra habitatet. Vi vet lite om hvordan en insektarts funksjon som pollinator til en planteart kan erstattes av andre eksisterende pollinatorarter. En pollinators viktighet for en gitt plante er bestemt av 1) dens besøksfrekvens til plantearten og 2) antallet artsspesifikke pollenkorner den deponerer på arr per besøk (besøkseffektivitet). Det betyr at en lite effektiv pollinator kan være viktig hvis den besøker blomster ofte nok, og motsatt at en sjelden besøker kan være viktig hvis den deponerer mange pollenkorner per besøk.

En lite effektiv pollinator kan være viktig hvis den besøker blomster ofte nok, og motsatt kan en sjelden besøker være viktig hvis den deponerer mange pollenkorner per besøk.

Effektiviteten av pollinatorer varierer mellom plantearter, og et mangfold av pollinatorer er derfor viktig for effektiv pollinering av et samfunn med flere ulike plantearter. En insektart som har stor betydning som pollinator for en planteart, kan være ubetydelig for en annen. For eksempel er tunglengden hos humler og snabellengden hos sommerfugler bestemmende for hvor godt de fungerer som pollinatorer til forskjellige plantearter. En lang tunge trengs for effektiv pollinering av blomster med lang nektartube, og omvendt er det en energetisk kostnad for langtunge arter å balansere og hente nektar fra blomster med kort nektartube. Flere planter krever også at insektene har en viss tyngde eller styrke

til å flytte på kronblader som dekker inngangen til blomstens reproduksjonsorganer. Andre igjen er avhengig av humlenes kraftige surring (for eksempel arter innen vintergrønnslekten) for at pollenet skal løsne fra pollenknappen. Pollinatorenes effektivitet er også avhengig av at artenes fenologi, dvs. flygeaktivitetsperioden for pollinatoren og blomstringsperioden for planten samsvarer, eller i det minste overlapper. Aktive pollinatorer må være i tilstrekkelig høyt antall når plantene blomstrer for å oppnå tilstrekkelig pollinering.

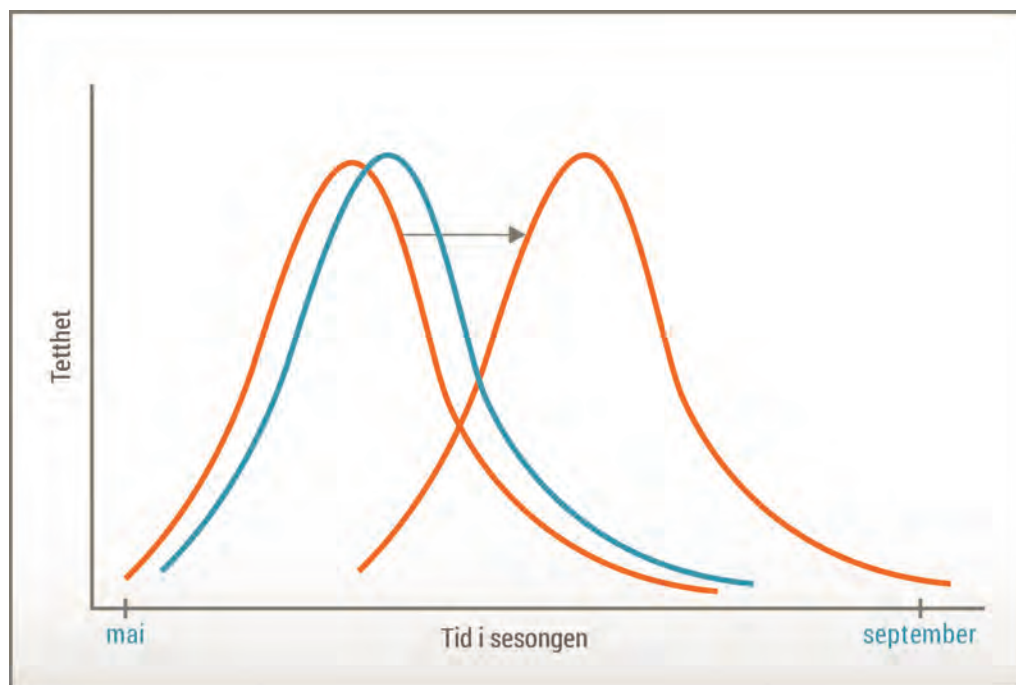
Insektene varierer ikke bare i hvordan de samspiller med plantene og omgivelsene. Arter reagerer også ulikt på forstyrrelser, som f.eks. værforhold, forandringer i habitatets mengde og struktur og endrete skjøtelsesregimer. Dette medfører at en høy pollinatordiversitet kan fungere som en forsikring mot effektene av f.eks. endret skjøtsel eller klima. Om pollinatoren reagerer ulikt på en forandring kan en nedgang i tetthet hos en art i teorien kompenseres med oppgang hos en annen. På grunn av en reduksjon i det totale antallet pollinerende arter de seinere år og en økt homogenisering av habitatstrukturer, er det imidlertid lite sannsynlig at nedgang hos en pollinator art kan kompenseres med oppgang hos en annen art (Bengtsson mfl. 2003). Dette er en mulig forklaring på den økte mellomårsvariasjonen i avlingsstørrelse hos pollinator-avhengige landbruksvekster den senere tid.

Kronisk lav pollinatortilgang vil få negative konsekvenser for populasjonsoverlevelse for de aller fleste plantearter som er avhengig av pollinatorbesøk for reproduksjon, og følgelig også for artsmangfoldet av planter i områder med redusert pollinatortilgang. Det er ikke mulig å lage en konkret liste over de mest sårbare artene ved en pollinatoredgang i Norge, men det er mulig å antyde hvilke egenskaper de mest sårbare artene trolig vil ha. Populasjonstetthet hos arter med kortlivete individer (ett-årige, to-årige, få-årige arter) og kort frøoverlevelse i frøbanken er sårbare for reduksjon i antallet frø som tilføres frøbanken. Blant plantene med kortlivete individer, er trolig arter som er spesialiserte med hensyn til pollinering (besøkt av et fåtall arter av pollinatorer) og samtidig ikke er i stand til selvpollinering (eller de er selv-inkompatible), spesielt utsatt hvis deres pollinator reduseres i tetthet eller dør ut. I tillegg er det indikasjoner på at spesielt tidlig-blomstrende arter kan komme i utakt med deres pollinatorer under en klimaendring (se figur 5).

De fleste pollinatorer besøker flere enn en planteart (dvs. de er polylektiske), og de fleste pollineringsavhengige planter får besøk av flere enn en art pollinatorer (dvs. de er generalister). Slike arter har en større "buffer" mot nedgang i populasjonene hos deres respektive partnere, ettersom en annen art (enten plante eller pollinator) kan overta og utføre tjenesten. Såkalte oligolektiske pollinatorer derimot, er begrenset til en eller noen få plantearter for sin innsamling av nektar og pollen, noe som gjør dem sårbare for endringer i plantenes forekomst og populasjonsstørrelse. Derfor oligolektiske bier er så følsomme for fragmentering av blomsterressursene, både geografisk og i tid, er de spesielt

hardt rammet av endringene i jordbruket. I tillegg har de fleste artene av villbier nok så sære krav til bolplasser, som må ligge i umiddelbar nærhet av pollenkilden. Få biearter er villige til å fly mer en 500-1000 m unna bolplassen for å hente mat. Dette gjenspeiles i Rødlista for arter (Kålås mfl. 2010) som viser at en tredjedel av bieartene i Norge har en rødlistekategori, og er dermed en av artsgruppene med størst andel truede arter. Et eksempel på en artsgruppe som kanskje er i tilbakegang pga. forverrede pollineringsforhold er blomsterbukkene (en gruppe av trebukker). Disse billene er helt avhengig av blomster som voksne. Av 20 arter påvist i Norge, er fire arter antatt utdødd og flere arter er sterkt truet. En uforholdsmessig stor andel blomsterbukker har dermed gått tilbake. Det er usikkert om denne tilbakegangen skyldes strenge krav til livsmiljø knyttet til larveutviklingen i død ved, eller om det skyldes sviktende blomstring i skogsmiljøer eller andre faktorer.

Det finnes svært få studier på populasjonsdynamikk hos pollinerende insekter, i alle fall i Nord-Europa. Dette gjør det vanskelig å vurdere den relative betydningen av påvirkningsfaktorer. Potensialet for variasjon mellom år stiller høyere krav til overvåkning av pollinatorer enn deres assosierte planter. For at vi skal få en bedre forståelse av mekanismene



Figur 5: Utdyping av hvordan fenologisk mis-match kan foregå. En pollinatorart (rød) forskyver sin aktivitetsperiode til seinere i sesongen, mens dens planteart (blå) er upåvirket av klimaendring.

som styrer samspillet mellom vertsplantene og pollinatorene, trenger vi gode populasjonsstudier basert på overvåkning av både insekter og planter. Gjennom slike studier vil vi også få en bedre forståelse for hvordan artsmangfoldet av planter og deres pollinerende insekter gjensidig påvirkes.

