

Litteraturstudie och behovsanalys om insektspollinering av frukt och bär

Josefin A. Madjidian

2012-03-31

Innehållsförteckning

Litteraturstudie.....	3
Inledning.....	3
Vikten av pollinerare för jordbruket och historiska förändringar i pollinerarförekomst.....	3
Möjliga anledningar till dalande pollinerarförekomst	4
Pollinering – en mutualism.....	5
Ett insektsperspektiv	5
Ett växtperspektiv.....	6
Pollinerare i Sverige.....	10
Äpplen, jordgubbar, och svarta vinbär i Sverige	11
Äpplen – <i>Malus domestica</i>	11
Jordgubbar – <i>Fragaria ananassa</i>	14
Svarta vinbär - <i>Ribes nigrum</i>	16
Behovsanalys	18
Förslag på möjliga forskningsfrågor inom pollinering.....	18
Förädling.....	19
Referenser	20

Litteraturstudie

Inledning

Globalt sett är 70-75 % av världens främsta grödor, både grönsaker, frukter och fröer, beroende av pollinering (Klein et al. 2007). Under de senaste åren har antalet och artrikedomen av pollinatörer minskat både internationellt och nationellt (t ex, Potts et al. 2010, Bommarco et al. 2011, Dupont et al. 2011), något som även Jordbruksverket har rapporterat om (JBV 2009). På det globala planet har en diskussion kring en pollineringskris förts som ofta visar på att antalet pollinerare minskar samtidigt som andelen pollinerade grödor ökar. Detta har varit en väckarklocka för forskare och myndigheter som har insett vikten av pollinerande insekter för både vilda och odlade växter. Trots att pollinering av grödor just nu internationellt är högt upp på forskaragendan har vikten av interaktionen mellan pollinerare och gröda för god skörd kommit i skymundan. Det kan bero på att man tidigare har tagit pollinering för given och inte betraktat interaktionen mellan pollinerare och gröda som ett potentiellt problem, utan pollinering har främst åtgärdats genom att ställa ut honungsbikupor. Denna rapport syftar till att peka på existerande kunskapsluckor om pollinering av tre ekonomiskt viktiga trädgårdsväxter i Sverige vilka gynnas av insektpollinering; äpplen, jordgubbar och svarta vinbär. Eftersom pollinering är en mutualistisk interaktion mellan växter och insekter, inkludera rapporten kunskap om själva interaktionen men också specifik kunskap om grödorna och pollinerarna i fråga. Sådan kunskap kan sedan användas för att förstå hur en god skörd och därmed ekonomi i frukt- och bärödlingen i Sverige kan behållas eller öka.

Rapporten består av två delar:

- en litteraturstudie där nyare försök med insektpollinering i frukt och bär sammanställs,
- en behovsanalys där viktiga brister i vår kunskap framförs samt förslag till forskningsfrågor ges.

Vikten av pollinerare för jordbruket och historiska förändringar i pollinerarförekomst

Alltsedan de odlade, domesticerade, honungsbina (*Apis mellifera*) råkat ut för diverse virusangrepp och svårförklarade vinterförluster (bl a Colony Collapse Disorder (CCD)), har internationella, regionala och nationella myndigheter och nätverk tillsatts (t ex Status and Trends of European Pollinators (STEP), International Pollinator Initiative och Global

Pollination Project) som verkar för att undersöka vikten av pollinerare för både vilda och odlade växter samt vad som krävs för att förhindra en potentiell global pollinationskris. Bland annat har forskare undersökt hur stor del av världens matproduktion som är beroende av pollinering (Klein et al. 2007), hur stor del av våra näringsämnen som kommer från mat som kräver pollinering (Eilers et al. 2011) och räknat på hur pollinering som ekosystemtjänst kan värdesättas i pengar (Gallai et al. 2009). Aizen & Harder (2009) menar att antalet pollinerare globalt faktiskt har ökat under de senaste decennierna, åtminstone antalet bikupor (45 %), men denna ökning beror på en konstant ökning av honungsproduktion i relation till människans befolkningstillväxt. Antalet bikupor följer därmed inte ökningen av proportionen jordbruksmark som är beroende av pollinering eftersom den under samma tid beräknas att ha ökat med 300 % (Aizen & Harder 2009). Utifrån detta är det därför viktigt att undersöka frågor som rör pollinering på ett mer lokalt plan.

Rapporter från Europa visar att tillgången på honungsbin har minskat rejält under de senaste decennierna; t ex har antalet bikolonier i Centraleuropa minskat med 25 % mellan 1985 och 2005 (Potts et al. 2010) och i England beräknas det tillgängliga bibeståndet klara av 34 % av pollineringsbehovet i landet, vilket är en drastisk skillnad mot 70 % under 1970-talet (Breeze et al. 2011). En intressant aspekt är att det trots en minskning i antal honungsbin har skett en skördeökning; det är alltså inte bara odlade bin som utför pollinering, utan även till en ganska stor del vilda insektpollinerare (Winfree et al. 2008, Breeze et al. 2011). Dessvärre visar forskning att även vilda pollinerare (humlor, solitära bin, blomflugor och fjärilar) är på nedgång i Europa (Berenbaum et al. 2006, Biesmeijer et al. 2006, Bommarco et al. 2011, Dupont et al. 2011, Ollerton et al. 2012). Därför är det även av stort intresse att förbättra omständigheterna för de vilda insekterna.

Möjliga anledningar till dalande pollinerarförekomst

Den nedåtgående trenden av både vilda och odlade pollinerare har föranlett en större mängd forskning för att förstå varför minskningen skett/sker. Den enskilt största anledningen till den förändrade strukturen i naturlig (vild) pollinerarförekomst tros vara intensifieringen av jordbruket som förändrat utformningen av landskapet så att det består av större odlade ytor och därmed finns mindre av det tidigare mosaikartade landskapet, med sin blandning av små åkrar, ängar, hagar och våtmarker kvar (t ex, Cousins 2001, Kremen et al. 2002, Robinson & Sutherland 2002, Öckinger & Smith 2006, Nilsson et al. 2008, Winfree et al. 2009). Ett enklare landskap har för pollinerarna inneburit att de förlorat födoalternativ och boplatser (Carvell et al. 2006). Samtidigt har användandet av konstgödsel och kemiska

bekämpningsmedel ökat, vilket också påverkat pollinerarna negativt (Rundlöf et al. 2008, Benton et al. 2003, Nilsson & Franzén 2009). Ytterligare faktorer är invasiva arter, patogener, tungmetaller och klimatförändringar (Traveset & Richardson 2006, Aizen et al. 2008a, Hegland et al. 2009, Potts et al. 2010, Morón et al. 2012). Som exempel kan nämnas att klimatförändring kan påverka pollineringskvaliteten genom att på olika sätt inverka på både växtens och pollinerarens fenologi så att dessa asynkroniseras, eller kortar blomningen och/eller pollinerarens aktiva tid (Bartomeus et al. 2011, Vaissière 2011). Dessutom har det nyligen visats att klimatet genom att påverka markkemin, och därmed växters innehåll, kan ha effekt på pollinerare (Hoover et al. 2012). Frågan är således enormt komplex och flera faktorer, som är svåra att reda ut, påverkar situationen (Potts et al. 2010). Därtill är det sannolikt att kombinationer av dessa faktorer ökar risken för huruvida pollinering störs eller förstörs (Tylianakis et al. 2008, Schweiger et al. 2010).

När det gäller tillståndet hos odlade bin råder bland forskare konsensus om att massdöd av bin i Europa och USA orsakas av en mångfald av olika faktorer, däribland skadegörare (t ex varroakvalster och associerade virus), bekämpningsmedel (t ex neonikotinoider och akarcidier, Krupke et al. 2012), klimatförändring och brist på genetisk variation (Tarpay 2002). Eftersom honungsbin har ett högt utvecklat kommunikationssystem kan även icke-dödliga förgiftningar få allvarliga konsekvenser för bisamhället (t ex, Vidau et al. 2011).

Pollinering – en mutualism

Interaktionen mellan pollineringskrävande växter och pollinerande insekter är mutualistisk, det vill säga båda är beroende av varandra; pollinerarna hämtar sina näringsämnen från blommor (nektar och pollen) medan växterna behöver vektorer som förmedlar pollen mellan blommor för fortplantning. Nyligen visade forskare att 308 006 (87,5 % av alla) angiospermer (gömfröiga blomväxter) är beroende av pollinerare för fortplantning (Ollerton et al. 2011).

Ett insektsperspektiv

Pollinerare använder växter som födoresurser, skydd och parningsplatser. Man kan säga att nektar, som till största del innehåller vatten och socker, är binas bränsle. Bina använder den insamlade nektarn (eller honungen) som en snabb omsättningsbar energikälla men också till uppvärmning av bisamhället. Bin samlar nektar under perioder med rik blomning och fint

väder och har förmågan att optimera insamlingen genom att prioritera de växter som per tidsenhet ger mest energi (JBV 2009).

Pollen innehåller proteiner, aminosyror, som krävs för att bygga upp kroppen och för att skapa nya bin. Bin har behov av en konstant reserv av pollen; om man experimentellt fördubblar mängden av larver i bisamhället reagerar bina genom att tredubbla insamlingen av pollen (Free 2003). När det gäller insamling av pollen har bina inga möjligheter att bedöma kvaliteten trots att det finns växter som har pollen med låg proteinhalt eller dålig proteinkvalitet, t ex korsört och stånds (*Senecio ssp*). Det är först när pollen omsätts i larver och i binas tarmsystem som näringsvärdet visar sig. Arbetsbin som har fått undermåligt pollen som yngel har kortare livslängd och deras immunförsvar kan försvagas så att de blir mer känsliga mot sjukdomar (Somerville 2001). Om bina insamlar stora mängder pollen av dålig kvalitet kan pollinerings effektiviteten påverkas negativt, även i efterföljande grödor. Däremot samlar bin oftast pollen från en stor mängd olika växter som innehåller ett stort antal olika aminosyror och vitaminer och får normalt inte problem. En grundlig undersökning av proteininnehållet i pollen från 60 olika växtarter (i Australien) visade en betydande variation i proteinhalten i pollenet från 15 % till över 35 % (Somerville 2001). Dock räcker det inte med en hög proteinhalt för att bedöma pollen då innehållet av essentiella aminosyror (som finns i pollenkornen) har stor betydelse för kvaliteten. Vikten av pollenkvalitet varierar med säsongen, t ex är det extra viktigt med bra pollen i slutet av sommaren då pollen som ska användas under övervintringen samlas in (Crailsheim 1999). Det kan vara värt att tänka på att växters pollenkvalitet ofta påverkas av växtens kvalitet, vilken avtar ned säsongen när mer resurser går till fröproduktion (t ex, Gudin et al. 1991).

Ett växtperspektiv

Pollinering är överföringen av pollen från ståndare till ett receptivt märke och är det nödvändiga första steget i de allra flesta blommande växters sexuella fortplantning (Ollerton et al. 2011). Pollinering kan ske antingen genom vindpollinering eller med hjälp av pollinatörer som vektorer. Vissa arter är självkorsande, d v s de är kapabla till självpollinering och behöver varken vind eller pollinere till hjälp, t ex vete (*Triticum aestivum*). I utkorsande arter som också är kapabla till självpollinering, arter med ett så kallat blandat parningssystem, fungerar ofta självbefruktningen som en säkerhet, i brist på korspollen (t ex, Goodwillie et al. 2005). För dessa arter kan för mycket självkorsning leda till inavelsdepression, där en ansamling av recessiva alleler bl a leder till fler sjukdomar och missbildningar i en population.

Pollineringsgrad kan mätas som antal kompatibla och livskraftiga pollenkorn som hamnar på ett märke under den period som märket är mottagligt. Från ett växtperspektiv finns det ett antal potentiella drivkrafter som hindrar optimal pollinering, t ex:

- brist på pollinere - leder till brist på pollen som överförs mellan blommor. I områden med få pollinere är det också troligt att pollinerna besöker många olika arter blommor, vilket i sin tur påverkar proportionen kompatibelt pollen som deponeras på ett märke.
- brist på *rätt* pollinere – blommorfologi i kombination med pollinerarstorlek påverkar starkt pollinationsframgången där perfekt matchning leder till optimal deponering av pollenkorn (Armbruster et al. 2009). Det finns också pollinerarter som fuskar genom att bita hål på blomman och suga nektar utan att nudda märket.
- minskad pollenproduktion och/eller dålig pollenkvalitet p g a genotypen och dess interaktion med näring, vattentillgång och andra miljöfaktorer.