Påvirkningsfaktorer

De aller fleste prosesser i naturen er påvirket av menneskelig aktivitet i større eller mindre grad, så også for pollineringsinteraksjoner. Det er omtrent umulig å finnes svar på hvordan samspillet mellom planter og pollinatorer ville foregått, og hvordan de gjensidig ville påvirket hverandre, i en situasjon der ikke en eller begge partnerene var påvirket av mennesket. En forståelse av menneskelig påvirkning på prosesser i naturen, som pollinering, er derfor helt avgjørende for en god naturforvaltning. I den seinere tid er vi i økende grad blitt oppmerksom på hvilken positiv betydning dette samspillet har for mennesker, gjennom den økosystemtjenesten det representerer. Under beskrives de viktigste menneskeskapte påvirkningsfaktorene på samspillet mellom pollinatorer og planter.

Endringer i landskapsstruktur og arealbruk

Endringer i arealbruk, og da spesielt endringene i jordbruket etter ca. 1950, har betydelige konsekvenser for tilgangen på habitat med høy kvalitet for mange pollinatorer og planter. Semi-naturlige naturtyper med høyt mangfold av planter og insekter har gått sterkt tilbake. For eksempel er artsrike slåtteenger vurdert som en sterkt truet naturtype

Rød skogfrue (Cephalanthera rubra) er et eksempel på en art som kan være truet av sviktende pollinering. Dens pollinatorer (bieslekten Chelostoma) hekker i soleksponerte døde trestammer som kan være mangelvare i nærheten av der planten vokser. Rød skogfrue er nektarløs og blir pollinert av biene ved en "feiltagelse". Biene er derfor også avhengig av blåklomme (Campanula rotundifolia) som er deres viktigste fødeplante.
Foto: L. B. Tettenborn
(CC BY-SA 3.0).



i Norsk rødliste for naturtyper 2011 (Norderhaug og Johansen 2011). Store arealer av mindre produktiv mark har i flere hundre år blitt brukt som beitemark eller som ugjødslet slåttemark (Fjeldstad mfl. 2010). Denne kontinuerlige hevden hindrer gjengroing av landskapet og at urter utkonkurreres av mer hurtigvoksende gras og konkurransesterke rosettplanter. Det har skjedd en kraftig nedgang i mengden slåttmark og ekstensivt beitet mark i Norge og Norden de siste hundre år (Norderhaug og Johansen 2011). Dette har ført til en nedgang i mengden habitat for pollinerende insekter, samt økt fragmentering av de gjenværende ressursene. For de mer langlevde humlene, innebærer disse forandringene også at blomsterressursene fragmenteres i tid hvis det oppstår mangel på blomstrende planter i perioder i løpet av vekstsesongen. Fordi disse forandringene fører til redusert arts mangfold hos blomsterplanter fører de videre til en reduksjon i arts mangfoldet av insekter som er avhengige av disse blomsterressursene, i hvert fall lokalt.

Endringene i arealbruk har også hatt konsekvenser for kantsonene og hvordan disse fungerer som leveområde for både planter og pollinerende insekter. I landskap med intensivt jordbruk er åkerkanter spesielt viktige som leveområder, men artssammensetningen og økologiske prosesser i åkerkanter er avhengige av driften av arealet som ligger inntil (Marshall og Moonen 2002). Flere grupper av pollinerende insekter har kantsoner mellom åker, eng og skog som en viktig del av sitt leveområde (Bäckman og Tiainen 2002, Kells mfl. 2001, Sydenham 2012). I områder med intensiv jordbruksdrift i Oslofjordområdet er det beregnet at 40 % av åkerkantene ble fjernet i perioden fra 1945 til 1995 (Fry mfl. 1998). En lignende utvikling er dokumentert også for Trøndelag (Hovd 2006). Tettheten av vertsplanter er med på å bestemme kvaliteten på et areal sin egnethet for fødesøk (Saville mfl. 1997, Dramstad mfl. 2003, Sydenham 2012). For humler og solitære bier har økt tetthet av viktige blomsterplanter en positiv effekt på både antall individer og artsrikdom (Rundlöf mfl. 2008, Sydenham 2012). Sammenhengene her er likevel komplekse ettersom insektene ofte har behov for føde gjennom hele sommeren og gjerne ulike biotoper for ulike deler av livssyklusen. Steingjerder, eng i tidlig gjengroingsfase og andre areal som ikke regelmessig blir slått eller beitet, men likevel er relativt lysåpne, er for eksempel viktige reiområder for humler (Svensson mfl. 2000). For noen grupper av pollinerende insekter, blant annet mange sommerfugler, har overgangssoner mellom skog og åpne naturtyper en spesiell verdi fordi trærne gir ly mot vind samtidig som slike kantsoner kan ha gode solforhold og være habitat for plantearter som er viktige nektar- og/eller pollenressurser. Studier fra Finland viser at ukultiverte skogkanter og mindre flekker med eng som ligger inntil skog og har ly for vinden, men likevel mye sol, er viktige leveområder for mange sommerfuglarter (Kuussari mfl. 2007).

Habitatfragmentering er trolig en viktig forklaring på bortfallet av pollinatorer lokalt og regionalt. Totalt 12 biearter ser ut til å ha forsvunnet fra Norge de siste 100 år, og tilbakegangen ser ut til å ha skjedd på bred front også i våre naboland. Mange av disse artene har tilsynelatende optimale habitatflekker igjen, men trolig er de for små og med for stor avstand mellom seg til at de isolerte populasjonene har kunnet overleve. Flere av våre

mest truede bicarter har forsvunnet fra enkeltlokaliteter der vertsplantene og potensielle boplasser finnes i godt monn. Et eksempel på dette er rødknappsandbie (*Andrena hattorfiana*). Rødknapp er fremdeles svært vanlig i Norge, men dagens forekomster er trolig for små og ustabile og for spredte til at de kan opprettholde kontinuerlige populasjoner av rødknappsandbie (Ødegaard 2012). I dag finnes arten kun på tre lokaliteter i Norge.

Fragmentering i landskapet kan på flere forskjellige måter påvirke populasjonene av både pollinatorer og planter. Endringer i samspillet mellom pollinatorer og planter kan i sin tur ha konsekvenser for populasjoner til begge. For plantene, kan en reduksjon i tilgangen på pollinatortjenester påvirke frøsetting og frøkvalitet gjennom pollenbegrensning. Redusert tilgang på pollinatorer kan også føre til at en større del av frøene er resultat av selvpollinering (Aizen og Harder 2007). For arter med vegetativ formering kan forholdet mellom seksuell og vegetativ formering forskyves i retning av sistnevnte, noe som etter hvert vil redusere den genetiske variasjonen (Vandepitte mfl. 2010). I tilfeller der tilgangen på pollinatorer er lav over lang tid kan det føre til evolusjonære endringer i den reproduktive strategien i plantepopulasjonen (Eckert mfl. 2010). For eksempel har noen studier vist at mekanismer som skal hindre selvpollinering blir svakere i isolerte populasjoner med lav tilgang på pollinatorer (Brys og Jacquemyn 2011). Så langt er det likevel relativt lite forskning på konsekvenser av fragmentering på pollineringsuksess hos planter.

Artsrike blomsterenger tiltrekker seg mange spesialiserte arter av humler og bier.
Foto: Arnstein Staverløkk.



Liten tilgang på pollinatorer kan også føre til redusert genflyt mellom fragmenter i landskapet der plantearten finnes. Pollenutveksling mellom planter som står nær hverandre vil da ofte utgjøre en større del av pollenutvekslingen i populasjonen. Resultatet er ofte innavl som følge av krysspollinering mellom individ som er nært i slekt, såkalt biparental innavl. I Norge har vi relativt få studier av hvordan fragmentering av landskapet påvirker pollinering, genflyt i landskapet og genetisk diversitet i plantepopulasjoner, men Sletvold og flere kollegaer har studert innavl i små populasjoner av brudespore *Gymnadenia conopsea* (Sletvold mfl. 2012b). Studien viste at innavl hadde betydelige negative effekter på både frøsetting og -spiring, og innavlseffekten i små og ofte isolerte populasjoner kan bidra til at denne orkidearten går ytterligere tilbake. Brudespore er spesialisert og blir hovedsakelig pollinert av sommerfugler (Meekers mfl. 2012). Lav tilgang på pollinatorer har en direkte negativ effekt på frøsetting i enkelte populasjoner av arten (Sletvold og Ågren 2010). Denne typen kunnskap danner et viktig grunnlag for forvaltning av natur og arealbruk. Flere artsrike naturtype eksisterer i dag først og fremst som romlig adskilte "flekke" i landskapet, og prosesser som kan skape genflyt mellom slike habitat blir derfor viktigere.

I tilfeller der tilgangen på pollinatorer er lav over lang tid, kan det føre til evolusjonære endringer i den reproduktive strategien i plantepopulasjonen.

Fremmede arter

To viktige pollinatorarter, honningbien (*Apis mellifera*) og mørk jordhumle (*Bombus terrestris*) er kjent innført til Norge (eller deler av Norge) og de kan påvirke samspillet mellom stedegne planter og pollinatorer. I tillegg til disse to insektartene, kan mange av de innførte planteartene påvirke pollineringsuksessen til stedegne plantearter, samt også påvirke populasjonstettheter til pollinatorarter.