Men vad är optimal pollinering? Från växtens perspektiv skulle optimal pollinering innebära optimal fitness, d v s fortplantningsresultat givet tillgängliga resurser över en växts liv (t ex, Holsinger 1996), medan det från odlarens perspektiv snarare handlar om skörd och ekonomi. Därför har det föreslagits att bristfällig pollinering hos grödor avser otillräcklig pollenmottagande som i sin tur begränsar skörden (Vaissière et al. 2011). Bristfällig pollinering kan i sin tur antingen bero på pollenkornens antal eller kvalitet, eller på när pollineringen sker. Eftersom pollinering påverkar skörden och dess komponenter, så som frukt- och frösättning, fruktkvalitet (t ex storlek, utseende, sockerhalt, smak och näringsvärde) och frökvalitet (t ex grobarhet och oljehalt) borde den egentligen ses som en produktionsfaktor för alla pollineringsberoende grödor (Vaissière et al. 2011). Pollineringsbegränsning, d v s när en växt inte får full frösättning/fruktsättning p g a otillräcklig pollinering, drabbar både vilda växter och grödor (Knight et al. 2005, Aizen & Harder 2007). Däremot kan det vara svårt att upptäcka om dålig frö/fruktsättning beror på just otillräcklig pollinering eller på någon annan faktor.

Vägen till befruktning

Blommans fortplantning beror av pollen (hanfunktionen) och pistillen (honfunktionen). När pollen väl har hamnat på ett märke väntar ett förlopp av interaktioner både mellan pollenkornen och mellan pollenkorn och pistillens olika delar (t ex, Hiscock 2011) innan befruktning kan ske. På märket börjar pollenkorn gro, för att sedan skjuta ut pollenslangar

som växer genom pistillen ända ner till fruktämnet. Under detta förlopp interagerar den hanliga och honliga funktionen, där pistillen spelar en viktig roll i att t ex kontrollera pollengroning på märket och guidning av pollenslangarna till fruktämnet och fröanlagen (Herrero & Hormaza 1996). Dessa processer är ofta starkt temperaturberoende. Hos persika har forskare t ex sett att ökande temperatur drastiskt minskar märkets mottaglighet (Hedhly et al. 2005).

Williams (1965) myntade termen den ”effektiva pollineringsperioden” (Effective Pollination Period, EPP), som är den tid då pollinering kan leda till befruktning, definieras av skillnaden mellan livslängden hos fröanlagen och tiden mellan pollinering och befruktning. Pollen som deponeras på märket före eller efter EPP är inte lika effektiva i befruktningen och därmed inte heller för frö- och/eller fruktproduktionen. Otillräckligt antal pollinerarbesök under EPP kan alltså resultera i en kvantitativt ofullständig pollinering. Längden på EPP har bl a undersökts hos diverse frukter och är väldigt variabel beroende på art, sort och miljöbetingelser, från 2 dagar till mer än 1 vecka (se Sanzol & Herrero 2001). Även inom en art skiljer sig längden på EPP alltså väldigt mycket åt. EPP är uppbyggd kring tre faser: märkets mottaglighet, pollenslangstillväxt och fröanlagens livslängd. Inom fruktodlingen kan EPP-konceptet användas till att förklara och lokalisera vilka faktorer under pollen-pistillinteraktionen som begränsar fruktproduktionen. Dessa faktorer är i sin tur mycket temperaturberoende, så att t ex hög temperatur ökar pollenslangarnas tillväxthastighet medan märkets mottaglighet avtar fortare (Sanzol & Herrero 2001).

Hos vilda växter finns en del litteratur som handlar om hur olika pollenmängder och blandningar påverkar frösättning när pollenkornen väl har hamnat på märket. Som tidigare beskrevs kan dålig pollinering leda till ofullständig frösättning p g a för lite pollen eller för att kvaliteten av pollenkornen som hamnat på märket är för dålig (Knight et al. 2005, Aizen & Harder 2007). En större mängd pollen, som kan erhållas med många pollinerarbesök, kan, förutom att potentiellt kunna befrukta alla fröanlag, även påverka hur många frön som faktiskt befruktas samt frönas kvalitet. Detta beror bl a på pollenkonkurrens, som sker så fort det finns fler pollen än fröanlag att befrukta (t ex Mulcahy 1979, Skogsmyr & Lankinen 2002). Pollen från flera blommor (olika genotyper) kan leda till fler frön per frukt (hos äpple, Kron & Husband 2006, hos vilda växter t ex Willson & Burley 1983, Lankinen & Madjidian 2011), men kan även verka negativt genom t ex ”sibling rivalry” (Ganeshaiha & Shaanker 1988). En nyhet är att forskare också sett att pollenkonkurrens kan vara dåligt om det sker under ”fel” mottaglighetsgrad hos märket (Lankinen & Kiboi 2007, Madjidian & Lankinen 2009). En alltför stor pollenmängd med inblandning av icke-kompatibelt pollen kan också

medföra negativa konsekvenser genom att täppa igen märket (Thompson 1989). Antalet och mångfalden av pollenkorn på ett märke kan således i högsta grad påverka frö- och fruktproduktionen och bör beaktas även hos grödor.

Olika pollinerare

Hos både växter och pollinerare finns specialister och generalister. De flesta grödor är generalister och kan pollineras av ett flertal insektsarter. Honungsbin är en generalist som länge har använts som pollinerare i fruktodlingar. De är effektiva pollinerare, eftersom deras samhällen är individrika, och som sagt besöker honungsbin de flesta blommande grödor (Free 1993). En annan positiv aspekt med honungsbin är att de är blomtrogna när det gäller polleninsamling, vilket borde öka deras effektivitet som pollinerare av grödor (Schwan & Martinovs 1954). Däremot finns det många skäl för lantbruket att inte förlita sig på ett fåtal arter för att täcka behovet av pollinering: vilda pollinerare i jordbrukslandskapet kan utföra viktiga pollineringsstjänster och utöver det verka som en försäkring mot risken att odlade honungsbin drabbas av pest eller andra sjukdomar (Blüthgen & Klein 2011, Rader et al. 2011). Vilda pollinerare kan också fungera som buffert mot variationer i förekomsten av honungsbin och i områden utan biodling (Kremen et al. 2002, Winfree et al. 2007). Oftast förekommer dock vilda pollinerare i för låga och variabla antal, vilket gör att de har svårt att täcka behovet av pollinering hos stora arealer av pollineringsberoende grödor.

Förutom att fungera som en försäkring kan det även vara så att vilda bin och humlor utför pollineringen av en viss gröda bättre (mer effektivt) än honungsbin. Detta beror på många komponenter varav två viktiga är besöksfrekvens (antal besökta blommor/tidsenhet) och pollinerings effektivitet (se Ne'eman et al. 2010). Dessa komponenter är oberoende av varandra så att en pollinerare som inte besöker en blomma så ofta istället kanske deponerar fler pollenkorn per besök på en bättre matchning mellan pollinerare och märke, eller tvärtom (Mayfield et al. 2001, Armbruster et al. 2009, Madjidian et al. 2009). Det finns studier som visar att ett flertal olika pollinerare mer troligt leder till god pollinering hos grödor då de kan ha olika egenskaper som kompletterar varandra (Klein et al. 2003, Dag et al. 2006, Höhn et al. 2008). En ny studie har också visat att en stabil pollineringsstjänst hos grödor minskar med avståndet från naturliga områden trots god tillgång på honungsbin (Garibaldi et al. 2011). Andra studier har visat att honungsbin är mindre bra på att pollinera vissa grödor än andra biarter (t ex hos äpple Vicens & Bosch 2000, Monzón et al. 2004, hallon Wilmer et al 1994, blåbär Javorek et al. 2002). Å andra sidan kan honungsbin kompensera i besöksfrekvens på deras antal (Rader et al. 2009).

Pollinerare i Sverige

Bin och humlor är i Sverige aktiva från vår till tidig höst där den aktiva perioden varierar mellan arter (Linkowski et al. 2004). Nyligen rapporterades det om minskande humlepopulationer i Sverige (Bommarco et al. 2011) såväl som i Danmark (Dupont et al. 2011), där det visats att de långtungade humlorna är de som minskar mest. En pollinerares tunglängd är en av flera egenskaper som påverkar matchningen mellan pollinerare och växt och därmed pollineringsgraden (Inouye 1980). Därför kan förändringen i humlediversitet få negativa konsekvenser på arter som pollineras bäst av långtungade humlor, så som rödklöver. För humlor är speciellt kritiska tidpunkter den period under våren då drottningen ska etablera och bygga upp ett nytt samhälle och den period då samhället är som störst (juli) och när nya drottningar kläcks (Goulson 2003, Risberg 2008). Det är viktigt att komma ihåg att för de vilda bina och humlorna är både tillgången på näringsväxter och tillgången på bo- och övervintringsplatser avgörande för deras överlevnad (Linkowski et al. 2004).

I Sverige vet man inte exakt hur många odlade bisamhällen som finns (mellan 100 000-150 000), dock har en ökning skett under de senaste tio åren (JBV 2007). Statistik från Biodlarnas riksförbund visar också att antalet biodlare ökat under de senare åren efter några negativa år (JBV 2011). Biodlingsföretagarna har på sin hemsida en lista över biodlare som hyr ut bisamhällen och det finns ca 4 000 samhällen totalt över hela Sverige. Detta räcker inte långt, om man har i åtanke att det behövs 17 800 – 61 500 samhällen för att tillfredsställa det rekommenderade antalet bon/ha för den areal jordgubbar, äpple och svarta vinbär som odlas i Sverige (Jensen 2008).

Bidödligheten i Sverige ligger i genomsnitt på cirka 12 % om man räknar på hur många bisamhällen som dör under vintern. Vintern 2009-2010 dog hela en fjärdedel av de invintrade bisamhällena (JBV 2009). Ett problem vad gäller odlade bin är den avelsmodell som används; drottningar odlas selektivt och sedan tillåts dessa drottningar para sig med drönare på parningsstationer, som sedan producerar fler drönare via ett litet antal nära besläktade systerdrottningar. Detta förlopp leder till en minskande genetisk variation inom både samhällen och populationer och med tiden får man bisamhällen med arbetsbin, som blir alltmer närbesläktade. Detta trots att forskningen visar att populationer med större genetisk variation har bättre immunförsvar och är mer vitala än samhällen med liten genetisk variation. Förutom att utgöra en källa för genetisk variation kan man från vilda honungsbin även avla in egenskaper hos tambin som kan komma att behövas i framtiden. Exempelvis har man funnit

vilda honungsbipopulationer som är resistenta mot *Varroa*-angrepp (Le Conte et al. 2007, Seeley 2007), en egenskap som på sikt kan visa sig vara ovärderlig för biaveln.

Äpplen, jordgubbar, och svarta vinbär i Sverige

Äpplen, jordgubbar och svarta vinbär är ekonomiskt viktiga grödor i Sverige vilka till olika stor del är beroende av insektpollinering. Litteraturen angående pollinering av dessa grödor i Sverige och Norden är begränsad och behandlar främst sjukdomar och förädling. Trenden är densamma globalt sett; den största mängden litteratur om pollinering i grödor skrevs innan 2000-talet. En förklaring kan vara att brister i kvantitet och kvalitet på grund av pollinering är svåra att uppmärksamma och kan ske gradvis (Aizen et al. 2008b, Vaissière et al. 2011) och att det är relativt nytt med att se pollinering som en viktig del av grödors kvantitet och kvalitet. Detta glapp i information kan också bero på att man inte ansett att insektpollinering kan bli ett problem och att det finns en mängd andra faktorer som har en tydligare negativ effekt på skörden. Det är inte omöjligt att otillräcklig pollinering tillsammans med andra negativa effekter kan verka synergistiskt.