Honningbien (*Apis mellifera*) er en viktig pollinator av mange jordbruksvekster i Norge. I hvilken grad honningbie er en introdusert art kan diskuteres. Underarten *Apis mellifera mellifera* er hjemmehørende i Vest-Europa og har trolig hatt en vid utbredelse før den ble domestisert. Det er sannsynlig at den også hadde naturlige populasjoner i klima-

tisk gunstige områder i Sør-Norge i varmere perioder etter siste istid. Imidlertid er alle honningbier som finnes i Norge i dag introdusert selv om svermer også i dag kan etablere seg i naturen for kortere perioder. I områder med tette bestand av honningbier har noen studier vist at det foregår konkurranse med hjemmehørende pollinatorer om tilgang på nektar, eller rett og slett at det store antallet honningbier ”stresser” andre pollinatorer. En slik konkurranse kan være spesielt uheldig for truede arter av villbier som ofte besøker de samme artene som honningbien. Et mulig eksempel fra Norge er rødknappsandbie som utelukkende henter pollen fra rødknapp som også er en svært attraktiv plante for honningbier.

Mørk jordhumle (*Bombus terrestris*) er vanlig å bruke i veksthus for pollinering av tomat fordi den er en effektiv pollinator for denne planten og fordi den er relativt lett å avle. Mørk jordhumle fantes tidligere kun i det sørligste Norge. Kommersiell bruk av arten i veksthus er en mistenkt årsak til at den nå sprer seg nordover. Arten konkurrerer med de andre humlearter om ressurser, noe som kan føre til reduserte populasjonsstørrelser hos andre humlearter. Kommersiell avling av mørk jordhumle basert på norske humleindivider er vel etablert, men på grunn av priskonkurranse fra sør-Europa importeres i dag de aller fleste kolonier av mørk jordhumle som brukes i Norge. Dette kan representere en trussel for stedegne pollinatorer fordi de importerte humlenes gener kan spres i lokale populasjoner av mørk jordhumle gjennom hybridisering, og de kan spre sykdommer til stedegne humler. Sterke negative effekter av importerte utenlandske pollinatorer, inkludert mørk jordhumle, er dokumentert fra blant annet USA, Japan og Argentina (Gjershaug og Ødegaard 2012). Importen av mørk jordhumle er omdiskutert i Norge. Mattilsynet forbød nylig all import av utenlandske mørk jordhumle på faglig grunnlag fra norske og utenlandske biologer, men opphevet siden forbudet etter klage fra veksthusnæringen.

Fremmede og invaderende plantearter kan påvirke samspillet mellom stedegne pollinatorer og plantearter og slik føre til endringer i mangfoldet av både planter og insekter. I Norge utgir Artsdatabanken en oversikt over fremmede arter som reproducerer i norsk natur og utfører en vurdering av den økologiske risikoen de kan utgjøre mot stedegent naturmangfold (Gederaas mfl. 2012). I arbeidet med ”Fremmede arter i Norge – med norsk svarteliste 2012”, er 71 karplantearter vurdert til å representere en svært høy risiko. Mange av disse artene, som f.eks. blåhegg (*Amelanchier*), mispel (*Cotoneaster*), kjempe-springfrø (*Impatiens glandulifera*), gullregn (*Laburnum*), lupin (*Lupinus*), rynkerose (*Rosa rugosa*) og kanadagullris (*Solidago canadensis*) er svært attraktive for mange grupper av pollinatorer. Flere av disse artene har etablert store populasjoner i Norge, spesielt i semi-naturlige naturtyper, og påvirker dermed samspillet mellom stedegne plantearter og deres pollinatorer. Fremmede arter kan påvirke stedegne arters pollineringsuksess negativt ved å tiltrekke seg pollinatorindivider som ellers ville besøkt de stedegne artene, og ved at pollinatoren transporterer pollenkorn fra de fremmede artene til arr hos stedegne arter, noe som kan blokkere arrene for ”riktig” pollen. Mange studier har vist at denne konkurransen

kan ha negative effekter på stedegne planters reproduktive suksess (Bjerknes mfl. 2007). Fremmede arter kan også ha positive effekter på stedegne arter ved at de tiltrekker seg pollinatorer som i neste omgang besøker stedegne plantearter. Videre kan det tenkes at fremmede arter bidrar til å opprettholde populasjoner av pollinatorer gjennom den store nektar- og/eller pollenressursen de tilbyr (Bjerknes mfl. 2007). Studier fra Europa har vist at etablering av kjempespringfrø i noen tilfeller kan føre til redusert pollinering hos stedegne arter, men den totale effekten av kjempespringfrø er likevel nokså sammensatt ettersom denne arten også kan trekke til seg pollinatorer som øker pollineringen av stedegne arter lokalt i området der kjempespringfrø vokser (Vilà mfl. 2009). Vi har i dag lite kunnskap om hvordan kjempespringfrø og andre fremmede plantearter påvirker tetheten av pollinatorer på en større skala. I Norge er kjempespringfrø særlig attraktiv for den langtungete hagehumla (*Bombus hortorum*). Effekten av fremmede plantearter på pollinering av stedegne arter er trolig sterkt avhengig av graden av overlap i pollinator-samfunn mellom fremmede og stedegne plantearter (Thijs mfl. 2011, Hegland og Totland 2012). Fremmede arter kan også representere en nektarressurs som erstatter andre plantearter som har gått tilbake, for eksempel som følge av endringene i jordbruket. Særlig viktig her er arter som blomstrer tidlig eller seint i vekstsesongen og dermed tilbyr nektar og/eller pollen når mange andre arter ikke er begynt eller er ferdig å blomstre.

En problemstilling knyttet til fremmede arter er effekten av masseblomstrende jordbruksvekster på pollinering hos andre arter. Jordbruksvekster kan både føre til økt konkurranse mellom plantene om pollinerende insekter, men også øke pollinering av ville planter gjennom positive effekter på populasjonen av pollinatorer i området (Blitzer mfl. 2012). På den annen side kan jordbruksvekster favorisere noen grupper av pollinerende insekter, for eksempel honningbier, og slik føre til økt konkurranse for andre grupper av pollinatorer (Steffan-Dewenter og Tschardt 2000). Resultatet kan bli redusert pollinering for ville planter (Holzschuh mfl. 2011, Steffan-Dewenter og Westphal 2008). I Norge er det trolig raps, rødkløver, frukttrær, og jordbær/bringeær som kan ha potensial til å påvirke pollinering til planter utenfor dyrket mark.

Det er behov for en bedre forståelse av både hvordan etablering av fremmede arter og jordbruksvekster påvirker naturlige pollineringsnettverk og pollinerings- og reproduksjonssuksess hos stedegne plantearter.

Pesticider

Bruk av plantevernmidler (pesticider) er en betydelig komponent i et modernisert konvensjonelt landbruk. I følge en undersøkelse fra Statistisk Sentralbyrå i 2011 var 94 prosent av all dyrkningsmark i Norge, unntatt beitemarker og eng, behandlet med en eller annen form for plantevernmidler (Aarstad og Bjørlo 2012). Ugrasmidler er i særklasse den mest brukte gruppen midler, fulgt av soppmidler og skadedyrmidler. Ugrasmidler minsker forekomsten av blomstrende urter i åkrene som er uønsket av bonden,

men reduserer samtidig tilgangen av pollen og nektar for pollinatorer. Fordi 90-99 prosent av arealene til de fleste kornsorter og grønnsaker blir behandlet med ugrasmidler flere ganger i løpet av en vekstsesong, er det åpenbart at tilgangen på mat for pollinatorer er meget begrenset innen kornåkrene i det moderne jordbrukslandskapet.

Selv om ugrasmidler er mest brukt, er det trolig skadedyrmidler som har størst effekt på pollinatorer i jordbrukslandskapet. Til tross for at pollinerende insekter sjelden eller aldri er undersøkt, er midlene ofte virksomme for et bredt spektrum av insekter og har derfor også effekt på pollinerende insekter. Spørsmålet er ikke om pesticidene er giftige for pollinatorer, hvilket de fleste altså er, men om de er skadelige i de konsentrasjoner som forekommer i felt. Den vanligste anvendte gruppen skadedyrmidler er pyretroider som er akutt giftige for bier. Mange av dem virker også avvisende på bier, noe som kan redusere den reelle skadevirkningen på pollinatorer. Effekten reduseres også ved ikke å sprøyte når pollinatorene er aktive, men heller vente til kvelden. Det er spesielt raps, eple, jordbær og til viss grad potet som behandles med pyretroider. Disse artene er attraktive for mange ville pollinatorer. Det er ikke studert hvordan deres potensielt giftige nektar og pollen kan påvirke individer og populasjoner av norske pollinatorer.

Neonicotinoider er en relativt ny type pesticid som er tatt i bruk i Norge. Dette er såkalt systemiske midler som betyr at de tas opp og spres til hele planten, inkludert nektar og pollen (Eggen og Odenmarck 2012). Midlene virker potensielt som en nervegift for insekter. Et av neonicotinoidene som er i bruk, imidakloprid, er omtrent 7 000 ganger giftigere for insekter enn DDT. Derfor anvendes svært små doser av disse stoffene.

Kjempespringfrø (Impatiens glandulifera) er en svært attraktiv plante for langtungete humler som hagehumle (Bombus hortorum). Mange suksessfulle fremmede planter er svært attraktive for insektpollinatorer, noe som er med å forklare deres hurtige ekspansjon gjennom god frøsetting. Fremvekst av slike fremmede planter kan fortrenge stedegne planter og forskyve balansen i forholdet mellom naturlige planter og deres pollinatorer. Foto: Ørjan Totland.