I Sverige finns odlingar av grödor som behöver insektpollinering eller som gynnas av insektpollinering främst i ”slättbygds länen” Skåne, Östergötland och Västra Götaland. Det är också i dessa områden som landskapet har förändrats mest och påverkan på växter och djur varit störst.

Äpplen – *Malus domestica*

Den kommersiella äppleodlingen i Sverige är koncentrerad till de södra delarna av landet, speciellt till Skåne, Österlen. I Sverige har forskningen kring pollinering av äpplen främst kretsats kring kompatibilitet mellan olika sorter (Balsgård). Det finns också en hel del forskning inom växtskyddsbiologi (äpplevecklaren) (se t ex Sjöberg & Hillbur 2010) och fruktodlingens skötsel (se t ex Tahir et al. 2008). Nedan beskriver jag äpplets biologi och refererar till internationell forskning som skulle kunna ha i åtanke vid utformning av svensk pollineringsforskning.

Äpplet är en hermafrodit, d v s har både honligt och hanligt kön i varje blomma, men är inte självfertil, d v s kan inte befruktas med självpollen. Äpplepollen är tungt och kan inte färdas så långt med vinden som pollen hos andra trädarter (Ferree & Warrington 2003). Dessutom behövs pollenkornen i princip borstas på märket för att fastna tillräckligt och börja gro

(Stephen i Ferree & Warrington 2003). Det krävs alltså pollinerare för pollinering av äpplen, vilket har varit känt sedan slutet av 1800-talet. I en rysk studie från 1976 (Ponomareva i Ferree & Warrington 2003) visades det att ca 10 bin/1 000 blommor jämfört med 1 bi ökade vikten frukt/träd med 30 %, eller ca 50 kg. I Sverige och Danmark anses honungsbin ansvara för ca 70 % av äppleskörden (Hansen et al. 2006, Jensen 2008).

Alla äpplesorter är mer eller mindre oförmögna till fruktsättning med pollen från den egna sorten och behöver korspollineras med annan sort (t ex paradisäpple, se Tabell 1), något som görs bäst med pollinatörer (McGregor 1976, Free 1993). Dock är det så att äpplesorter är olika bra på att korsa andra sorter; den ena sorten kan till exempel tjäna på korspollineringen medan den andra inte kommer att befruktas. Sorterna kan också vara olika honfertila och det har till exempel visats att Cox Orange Pippin har en inneboende dålig fertilitet och därmed är speciellt känslig för dåligt väder vid blomning. En förutsättning för en riklig äppleskörd är därför att rätt sorter, som dessutom måste ha synkron blomning, kombineras. Det kan också vara värt att ha i åtanke att man genom att öka diversiteten i antal kompatibla pollenkorn på ett märke kan erhålla fler frön och minska aborteringsgraden (aborterade fröanlag), och att pollenkorns framgång kan bero på vilka andra genotyper som finns på märket (Kron & Husband 2006).

Äppleblomman har fem pistiller som växer ihop och leder till fruktämnet. Fruktämnet består av fem kamrar, som var och en innehåller två fröanlag, vilket innebär att 10 frön kan bildas. Varje fröanlag behöver inte befruktas för fruktutveckling, men ju fler som befruktats desto större är chansen att frukten kommer att vara bättre på att konkurrera om resurser (näring och vatten) från trädet och sitta kvar på grenen tills det är moget. Vanligtvis är också befruktningsgraden (antal frön) kopplat till äpplets storlek med tumregeln ju fler frön desto större äpple. Förutom minskad fruktsättning kan dålig pollinering ge upphov till felformade frukter, då frukten inte sväller upp kring obefruktade fröanlag. Fruktens storlek och utseende beror därför inte på pollenkornets kvalitet, utan pollenkornet stimulerar bildningen av ett frö, vilket i sin tur producerar ett ämne, auxin, som stimulerar intillsittande fruktkött att utvecklas. Pollenkornets kvalitet kan däremot påverka avkomman som utvecklas från fröet.

Hos äpplen verkar det som att blommans märke är mottagligt för pollen så fort som blomman öppnats (Free 1993). Å andra sidan har det också visats att handpollinering fungerar bäst 3 och 4 dagar efter blommans öppnande, vilket förklarades med märkets fördröjda mottaglighet och stöd till pollengröning och pollenslangstillväxt (Williams et al. 1984). EPP (Effective pollination period) hos äpplen varierar stort beroende på sort och kan

vara från 1 till 9 dagar (i de 13 sorter som undersöktes, England) (Williams 1965, 1966). Pollenslangstillväxten har också undersökts vid olika temperaturförhållanden, där det visats att en optimal temperatur för pollenslangsgroning och befruktning ligger runt 18 och 27 C° och att tillväxten är begränsad eller stoppas vid temperaturer lägre än 16 C° (Free 1993). Till exempel tar det två dagar för pollenslangarna att nå fruktämnet om dagsmedeltemperaturen är 15 C° jämfört med fyra dagar vid 13 C° och åtta dagar vid 9 C° (Ferree & Warrington 2003). Man har inte undersökt EPP och pollenslangstillväxten beroende på temperatur hos sorter som odlas i Sverige och inte under svenska väderförhållanden. Med tanke på att äppleträd i Sverige blommar relativt tidigt under säsongen, händer det ofta att blomningen påverkas av dåliga väderförhållanden. Kalla och regniga dagar håller pollinerare borta och kan alltså dessutom påverka befruktningsprocessen som redan startat i en pistill. Det kan således vara av stor vikt att även undersöka olika äpplesorters EPP och pollenslangstillväxt, förutom att undersöka sortkompatibilitet (Petropoulou & Alston 1998). En annan faktor som borde undersökas närmre är pollenansamlingens diversitet och pollenkonkurrensens roll i frö- och fruktproduktionen. Antalet olika genotyper pollen på märket har bl a visat påverka fröproduktionen (Kron & Husband 2006).