Mange studier viser at neonicotinoider har negative effekter på pollinatorer, som atferdsendringer, redusert navigeringsevne og populasjonsvekst hos honningbier og humler, selv ved lovlige doser (Blacquiére mfl. 2012, Henry mfl. 2012; Whitehorn mfl. 2012). Virkningene av neonicotinoider på ville pollinatorer og honningbier er fortsatt sterkt diskutert og lovgivningen for bruk av stoffene er ulik. Norge har fra 2012 forbudt beising av raps med imidakloprid, blant annet basert på en risikovurdering fra European Food Safety Authority (EFSA 2012), mens midlet fortsatt er tillatt i EU. Imidakloprid er imidlertid fremdeles godkjent brukt i Norge innen veksthus og for beising av potet. En annen neonicotinoid, tiakloprid, er brukt som sprøytemiddel i for eksempel raps, eple og jordbær. Undersøkelser av effektene av disse midler på pollinatorer i felt er utfordrende, men bør prioriteres med tanke på deres potensielt store negative effekter på ville og domestiserte pollinatorer.

Klimaendringer

Klimatiske forhold er generelt styrende for utbredelse og tetthet til arter, inkludert blomsterplanter og pollinatorer. Videre viser mange studier at fenologiske hendelser (f.eks. tidspunkt for blomstringsstart og flygeaktivitet) er sterkt kontrollert av klimatiske forhold. Således kan klimaforandringer påvirke samspillet mellom planter og pollinatorer gjennom endringer i populasjonstettheter, sammensetningen av arter og gjennom såkalte fenologiske eller romlige mis-match (Hegland mfl. 2009).

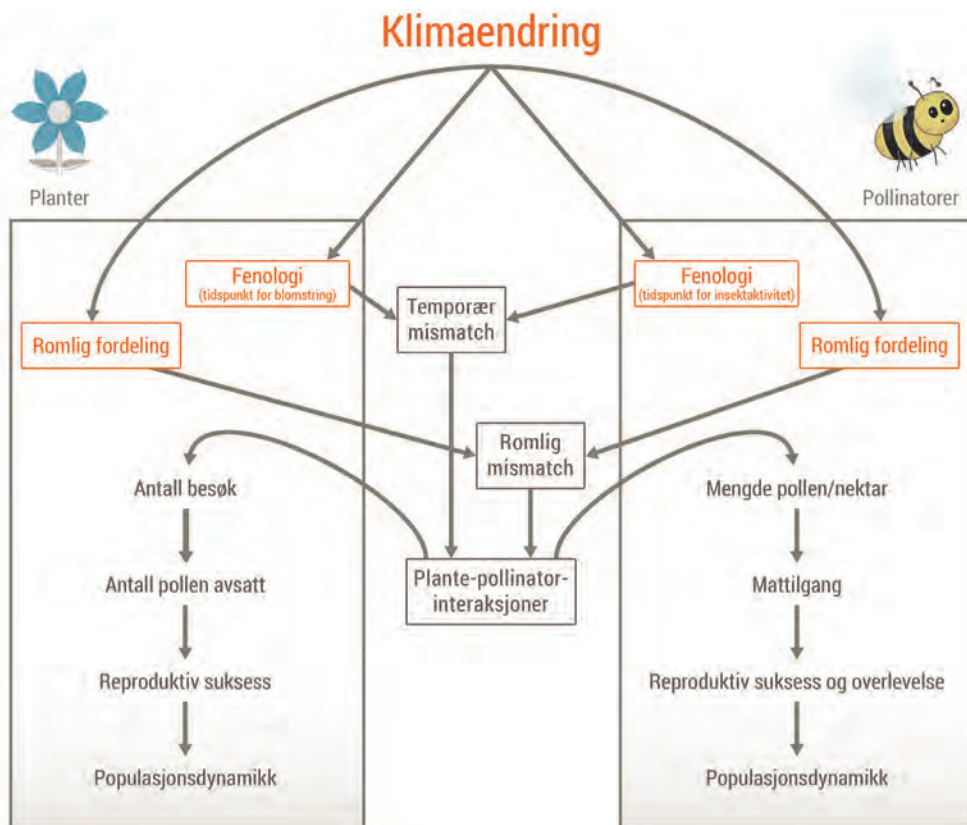
Mange blomsterbesøkende insekter er varmekjære og krever solskinn for å være aktive. Mange arter har derfor en sørlig utbredelse og finnes kun på de klimatiske mest gunstige



*Kuletistel (Echinops sphaerocephalus) en fremmed art som er svært attraktiv for pollinatorer. Det drives nå kjemisk bekjemping av denne på Hovedøya i Oslo.
Foto: Frode Ødegaard.*

stedene i Norge. Derfor vil klimaendring som innebærer mer overskyet vær om sommeren få en negativ effekt på mange av disse artene, selv om gjennomsnittstemperaturen øker.

Det er ganske sikkert at klimaforandringer, som hvilken som helst annen miljøforandring (f.eks. tap av habitat, fragmentering, fremmede arter) vil ha sterkest effekt på spesialiserte arter, enten planter eller pollinatorer. Enda mer spesifikt vil klimaendringer trolig få sterkest effekt på spesialiserte tidlig-aktive arter fordi disse har få alternative interaksjonspartnere og vil kunne oppleve å bli aktive (blomstring eller flyge-aktivitet) utenfor sine spesifikke partners aktivitetsperiode. En klimaendring som fører til endret tetthet av en



Figur 6: Illustrasjon som viser hvordan et varmere klima kan påvirke fenologi og fordeling av planter (venstre panel) og pollinatorer (høyre panel) og dermed føre til tidsmessig og romlig mis-match i plante-pollinatorinteraksjoner. Nedre halvdel av panelene viser hvordan og hvilke demografiske nøkkelfaktorer hos den mutualistiske partneren som vil kunne påvirkes. Mekanismene som fører til mis-match er i stor grad kjent mens effekten er i stor grad ukjent. Figuren er omtegnet fra Hegland mfl. (2009).

spesialisert mutualistisk partner vil kunne ha en umiddelbar indirekte effekt på den andre partnerens suksess, selv om denne selv ikke er påvirket av klimaendringer.

En spesialisert planteart som mister pollinatorbesøk fordi dens pollinator reduseres i tetthet som følge av klimaendring kan oppleve redusert frøproduksjon, gjennom pollinatorbegrensing, uten at plantearten i seg selv er direkte påvirket av klimaendringene. Fenologiske mis-matches har samme effekt selv om de ikke nødvendigvis fører til endringer i tetthet. En pollinatorart som blir tidligere flyge-aktiv på grunn av økt temperatur kan oppleve å "miste" sin planteart hvis ikke denne også framskynder sin blomstringsperiode som følge av temperaturøkningen. Noen studier kan tyde på at insekter generelt er mer fenologisk påvirket enn planter, og at fenologiske mis-matches kan bli vanlige i framtiden. Som nevnt over, vil konsekvensene av slike mis-matcher variere mellom spesialiserte og generaliserte arter. En generalist-art som får endret sin fenologi kan simpelthen få nye interaksjonspartnere, uten spesielle negative konsekvenser, fordi det alltid vil være en alternativ partner tilgjengelig.

Generelt er vår kunnskap om effekter av klimaendringer på arter og samfunn ganske god. Kunnskapen om effekter på plante-pollinator samspillet er imidlertid begrenset, spesielt fordi dette er et utfordrende forskningsfelt der det er vanskelig å utføre realistiske eksperimenter. Vi vet lite om den relative betydningen av klimaendringer og andre miljøendringer på planter, pollinatorer og på deres interaksjoner. Det er allikevel sannsynlig at mange pollinatorpopulasjoner i Norge er spesielt sårbare for klimaendringer fordi de forekommer i randsonen av artens totale utbredelsesområde, hvor effektene av miljøendringer generelt sett ofte er sterkest.

Den mest åpenbare framgangsmåten for å bygge kunnskap på dette området ville være å studere plante-pollinator interaksjoner og dere konsekvenser langs naturlige klimagradienter.

Anbefalinger for videre kunnskapsbygging



Rødknappsandbie (Andrena hattorfiana) er helt avhengig av å samle pollen fra rødknapp (Knautia arvensis). Tidligere fantes den i kulturlandskapet over det meste av Sør-Norge, men finnes nå kun på tre steder. Foto: Frode Ødegaard.

På grunn av den relativt beskjedne forskningsaktiviteten innen pollineringsøkologi i Norge er vårt eksisterende kunnskapsgrunnlag generelt lavt og fragmentert. Videre er vår mulighet til å anvende kunnskap fra studier i andre land på norske forhold begrenset på grunn av Norges spesielle klimatiske og geografiske forhold. Forvaltningen i Norge har derfor et begrenset grunnlag for å implementere aspekter av pollinering i forvaltningsaktiviteter og strategier. Spesielt vet vi for lite om norske plantearters avhengighet av pollinering for deres frøproduksjon, utbredelse og tetthet til viktige pollinatorgrupper og hvilke plantearter de er avhengige av og hvilke de pollinerer, samt hvordan sjeldne plante- og pollinatorarters populasjonsutvikling er påvirket av pollineringsinteraksjoner.

Videre har vi dårlig kunnskap om hvordan pollinatorsamfunn har endret seg over tid, og hvilke påvirkningsfaktorer som ligger bak eventuelle endringer.

På grunn av den lave kunnskapsstatusen, er det vanskelig å gi tydelige anbefalinger for hvordan kunnskapshullene best kan fylles. I realiteten dreier denne utfordringen seg om hvordan vi på en mest mulig effektiv måte kan danne en grunnleggende kunnskapsplattform som utgangspunkt for videre hypotesegenerering og datainnsamling på mer konkrete pollineringsøkologiske problemstillinger.

Arbeidsgruppen anser følgende forhold å være de viktigste for vår forståelse av pollinering og videre kunnskapsbygging innen dette området:

Kartlegging av pollinatorer og hvilke plantearter de besøker

Det er en generell kunnskapsmangel om artsmangfoldet i Norge. Dette gjelder også for pollinatorer. Vi kan derfor anta at flere pollinatorarter i Norge enda ikke er påvist. Det gjelder særlig innen de dårligst kartlagte gruppene, som enkelte familier av fluer (Diptera f.eks. Anthomyiidae som regulært besøker blomster). Det forventes også at det finnes et fåtall uoppdagede blomsterbesøkere innen de fleste andre insektgruppene. Antallet nye arter som forventes å oppdages, er imidlertid avhengig av intensiteten av det nåværende kartleggingsarbeidet, som er svært forskjellig mellom ulike insektgrupper. For solitære bier, er det for eksempel trolig fremdeles mulig å finne 5-10 nye arter for landet, men for humler er vår kunnskap relativt god. Pollinatorfaunaen er også i kontinuerlig forandring. Norsk rødliste for arter 2010 (Kålås mfl. 2010) viser f.eks. at 12 biearter har forsvunnet fra Norge, mens nye blomsterbesøkende insektarter stadig kommer inn og etablerer seg i landet.

Kunnskapsbygging om hvilke pollinatorarter som er viktige for planter og vice versa, er en typisk kartleggingsaktivitet, men krever også betydelig forskningsinnsats. Den pågående kartleggingen har fokus på å identifisere arter, og deres utbredelse, av enkelte blomsterbesøkende insektgrupper. Slikt arbeid kartlegger ikke alltid hvilke blomsterarter disse insektene besøker, og kan således ikke påvise det konkrete pollineringssamspillet disse insektgruppene deltar i. Det er derfor et behov for en langsiktig kartlegging av hvilke arter av insekter som besøker blomster, og hvilke plantearter de besøker. Det er viktig at denne aktiviteten foregår på en systematisk og vitenskapelig rigid måte. Videre er det et poeng at kartleggingen tar sikte på også å dokumentere den romlige og tidsmessige variasjonen i pollinatorsammensetningen til forskjellige plantearter, og hvordan en pollinatorarts valg av plante varierer geografisk.

En annen stor utfordring er knyttet til kompetanse innen insekt-taksonomi. Det finnes god taksonomisk kompetanse i Norge for en del av de viktigste gruppene av pollinatorer

(spesielt blomsterfluer, solitære bier, humler og sommerfugler), men det er få personer som har denne kompetansen og det vil derfor være utfordrende å få artsbestemt inn-samlet materiale på en effektiv måte. Videre vil det være tidkrevende å samle inn data på insektfaunaen til alle de mer enn 1000 stedegne insektpollinerte planteartene i Norge. Vi har trolig detaljert kunnskap hos maksimalt 50 av dem. Dette arbeidet bør koordineres, og det bør settes ned en nasjonal gruppe av kompetansepersoner som utreder hvordan dette kartleggingsarbeidet bør utføres og hvilke økonomiske behov som finnes.

Det er viktig at pågående kartlegging av spesialiserte villbier videreføres og kompletteres, spesielt med tanke på bestandsnedgang hos mange av artene og deres betydning som pollinatorer. Fra Sverige finnes det kunnskapssammenstillinger om bier og hvilke plantearter de besøker og vice versa (Pettersson mfl. 2004). Disse listene overensstemmer i stor grad med forholdene i Norge, og kan brukes som en indikasjon på mulige pollineringskoblinger. Det finnes imidlertid mange regionale forskjeller som bør kartlegges, som f.eks. at noen planter besøkes av få insektarter i en region og flere i andre. Slike regionale forskjeller er viktig å avdekke og i neste instans studere i forhold til effekten på pollinering, nettopp fordi effektiviteten til pollinatorer kan variere mye.

Det trengs en oversikt over hvilke arter vi skal anse som pollinerende i Norge. Det neste skrittet vil være å studere hvilke planter de besøker og i siste instans i hvilken grad de ulike artene bidrar til pollinering. Her er det store kunnskapshull.

Kartleggingsprosjekter som bidrar til å øke kunnskapen om forekomsten av ulike grupper av pollinatorer bør prioriteres, og nye pollinatorgrupper bør inkluderes i framtiden (spesielt fluer og blomsterbesøkende biller). Kartleggingen bør foregå på nasjonalt, regionalt (fylker) og lokalt nivå, avhengig av utbredelsesmønsteret til de gruppene som undersøkes. Videre vil en kartlegging av spesialiserte planter og pollinatorer, som er spesielt sårbare for endringer i tilgjengelighet av partnere være et verdifullt redskap i sårbarhetsanalyser og bevaring av slike arter.

I forbindelse med pågående kartleggingsarbeid og de dataene som vil samles i framtiden, har Artsdatabanken initiert oppbyggingen av en database om pollineringskunnskap for insekt- og plantearter Norge. Utfordringen blir å fylle databasen med konkrete data som knytter planter til pollinatorer og omvendt. Her finnes det som nevnt få dokumenterte data. Et viktig arbeid framover blir derfor å fylle databasen med de dokumenterte data som allerede finnes og starte systematisk datainnsamling for å få mer kunnskap. Ekspertgruppen anbefaler at datainnsamling organiseres etter taksonomiske grupper og sjeldne plantearter.

En generell utfordring innen pollineringsøkologien er at blomsterbesøkende arter varierer mye i sin effektivitet som pollinatorer. Noen er reine parasitter på mutualismen mellom de virkelig effektive pollinatorene og plantene, mens andre igjen er svært effektive som pollinatorer til noen plantearter. Dette representerer en relevant utfordring i et kartleggingsarbeid som tar sikte på å knytte blomsterbesøkende insekter til plantearter. Noen av blomsterbesøkerne er rett og slett ikke pollinatorer, bl.a. fordi de er for små, bare besøker en blomst, eller ikke har evne til å frakte pollenkorn. Det trengs derfor en oversikt over hvilke arter vi skal anse som pollinerende i Norge. Det neste skrittet vil være å studere hvilke planter de besøker og i siste instans i hvilken grad de ulike artene bidrar til pollinering. Her er det store kunnskapshull.



Kartlegging av pollinerende insekter er en tidkrevende oppgave. Fangst ved hjelp av en slik malaisefelle er et viktig hjelpemiddel for å få oversikt over pollinatorfaunaen i et område. Foto: Oddvar Hanssen, NINA.

Pollinatortilgang for sjeldne plantearter

Det er tidkrevende å kvantifisere hyppighet av pollinatorbesøk til blomster. Den vanlige framgangsmåten er å observere blomster av en planteart gjentatte ganger gjennom blomstringsperioden til populasjonen, og telle antallet blomsterbesøk utført av forskjellige pollinatorgrupper. For en gitt planteart bør det utføres et tilstrekkelig antall observasjonsperioder som gir et representativt estimat for besøksfrekvens, og som viser variasjonen i besøksfrekvens over tid (døgn, sesong) og mellom populasjoner. Det er viktig at slike målinger gir resultater som er sammenlignbare og det er derfor behov for en koordinert innsats. Det er helt usannsynlig at slike målinger kan utføres på alle blomsterplanter i den norske flora. Arbeidet bør derfor i første omgang konsentreres mot å kartlegge besøksfrekvens til de mest sårbare plantearter. En slik kunnskap kan gi godt grunnlag for eventuelle forvaltningstiltak rettet mot disse artene.

Pollenbegrensing på frøproduksjon og populasjonsdynamikk hos sjeldne arter

Det bør gjøres en innsats for å forstå betydningen av pollenbegrensing i forhold til andre begrensende faktorer for frøproduksjon hos så mange insektpollinerte sjeldne arter som mulig. I tillegg vil det være viktig å inkludere arter som kan betegnes som pollinerings-spesialister, som for eksempel mange orkideer og andre arter med lange nektartuber. Samtidig vil det være nyttig med økt kunnskap om hvor avhengige sjeldne arter i den norske flora er av pollinatorbesøk for frøproduksjon. I denne sammenhengen vil det også være svært relevant å forstå hvordan pollenbegrensing kan påvirke populasjonsdynamikk gjennom innvirkning på frøproduksjon. Dette er utfordrende forskningsoppgaver som vil kreve omfattende feltarbeid og datainnsamling over flere år, og vil trolig bare kunne utføres for et fåtall relevante arter. Slike studier må kunne kvantifisere graden av pollinatorbegrensing på plantenes frøproduksjon gjennom eksperimenter som metter planters arr med pollen og sammenligner frøproduksjonen med planter som kun har mottatt pollinering fra insektene som naturlig opptre i plantens miljø. Videre må et slikt studium kvantifisere i hvilken grad reproduksjon er viktig for rekruttering til populasjonen og dens langsiktige dynamikk, gjennom populasjonsmatrisestudier. Forvaltningen av truede arter er avhengig av slik kunnskap for å kunne treffe de riktige tiltakene. Hvis tilgangen på pollinatorer er en viktig årsak til en arts sårbarhet, må tiltak settes inn på det området, for eksempel gjennom aktiv forvaltning av insektpopulasjonene som pollinerer arten. Det hjelper lite å forvalte en planteart der frøproduksjon er sterkt pollenbegrenset (f.eks. mange orkideer), hvis ikke pollinatorfaunaen til denne plantearten også tas hensyn til. Samtidig vil forvaltning av spesialiserte pollinatorarter trolig være lite suksessfull hvis man ikke retter stor oppmerksomhet også mot planteartene de er avhengige av for pollen og nektar.