Äppleblommor ger både nektar och pollen och är attraktiva för bin och blomningen sammanfaller med flygtiden hos många vildbiarter. Äpplets huvudsakliga pollinerare i Sverige är odlade honungsbin och humlor men andra pollinerande insekter besöker också äppleblomman: sandbin, bandbin, smalbin, blodbin, murarbin, pälsbin och vilda humledrottningar (Pettersson et al. 2004). Forskare har föreslagit att honungsbin i själva verket är mycket ineffektiva pollinerare av vissa äpplesorter då de inte kommer i kontakt med märket när de besöker en blomma (Vicenz & Bosch 2000, Thomson & Goodell 2001). Hos äpplesorten Delicious deponerade vildbiet *Osmia cornuta* fem gånger så många pollenkorn som ett nektarsamlade honungsbi (Vicenz & Bosch 2000). Honungsbin arbetar ibland från sidan, "sideworking", istället för ovanifrån, vilket leder till en sämre kontakt med märket och därmed lägre chans för pollinering (Benedik & Nyéki 1996, Thomson & Goodall 2001). Sådant beteende påverkar olika äpplesorter mer eller mindre, beroende på blommans uppbyggnad. Det finns inga rapporter om pollinerares besökstyp hos svenska äpplesorter. Det har också visats att trots att honungsbin och humlor för bort samma mängd pollen från en blomma så deponerar humlor mer pollen på ett märke jämfört med honungsbin (Thomson & Goodell 2001). Däremot menar samma forskare att denna försämring i pollendeponering inte är så pass viktig att odlare behöver byta ut honungsbin mot humlor (honungsbin deponerade

100 pollenkorn per besök), men de förespråkar att odlare sköter odlingen så att den främjar vilda bin (se förslag i JBV 2009, Rundlöf & Smith 2011).

Jordgubbar – *Fragaria ananassa*

I Sverige är jordgubbsodlingen av stor ekonomisk betydelse trots att den endast upptar en relativt liten åkerareal (ca 2 000 ha), vilken är koncentrerad till södra Sverige (Skåne, Kalmar och Blekinge län) (JBV 2009, SCB 2009). På senare år har avkastningen stigit (11 700 ton) trots minskad yta och samtidigt har antalet företag tenderat att minska, vilket innebär att odlingarna brukas av ett relativt litet antal odlare som var och en hanterar stora arealer (SCB 2009, JBV 2011).

Jordgubben (*Fragaria ananassa*) är en självfertil hermafrodit, men märket är mottagligt för pollen innan pollen i samma blomma finns tillgängligt, vilket gör att korspollinering gynnas. Jordgubben är en sammansatt skenfrukt (uppsvälld blombotten) där dess form bestäms av antalet utvecklade nötter, som är jordgubbens egentliga frukter (Free 1993). För att blombotten ska svälla måste först fröanlaget befruktas så att nöten kan utsöndra tillväxthormonet auxin (Chagnon et al. 1989, Free 1993).

Hos jordgubben leder dålig pollinering till missbildade bär och det anses att jordgubbsplantan måste besökas 11–20 gånger av en pollinatör för att utvecklas optimalt (Free 1993). Varje fröanlag i blomman (max ca 350) måste befruktas om jordgubben skall nå optimal storlek och form. Honungsbina är normalt de viktigaste pollinerarna där en rad vetenskapliga undersökningar visat skördeökningar på 18–100 %, en minskning av antalet missbildade bär på 9–41 % samt en ökning av andelen större bär på 7–16 % vid pollinering med honungsbina (Free 1983). I Sverige anses honungsbina bidra med 10–30 % av pollineringen och i Danmark med 20 % till skörden (Hansen et al. 2006, Jensen 2008). Att pollinerarna inte har större betydelse beror på att jordgubbspollen kan spridas med vinden, vilket gör att blommor även kan vindpollineras. En gammal studie från 1968, utförd i ett växthus, visade dock att fruktsättningen hos plantor utsatta för vind blev 77 % och 97 % för de som handpollinerats i en bur utan vind (Allen & Gaade i McGregor 1976).

Självpollinering hos jordgubbar sker genom att pollenkornen i en pollensäck sprids när säcken öppnas, så att en hel del av pistillerna får pollen på sig, främst de på sidorna. Ett bär vars märken endast pollineras med självpollen är därför väldigt spetsiga, där toppen består av obefruktade märken (Vaissière et al. 2011). Otillräcklig pollinering som inkluderar

både själv- och vindpollinering resulterar i mer oregelbundna bär med t ex inbuktningar (Vaissière et al. 2011). Insektspollinering spelar därför en stor roll i produktionen av maximal fruktsättning och för att minska deformerarna (Free 1968, Goodman & Oldroyd 1988, Chagnon et al. 1989). Det är också möjligt att längden på ståndarna påverkar förtjänsten av insektspollinering, där blommor med korta ståndare är de som tjänar mest på att besökas av pollinerare (längden varierar mellan 2,5 och 5,2 mm i Connor & Martin i McGregor 1976). Det har också visats att olika stora bin pollinerar olika pistiller på blomman och på så sätt kompletterar varandra; normalstora bin, som honungsbiet, pollinerar märkena i mitten, och mindre bin, pollinerar de längs med sidorna (Chagnon et al. 1993). Varje bärs storlekspotential beror också på i vilken ordning blomman sitter på grenen (McGregor 1976). Den första blomman har flest märken som behöver pollineras, ca 350, medan den andra har ca 260 och den tredje ca 180, där antalet märken ger bärets relativa storlek (McGregor 1976). I en studie fann man att, utan tillgång på pollinerare, hade förstablommorna lägre pollineringsgrad än nummer två och tre (Chagnon 1989). För att få stora, välformade första bär kan det därför vara viktigt att tillhandahålla pollinerare direkt vid blomstart.

Enligt en annan gammal studie (Moore i McGregor 1976) är jordgubbsblomman mottaglig för pollen i ca sju dagar och antalet befruktningar avtar hos blommor som pollineras sent. Eftersom blomman tenderar att vissna redan efter två dagar, verkar det som att pollineringen lyckas bäst under de allra första dagarna blomman är öppen och att befruktningsprocessen är relativt snabb (Conner i McGregor 1976). Bärstorleken kan också påverkas av i vilket stadium pistillerna är när de pollineras; i en äldre studie visades att pistiller som befruktades när de var som mest mottagliga producerade bär som var 13-58 % tyngre än de som pollinerades innan eller efter den perioden (Skrebtsova i McGregor 1976). Även hos jordgubbar är det troligt att temperaturen vid pollinering spelar en stor roll för befruktningen och frö/fruktproduktionen (Risser 1997, Ledesma & Sugiyama 2005). T ex begränsades pollenproduktionen vid temperatur mellan 14 och 5 C° i en studie och under 16 C° påverkade pollengröningen på märket negativt (Risser 1997).