Forvaltningen plantearter vil videre forbedres om vi kjenner til deres kompatibilitetssystem og i hvilken grad de er avhengige av pollinatorbesøk for å kunne produsere frø. Kompatibilitetssystemet for mange arter er undersøkt og kjent, men fordi kompatibilitet kan variere geografisk er det viktig å forta undersøkelser i norske populasjoner av arter som allerede er undersøkt i utlandet.

Norske bidrag til den internasjonale kunnskapen

Norge har en spesiell posisjon i Europa på grunn av geografiske og klimatiske forhold. Videre gir de geografiske forholdene i Norge mulighet for å studere økologiske problemstillinger langs skarpe miljøgradienter (for eksempel temperatur, nedbør, sesonglengde, fragmenteringsgrad, menneskelige inngrep) over korte avstander. Disse forholdene gir norske fagmiljøer en god mulighet til å innta ledende posisjoner innen pollineringsøkologi, spesielt rettet mot hvordan pollineringsøkologiske forhold varierer med andre miljøforhold i deres påvirkning på planters og pollinerende insekters reproduksjon og populasjonstetthet. Videre har norske fagmiljøer spesielt gode forutsetninger for å studere og gi viktige internasjonale bidrag på kunnskap om hvordan klimaendringer kan påvirke plante-pollinator interaksjoner og deres effekter på planters reproduksjon og på insekters tetthet.

Utdanning

Det finnes ingen regulære utdanningstilbud konkret rettet mot pollineringsøkologi ved norske universiteter og høyskoler i dag. På grunn av finansieringssystemet og fordi det trolig vil være relativt få studenter som benytter seg av et slikt spesialisert tilbud i hver utdanningsinstitusjon, anbefales det at norske fagmiljøer samarbeider om å etablere et utdanningstilbud innen pollineringsøkologi på master- og PhD-nivå. Dette tilbudet bør tilgjengeliggjøres og tilpasses slik at også studenter fra andre nordiske land finner det attraktivt å delta. En mulig måte å organisere dette på kan være å etablere en norsk eller nordisk forskerskole/forskernettverk innen pollineringsøkologi. Norske fagmiljøer innen pollineringsøkologi er viktige bidragsytere til Scandinavian Association for Pollination Ecologists (SCAPE), blant annet ved å arrangere SCAPE-konferansen hvert 4. år. Dette er en plattform som kan fungere som nettverksbygging og kunnskapsutveksling for norske master- og PhD-studenter og andre fagpersoner innen pollineringsøkologi og tilgrensende fagområder.

Kompetansepersoner innen pollineringsøkologi i norske fagmiljøer bør i større grad enn tidligere samarbeide om felles forskningsprosjekter der utdanning på master- og PhD-nivå er en betydelig aktivitet.

Referanser

- Aizen, M. A., Harder, L. D. 2007. Expanding the limits of the pollen-limitation concept: effects of pollen quantity and quality. *Ecology*, 88: 271-281.
- Bäckman, J. -P. C., Tiainen, J. 2002. Habitat quality of field margins in a Finnish farmland area for bumblebees (Hymenoptera: Bombus and Psithyrus). *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 89: 53-68.
- Bengtsson, J., Angelstam, P., Elmqvist, T., Emanuelsson, U., Folke, C., Ihsec, M., Moberg, F., Nyström, M. 2003. Reserves, resilience and dynamic landscapes. *Ambio*, 32: 389-396.
- 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.
- Bingham, R. A., Orthner, A. R. 1998. Efficient pollination of alpine plants. *Nature*, 391: 238-239.
- Bjerknes, A. L., Totland, Ø., Hegland, S. J., Ohlson, M. 2007. Do alien plant invasions really affect pollination success in native plant species? *Biological Conservation*, 138: 1-12.
- Blacquiere, T., Smagghe, G., van Gestel, C. A., Mommaerts, V. 2012. Neonicotinoids in bees: a review on concentrations, side-effects and risk assessment. *Ecotoxicology*, 21: 973-992.
- Blitzer, E. J., Dormann, C. F., Holzschuh, A., Klein, A. -M., Rand, T. A., Tscharntke, T. 2012. Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 146: 34-43.
- Bommarco, R., Lundin, O., Smith, H. G., Rundlöf, M. 2012a. Drastic historic shifts in bumble-bee community composition in Sweden. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*, 279: 309-315.
- Bommarco, R., Marini, L., Vaissière, B. E. 2012b. Insect pollination enhances seed yield, quality, and market value in oilseed rape. *Oecologia*, 169: 1025-1032.
- Brys, R., Jacquemyn, H. 2011. Variation in the functioning of autonomous self-pollination, pollinator services and floral traits in three *Centaureum* species. *Annals of Botany*, 107: 917-925.
- Burd, M. 1994. Bateman's principle and plant reproduction: the role of pollen limitation on fruit and seed set. *Botanical Review*, 60: 83-139.
- Busch, J. W., Delph, L. F. 2012. The relative importance of reproductive assurance and automatic selection as hypotheses for the evolution of self-fertilization. *Annals of Botany*, 109: 553-562.

- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S., Naeem, S. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486: 59-67.
- Carvell, C., Roy, D. B., Smart, S. M., Pywell, R. F., Preston, C. D., Goulson, D. 2006. Declines in forage availability of bumblebees at a national scale. *Biological Conservation*, 132: 481-489.
- Darwin, C. R. 1862. On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects, and on the good effects of intercrossing. John Murray, London, Storbritannia.
- Darwin, C. R. 1876. The effects of cross and self fertilisation in the vegetable kingdom. John Murray, London, Storbritannia.
- Dramstad, W. E., Fry, G. L. A., Schaffer, M. J. 2003. Bumblebee foraging — is closer really better? *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 95: 349-357.
- Eckert, C. G., Kalisz, S., Geber, M. A., Sargent, R., Elle, E., Cheptou, P. -O., Goodwillie, C., Johnston, M. O., Kelly, J. K., Moeller, D. A., Porcher, E., Ree, R. H., Vallejo-Marin, M., Winn, A. A. 2010. Plant mating systems in a changing world. *Trends in Ecology and Evolution*, 25: 35-43.
- European Food Safety Authority. 2012. Statement on the findings in recent studies investigating sub-lethal effects in bees of some neonicotinoids in consideration of the uses currently authorised in Europe. *EFSA Journal*. 10(6):2752. doi:10.2903/j.efsa.2012.2752.
- Eggen, T., Odenmarck, S. R. 2012. Opptak og translokering av insektmidlet imidakloprid i kulturplanter - eksponering av bier. *Bioforsk Report Vol. 7, Nr. 169*.
- Franzén, M., Nilsson, S.G. 2008. How can we preserve and restore species richness of pollinating insects on agricultural land? *Ecography*, 31: 698-708.
- Fry, G., Ims, R. A., Lid, I. B. 1998. Naturen i et hav av åker. I: Framstad, E., Lid, I. B. (red.). *Jordbrukets kulturlandskap. Forvaltning av miljøverdier*. Universitetsforlaget, Oslo, 100-105 s.
- Fægri, K., van der Pijl, L. 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, London.
- Gallai, N., Salles, J.-M., Settele, J., Vaissière, B. E. 2009. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics*, 68: 810-821.
- Garcia-Camacho, R., Totland, Ø. 2009. Pollen limitation in the alpine: a meta-analysis. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. 41: 103-111.
- Garibaldi, L. A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M. A., Bommarco, R., Cunningham, S. A., Kremen, C., Carvalheiro, L. G., Harder, L. D., Afik, O., Bartomeus, I., Benjamin, F., Boreux, V., Cariveau, D., Chacoff, N. P., Dudenhöffer, J. H., Freitas, B. M., Ghazoul, J., Greenleaf, S., Hipólito, J., Holzschuh, A., Howlett, B., Isaacs, R., Javorek, S. K., Kennedy, C. M., Krewenka, K. M., Krishnan, S., Mandelik, Y., Mayfield, M. M., Motzke, I., Munyuli, T., Nault, B. A.,

- Otieno, M., Petersen, J., Pisanty, G., Potts, S. G., Rader, R., Ricketts, T. H., Rundlöf, M., Seymour, C. L., Schüepp, C., Szentgyörgyi, H., Taki, H., Tscharntke, T., Vergara, C. H., Viana, B. F., Wanger, T. C., Westphal, C., Williams, N., Klein, A. M. 2013. Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science*, 339: 1608-1611.
- Gederaas, L., Moen, T. L., Skjelseth, S., Larsen, L. -K. (red.) 2012. Fremmede arter i Norge – med norsk svarteliste 2012. Artsdatabanken, Trondheim.
- Ghazoul, J. 2005. Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis. *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 367-373.
- Gjershaug, J. O., Ødegaard, F. 2012. Vurdering av risiko for biologisk mangfold ved innførsel av mørk jordhumle *Bombus terrestris* til Norge. NINA Rapport, 895: 42 s.
- Hegland, S. J., Totland, Ø. 2007. Pollen limitation affects progeny vigour and subsequent recruitment in the insect-pollinated herb *Ranunculus acris*. *Oikos*, 116: 1204-1210.
- Hegland, S. J., Nielsen, A., Lazaro, A., Bjerknes, A. -L., Totland, Ø. 2009. How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecology Letters*, 12: 184-195.
- Hegland, S. J., Totland, Ø. 2012. Interactions for pollinator visitation and their consequences for reproduction in a plant community. *Acta Oecologica*, 43: 95-103.
- Henry, M., Beguin, M., Requier, F., Rollin, O., Odoux, J.-F., Aupine, I. P., Aptel, J., Tchamitchian, S., Decourtye, A. 2012. A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees. *Science*, 336: 348-350.
- Holtschuh, A., Dormann, C. F., Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I. 2011. Expansion of mass-flowering crops leads to transient pollinator dilution and reduced wild plant pollination. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*, 278: 3444-51.
- Hovd, H. 2006. Field margins in central Norway – creation, management and flora. Doktorgradsavhandling, UiB
- Jauker, F., Bondarenko, B., Becker, H. C., Steffan-Dewenter, I. 2012. Pollination efficiency of wild bees and hoverflies provided to oilseed rape. *Agricultural and Forest Entomology*, 14: 81-87.
- Kells, A. R., Holland, J. M., Goulson, D. 2001. The value of uncropped field margins for foraging bumblebees. *Journal of Insect Conservation*, 5: 283-291.
- Knight, T. M., Steets, J. A., Vamosi, J. C., Mazer, S. J., Burd, M., Campbell, D. R., Dudash, M. R., Johnston, M. O., Mitchell, R. J., Ashman, T. L. 2005. Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36: 467-497.
- Kohler, F., Verhulst, J., Van Klink, R., Kleijn, D. 2007. 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.
- Klein, A. -M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., Tscharntke, T. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*, 274: 303-313.
- Kuussaari, M., Heliölä, J., Luoto, M., Pöyry, J. 2007. Determinants of local species rich-

- ness of diurnal Lepidoptera in boreal agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 122: 366-376.
- Körner, K. 2003. *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems* (2. Utg.). Springer, Berlin, Tyskland.
- Kålås, J. A., Viken, Å., Henriksen, S., Skjelseth, S. (red.) 2010. Norsk rødliste for arter 2010. Artsdatabanken, Norge.
- Lazaro, 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.
- Lundemo, S., Totland, Ø. 2007. Within-population spatial variation in pollinator visitation rates, pollen limitation on seed set, and flower longevity in an alpine species. *Acta Oecologia*, 32: 262-268.
- Løken, A. 1949. Bumble bees in relation to *Aconitum septentrionale* in Central Norway (Øyer). *Nytt Magazin for Naturvidenskapene*, 87: 1-60.
- Løken, A. 1973. Studies on Scandinavian bumble bees (Hymenoptera, Apidae). *Norsk entomologisk tidsskrift*, 20: 1-218.
- Marshall, E. J., Moonen, A. 2002. Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 89: 5-21.
- Meekers, T., Hutchings, M. J., Honnay, O., Jacquemyn, H. 2012. Biological flora of the British Isles: *Gymnadenia conopsea* s.l., 162: 1269-1288.
- Millennium Ecosystem Assessment 2005 *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*, World Resources Institute. <http://www.millenniumassessment.org/documents/document.356.aspx.pdf>
- Nielsen, A. 2007. The spatio-temporal variation of the plant-pollinator system of a boreal forest landscape. Department of Ecology and Natural Resource Management, Norwegian University of Life Sciences, Ås.
- Nilsson, L. A. 1983. Mimesis of bellflower (*Campanula*) by the red helleborine orchid *Cephalanthera rubra*. *Nature*, 305, 799-800. s
- Norderhaug, A., Johansen, L. 2011. Kulturmark og boreal hei. – I: Lindgaard, A., Henriksen, S. (red.) Norsk rødliste for naturtyper 2011. Artsdatabanken, Trondheim.
- Öckinger, E., Smith, H. G. 2007. Semi-natural grasslands as population sources for pollinating insects in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 44: 50-59.
- Petanidou, T., Godfree, R. C., Song, D. S., Kantsa, A., Dupont, Y. L., Waser, N. M. 2012. Self-compatibility and plant invasiveness: Comparing species in native and invasive ranges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14: 3-12.
- Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., Kunin, W. E. 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution*, 25: 345-353.
- Persson, A., Smith, H. 2013. Seasonal persistence of bumblebee populations is affected by landscape context. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 165: 201-209.
- Pettersson, M. W., Cederberg, B., Nilsson, L. A. 2004. Grödor och vildbin i Sverige. Svenska Vildbiprojektet vid Artsdatabanken, SLU & Avdelningen för Växtekologi, Uppsala Universitet.

- Saville, N.M., Dramstad, W.E., Fry, G.L.A., Corbet, S.A. 1997. Bumblebee movement in a fragmented agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 61: 145-154.
- Richards, A. J. 1997. *Plant breeding systems* (2. Utg.). Chapman and Hall. London. Storbritannia.
- Rundlöf, M., Nilsson, H., Smith, H. G., 2008. Interacting effects of farming practice and landscape context on bumblebees. *Biological Conservation*, 141: 417-426.
- Sletvold, N., Ågren, J. 2010. Pollinator-mediated selection on floral display and spur length in the orchid *Gymnadenia conopsea*. *International Journal of Plant Sciences*, 171: 999-1009.
- Sletvold, N., Trunschke, J., Wimmergren, C., Ågren, J. 2012a. Separating selection by diurnal and nocturnal pollinators on floral display and spur length in *Gymnadenia conopsea*. *Ecology*, 93: 1880-1891.
- Sletvold, N., Grindeland, J. M., Zu, P., Ågren, J. 2012b. Strong inbreeding depression and local outbreeding depression in the rewarding orchid *Gymnadenia conopsea*. *Conservation Genetics*, 13: 1305-1315.
- Steffan-Dewenter, I., Tscharnkte, T. 2000. Resource overlap and possible competition between honey bees and wild bees in central Europe. *Oecologia*, 122: 288-296.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C., Tscharnkte, T. 2002. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology*, 83: 1421-1432.
- Steffan-Dewenter, I., Westphal, C. 2008. The interplay of pollinator diversity, pollination services and landscape change. *Journal of Applied Ecology*, 45: 737-741.
- Svensson, B., Lagerlöf, J., Svensson, B. G. 2000. Habitat preferences of nest-seeking bumble bees (Hymenoptera: Apidae) in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 77: 247-255.
- Sydenham, M. A. K. 2012. Living on the edge – the value of field edges as resource patches for solitary bees (Hymenoptera: Apiformes). Masteroppgave, Institutt for naturforvaltning, Universitetet for miljø- og biovitenskap.
- TEEB. 2010. *The Economics of Ecosystems and Biodiversity: Mainstreaming the Economics of Nature: A synthesis of the approach, conclusions and recommendations of TEEB*, UNEP. http://bit.ly/TEEB_synthesis
- Thijs, K. W., Brys, R., Verboven, H. A. F., Hermy, M. 2011. The influence of an invasive plant species on the pollination success and reproductive output of three riparian plant species. *Biological Invasions*, 14: 355-365.
- Totland, Ø. 1993. Pollination in alpine Norway: flowering phenology, insect visitors, and visitation rates in two plant communities. *Canadian Journal of Botany*, 71: 1072-1079.
- Totland, Ø. 2001. Environment-dependent pollen limitation and selection on floral traits in an alpine species. *Ecology*, 82: 2233-2244.
- Van Swaay, C. A. M., Van Strien, A. J., Harpke, A., Fontaine, B., Stefanescu, C., Roy, D., Maes, D., Kühn, E., Ōunap, E., Regan, E., Švitra, G., Heliölä, J., Settele, J., Pettersson, L.B., Botham, M., Musche, M., Titeux, N., Cornish, N., Leopold, P., Julliard, R.,