Jordgubbsblomman producerar både pollen och nektar men inte tillräckligt för att alltid attrahera tambin och humlor, speciellt inte om andra växter finns att tillgå. Tillgången på små solitära bin ur släktena sandbin (*Andrena*), smalbin (*Halictus*), bandbin (*Lasioglossum*), gökbin (*Nomada*) och flugor är därför av stor betydelse för fruktsättningen och dess kvalitet (Pettersson et al. 2004). Odlare kan alltså ha svårt att behålla honungsbin på jordgubbsfälten, vilket har gjort att det behövs många bibon per hektar. Genom att "mätta"

området med pollinerare kan man minska konkurrensen från andra pollen -och nektarresurser i närheten av odlingen (McGregor 1976). En intressant aspekt är att olika jordgubbssorter producerar olika mycket nektar. I en indisk studie som undersökte olika jordgubbssorters nektarstatus och bl a honungsbins attraktion till blommorna, kunde forskarna visa att antalet blombesök korrelerade med nektarens energiinnehåll så att sorter med högre kaloribelöning attraherade bina mest (Arbol 1992).

Enligt Svenskt sigill odlas 12 olika jordgubbssorter i Sverige men det finns inte mycket information om varken självbefruktningspotential eller huruvida självbefruktning eller korsbefruktning spelar olika stor roll för bärproduktionen. Precis som hos äpplet finns det inga pollineringsstudier som utförts under svenska väder- och miljöförhållanden och inte heller på alla de sorter som odlas i Sverige. Undantaget är en ny och mycket intressant svensk studie som jämför pollineringsframgång hos jordgubbar, omgivna av antingen ett konventionellt eller ekologiskt lantbruk. Studien visade att pollineringspotentialen hos bär i de ekologiska lantbruken var högre eftersom de bären hade färre deformationer och högre proportion fullständigt pollinerade bär (Andersson et al. 2012). Resultaten pekar mot att förekomsten av vilda pollinerare spelar en roll för skillnaden, dock kan andra faktorer som skiljer ekologiska och konventionella lantbruk inte uteslutas. Trots att de flesta studier som rapporterats om ovan är väldigt gamla, visar de att olika jordgubbssorter kan var mycket olika, vilket innebär att det finns mycket information att inhämta i Sverige för moderna sorter.

Svarta vinbär - *Ribes nigrum*

I Sverige har arealen av svarta vinbär (*Ribes nigrum*) minskat under de senaste åren, mycket beroende på en växande konkurrerande marknad i Polen. Svenska odlare har börjat nischa sig med ekologisk odling av bären för att svenska konsumenter ska välja svenskodlade vinbär (Rumpunen 2011). Odlarna jobbar mot mervärden som bättre för miljön (utan bekämpningsmedel), bättre för konsumenten (högre kvalitet och näringsinnehåll) och bättre för livsmedelsindustrin (t ex högt innehåll av juice, färg och bioaktiva ämnen) (Rumpunen 2011).

Svarta vinbär är tvåkönad och självfertil, men behöver insektsmedierad pollinering bl a på grund av den ringa pollenmängden och pollenkornens starka vidhäftning vid ståndarna. Humlor och solitärbin kan tillfredställa pollineringsbehovet i mindre odlingar om övervintringen respektive kläckningen av bin varit god. I en dansk undersökning ansåg man

att honungsbina ansvarade för 60 % av skörden i svarta vinbär (Hansen et al. 2006) och i en svensk skrift anses pollinerare (både bin och humlor) bidra till 60 % av skörden (Jensen 2008). Förutom odlade honungsbinn besöker sandbin, humlor och snylthumlor svarta vinbärsblommor (Pettersson et al. 2004).

Polska forskare har undersökt självbefruktningsgraden hos flera vinbärssorter och skillnaden mellan självpollinering och korspollinering för fruktproduktionen. Först och främst visade det sig att de åtta olika sorterna hade väldigt olika självbefruktningsgrad, där bl a skillnad i avstånd mellan märke och pollen, olika pollenkvalitet och olika känslighet för temperatur vid befruktning påverkade skillnaden i fruktproduktionen (se referenser i Denisow 2003). Man fann också att korspollinering resulterade i flest bär. Bär som insektpollinerats med eget pollen satte också fler frukter än de som självpollinerades utan hjälp av pollinerare (Denisow 2003). Men i de mest självbefruktande sorterna (som Öjebyn, som också odlas i Sverige) var skillnaden mellan korspollinering och självpollinering inte så stor (Denisow 2003). I en annan studie fann Denisow att antalet pollenkorn som deponerats på ett märke som insektpollinerats är tre gånger så stort som hos självpollinerade blommor. Korspollinerade bär var också tyngre än självpollinerade. I sina studier använde Denisow honungsbinn och undersökte således inte skillnaden i pollinering mellan olika pollinerare. I en ny engelsk studie visade däremot forskare att vilda bin och humlor, jämfört med honungsbinn, var nyckeln till hög produktion och större och likstora bär (sorterna Ben Gairn och Ben Hope), en effekt som märktes ännu tydligare vid sämre väderförhållanden (Fountain 2012). I samma studie fann man också att öppenpollinerade buskar fick 40 % sämre skörd jämfört med de som hade tillgång till humlebon (Fountain 2012).

Forskningen kring pollinering av vinbär är mycket begränsad, och den som finns kommer främst från Polen, d v s den största producenten av svarta vinbär. I en framväxande ekologisk produktion av svarta vinbär i Sverige, kan det t ex vara intressant att följa vilda bins roll i pollineringen med tiden, då ekologisk produktion troligtvis gynnar bestånd av vilda bin (Andersson 2012). Bärens nektar- och polleninnehåll, och därmed attraktion av olika pollinerare, är i Sverige okänd, liksom hur olika sorter påverkas av temperatur vid pollinering/befruktning.