- Verovnik, R., Öberg, S., Popov, S., Collins, S., Goloshchapova, S., Roth, T., Brereton, T., Warren, M.S. 2012. The European butterfly indicator for grassland species 1990-2011. Report VS2012.019, De Vlinderstichting, Wageningen.
- Vandepitte, K., Roldán-Ruiz, I., Jacquemyn, H., Honnay, O. 2010. Extremely low genotypic diversity and sexual reproduction in isolated populations of the self-incompatible lily-of-the-valley (*Convallaria majalis*) and the role of the local forest environment. *Annals of Botany*, 105: 769-76.
- Vilà, M., Bartomeus, I., Dietzsch, A. C., Petanidou, T., Steffan-Dewenter, I., Stout, J. C., Tscheulin, T. 2009. Invasive plant integration into native plant-pollinator networks across Europe. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*, 276: 3887-3893.
- Vos, J. M., Keller, B., Isham, S. T., Kelso, S., Conti, E. 2012. Reproductive implications of herkogamy in homostylous primroses: variation during anthesis and reproductive assurance in alpine environments. *Functional Ecology*, 26: 854-865.
- Waser, N. M., Ollerton, J. (eds.) 2006. Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I., Tscharnkte, T., 2009. Mass flowering oilseed rape improves early colony growth but not sexual reproduction of bumblebees. *Journal of Applied Ecology*, 46: 187-193.
- Whitehorn, P. R., O'Connor, S., Wackers, F. L., Goulson, D. 2012. Neonicotinoid pesticide reduces bumble bee colony growth and queen production. *Science* 336: 351-352.
- Willmer, P. 2011. Pollination and floral ecology. Princeton University Press. Princeton. USA.
- Ødegaard, F. 2012. Faglig grunnlag for handlingsplan for rødknappsandbie *Andrena hattorfiana* og ildsandbie *Andrena marginata*. NINA Rapport 759. 59 s. Norsk institutt for naturforskning, Trondheim.
- Ødegaard, F., Sverdrup-Thygeson, A., Hansen, L.O., Hanssen, O., Öberg, S. 2009. Kartlegging av invertebrater i fem hotspot-habitattyper. Nye norske arter og rødlistearter 2004-2008. NINA Rapport 500, 102 s.
- Aarstad, P. A., Bjørlo, B. 2012. Bruk av plantevernmidler i jordbruket i 2011. Statistisk sentralbyrå.

Appendiks

Appendiks 1 Vitenskapelige og norske navn på plantearter i figur 1.

Appendiks 2 Oversikt over alle insektarter i figur 1. Nummer refererer til figuren.

Appendiks 1 Vitenskapelige og norske navn på plantearter i figur 1.**Vitenskapelig navn**

Melampyrum
Calluna vulgaris
Potentilla erecta
Chamaepericlymenum suecicum
Rubus idaeus
Rubus chamaemorus
Vaccinium vitis-idaea
Trientalis europaea
Solidago virgaurea
Maianthemum bifolium
Vaccinium myrtillus
Orthilia secunda
Chamerion angustifolium
Vaccinium uliginosum
Linnaea borealis
Galeopsis tetrahit

Norsk navn

marimjelle
røsslyng
tepperot
skrubbær
bringebær
molte
tyttebær
skogstjerne
gullris
maiblom
blåbær
nikkevintergrønn
geitrams
blokkebær
linnae
kvassdå

Appendiks 2 Oversikt over alle insektarter i figur 1. Nummer refererer til figuren.

Nr	Orden og art		
Coleoptera - biller			
1	<i>Chrysanthia viridissima</i>	45	Chironomidae
2	<i>Epuraea aestiva</i>	46	<i>Dasyrphus pinastri</i>
3	<i>Byturus tomentosus</i>	47	Dolichopodidae
4	<i>Dasytes niger</i>	48	<i>Fannia rondanii</i>
5	<i>Anoploclera sanguinolenta</i>	49	Lauxaniidae
7	<i>Chrysanthia geniculata</i>	50	<i>Melanostoma mellinum</i>
8	<i>Malthodes fuscus</i>	51	<i>Thricops</i> sp.
9	<i>Meligethes denticulatus</i>	52	<i>Hydrotaea militaris</i>
10	<i>Anaspis rufilabris</i>	53	Nematocera
11	<i>Anoploclera maculicornis</i>	54	<i>Phaonia hybrida</i>
12	<i>Anthaxia quadripunctata</i>	55	Phoridae
13	<i>Anthonomus rubi</i>	56	<i>Sepsis orthocnemis</i>
14	<i>Ligyrocoris silvestris</i>	57	<i>Sphaerophoria taeniata</i>
15	<i>Lythraia salicariae</i>	58	<i>Volucella bombylans</i>
16	<i>Meligethes aeneus</i>	59	Chamaemyiidae
17	<i>Rhagonycha atra</i>	60	<i>Cheilosia longula</i>
18	<i>Trichius fasciatus</i>	61	Chloropidae
Diptera - tovinger		62	<i>Chrysotoxum fasciolatum</i>
19	<i>Thricops cunctans</i>	63	<i>Fannia parva</i>
20	<i>Episyrphus balteatus</i>	64	<i>Fannia postica</i>
21	<i>Rhamphomyia umbripennis</i>	65	<i>Haematobosca stimulans</i>
22	<i>Thricops innocuus</i>	66	<i>Parasyrphus macularis</i>
23	<i>Thricops semicinctus</i>	67	<i>Parasyrphus vittiger</i>
24	Tachinidae	68	<i>Pipiza quadrimaculata</i>
25	Cecidomyiidae	69	<i>Pipiza</i> sp.
26	<i>Parasyrphus lineolus</i>	70	<i>Platycheirus</i> sp.
27	<i>Melanostoma scalare</i>	71	<i>Sericomyia lappona</i>
28	<i>Phaonia angelicae</i>	72	<i>Sphegina clunipes</i>
29	<i>Phaonia consobrina</i>	73	<i>Volucella pellucens</i>
30	Drosophilidae	74	<i>Acalyptrate</i>
31	<i>Syrphus ribesii</i>	75	<i>Alliopsis billbergi</i>
32	Ceratopogonidae	76	<i>Alliopsis silvestris</i>
33	<i>Rhamphomyia hybotina</i>	78	Anthomyiidae
34	Empididae	79	Bibionidae
35	<i>Syrphus torvus</i>	80	<i>Bicellaria</i> sp.
36	<i>Eupeodes corollae</i>	81	<i>Coenosia pulicaria</i>
37	<i>Melanostoma</i> sp.	82	<i>Dasyrphus tricinctus</i>
38	<i>Coenosia means</i>	83	<i>Didea alneti</i>
39	<i>Phaonia meigeni</i>	84	<i>Eristalis rupium</i>
40	<i>Sphaerophoria</i> sp.	85	<i>Eupeodes nielsenii</i>
41	<i>Chrysotoxum bicinctum</i>	86	<i>Fannia umbrosa</i>
42	<i>Platycheirus albimanus</i>	87	Heleomyzidae
43	<i>Sericomyia silentis</i>	88	<i>Helina ciliatocosta</i>
44	Simuliidae	89	<i>Heterostyloides pratensis</i>
		90	<i>Hilara interstincta</i>
		91	<i>Hydrophoria lancifer</i>
		92	<i>Hylemya nigrimana</i>
		93	<i>Hylemya vagans</i>
		94	<i>Lasiomma atricaudum</i>
		95	Muscidae
		96	<i>Paragus haemorrhous</i>
		97	<i>Parasyrphus</i> sp.
		98	<i>Phaonia alpicola</i>
		99	Piophilidae
		100	<i>Platycheirus holarcticus</i>
		101	<i>Rhingia campestris</i>
		102	<i>Sepsis punctum</i>
		103	<i>Sphaerophoria batava</i>
		104	<i>Sphaerophoria philantha</i>
		105	<i>Sphaerophoria virgata</i>
		106	<i>Syrphus vitripennis</i>
		Hemiptera - nebbmunner	
		6	<i>Auchenorrhyncha</i>
		107	Cicadidae
		108	<i>Lygus punctatus</i>
		109	Miridae
		Hymenoptera - vepser	
		110	<i>Bombus pratorum</i>
		111	<i>Bombus lucorum</i>
		112	<i>Bombus pascuorum</i>
		113	<i>Formica lemani</i>
		114	<i>Bombus hypnorum</i>
		115	<i>Apis mellifera</i>
		116	<i>Psithyrus norvegicus</i>
		117	<i>Myrmica ruginodis</i>
		118	<i>Andrena</i>
		119	<i>Bombus hortorum</i>
		120	<i>Bombus lapidarius</i>
		121	Chalcidoidea
		122	<i>Formica</i> cf. <i>polyctena</i>
		123	Braconidae
		124	<i>Leptothorax acervorum</i>
		125	Vespidae
		126	<i>Bombus jonellus</i>
		127	<i>Halictus</i>
		128	<i>Formica</i> cf. <i>aquilonia</i>
		129	<i>Formica</i> sp.
		130	Ichneumonidae
		131	<i>Psithyrus bohemicus</i>
		Lepidoptera - sommerfugler	
		132	Micropterigidae
		133	<i>Dyscia fagaria</i>
		134	<i>Erebia ligea</i>
		135	Geometridae
		136	Lichenidae
		137	Pyrilidae

Dette arbeidet oppsummerer kunnskapsstatus for insektpollinering i Norge. I rapporten forklares hva pollinering er og hvilken betydning pollinering har for planter og insekter. Videre behandles pollinering som økosystemtjeneste og hvilke konsekvenser menneskelig påvirkning har på dette komplekse samspillet. Rapporten identifiserer kunnskapshull om insektspollinering i Norge og kommer med forslag til tiltak som kan bøte på dette slik at kunnskapsgrunnlaget innen fagfeltet kan styrkes.



ARTSDATABANKEN

Utgitt av:

Artsdatabanken: 7491 Trondheim

Telefon: 73 59 21 45

E-post: postmottak@artsdatabanken.no

Web: www.artsdatabanken.no

ISBN 978-82-92838-34-1



9 788292 838341 >