Behovsanalys

Det är mycket tydligt att pollineringsroll till produktion hos grödor är dåligt utforskad, speciellt i Sverige, men även internationellt sett. De tre frukterna och bären som denna rapport fokuserat på är i sig väldigt olika, både vad gäller parningssystem (själv och/eller utkorsande) och vad gäller deras beroende av pollinerande insekter. En intressant aspekt är att sorterna inom en art verkar skilja sig väldigt mycket åt på diverse sätt, en ovärderlig kunskap som kan hjälpa en odlare att välja rätt sort kan tyckas, men som idag inte finns att tillgå. Det finns därmed en hel del artspecifika frågor att undersöka.

Förslag på möjliga forskningsfrågor inom pollinering

- Vilka faktorer bidrar till dålig eller god pollinering, sett ur frukt/bärkvalitetsperspektiv?

I arter som kan självkorsa, t ex jordgubbar och svarta vinbär, är det av intresse att undersöka hur fruktproduktionen påverkas av att pollinering skett med själv, utkors eller en blandning av pollen. Man behöver också undersöka hur detta skiljer sig mellan olika sorter inom samma art. Hos äpplen, som behöver korspollinering, bör man snarare undersöka hur blandningar av olika, kompatibla, pollensorter påverkar frösättningen. En annan viktig faktor som bidrar till pollineringsresultatet är naturligtvis pollinerarna. Vilken eller vilka pollinerare ger bäst resultat? Vad är det som skiljer olika pollinerarter åt, d v s är det besöksfrekvensen, antal kompatibla pollenkorn som deponeras per märke, eller att pollineraren är rätt placerad på blomman?

- Hur kan pollineringen effektiviseras?

När man undersökt vilka pollinerare som bidrar mest till god pollinering bör man gå vidare med att utreda hur man kan främja just den/de arterna, t ex genom att utforma stödplanteringar av blommande växter eller tillhandahålla boplatser. För att attrahera pollinerarna till grödan i fråga kan man undersöka olika sorters nektar- och pollenproduktionen, även hur den förändras under säsongen. En annan viktig faktor som kan påverka pollinerings effektivitetsgrad är blommans morfologi, t ex storleken på ytan med pistiller, blommans djup, eller längden på pistillerna beroende på placering på blomman. Återigen är det av vikt att undersöka sorternas olikheter.

- Vilken roll har pistill- och pollenegenskaper för frö och fruktsättning?

Trots att EPP (Effective Pollination Period) kan användas till att förklara och lokalisera vilka faktorer under pollen-pistillinteraktionen som begränsar frö- och/eller fruktproduktion finns ingen sådan information. Hos både äpplen, jordgubbar och svarta vinbär är information om

längden på märkets mottaglighet, pollenslangstillväxthastighet och fröanlagens livslängd därför behövlig. Eftersom dessa processer är temperaturberoende är det vidare av intresse att veta hur detta beroende ser ut, samt om de olika sorterna är mer eller mindre känsliga för låg temperatur vid pollinering. En annan outforskad fråga är hur bekämpningsmedel påverkar befruktningsprocessen, t ex pollenkornets och pistillens egenskaper, eller om de påverkar blommans nektar/pollenproduktion? Ytterligare faktorer som borde undersökas närmre är hur pollenansamlingens mängd och diversitet (pollenkonkurrensen) påverkar frö- och fruktproduktionen.

Förädling

Både inom bi- och fruktodlingen finns det möjligheter till förädling. Att förädla fram honungsbin av olika storlek kan påverka pollineringsgraden, då det är mer troligt att de olika storlekarna kompletterar vilka delar av en blomma som pollineras. När det gäller växterna finns det många potentiella förädlingsalternativ; förädlingsindustrin har än så länge inte beaktat egenskaper som t ex attraherar pollinerare (Rundlöf & Smith 2011). T ex kan man ta fram sorter som attraherar pollinerare mer, så som sådana med mer nektar och högkvalitativt pollen, och därmed ökar besöksfrekvensen per blomma. Andra alternativ är att hos självkorsande arter fokusera på än högre självbefruktningsgrad så att beroendet av pollinerare minskar eller att utveckla sorter som inte är så temperaturberoende, eller åtminstone klarar av att befruktas under lägre temperaturer. Ytterligare ett alternativ är att ta hänsyn till hur blommans könsorgan sitter så att matchningen med t ex ett honungsbi blir bättre. Dock måste all förädling ske utan att göra avkall på fruktkvaliteten, d v s utifrån konsumentens perspektiv (Vaissière et al. 2011).

Referenser

- Aizen, M.A. & Harder, L. 2007. Expanding the limits of the pollen-limitation concept: effects of pollen quantity and quality. *Ecology* 88: 271-281.
- Aizen, M.A., Morales, C.L. & Morales, J.M. 2008a. Invasive mutualists erode native pollination webs. *PLoS Biology* 6(2):e31.
- Aizen, M.A., Garibaldi, L.A., Cunningham, S.A. & Klein, A.M. 2008b. Long-term global trends in crop yield and production reveal no current pollination shortage but increasing pollinator dependency. *Current Biology* 18: 1572-1575.
- Aizen, M.A. & Harder, L. 2009. Global stock of domesticated honey bees is growing slower than agricultural demand for pollination. *Current Biology* doi:10.1016/j.cub.2009.03.071.
- Albano, S., Salvado, E., Duarte, S., Mexia, A. & Borges, P.A.V. 2009. Floral visitors, their frequency, activity rate and Index of Visitation Rate in the strawberry fields of Ribatejo, Portugal: selection of potential pollinators. Part 1. *Advances in Horticultural Science* 23: 238–245.
- Andersson, G.K.S., Rundlöf, M. & Smith, H.G. 2012. Organic farming improves pollination success in strawberries. *PLoS ONE* 7(2): e31599.
- Arbol, D.P. 1992. Energetics of nectar production in some strawberry cultivars as a predictor of floral choice by honeybees. *Journal of Bioscience* 1: 41–44.
- Armbruster, W.S., Hansen, T.F., Pélabon, C., Pérez-Barrales, R. & Maad, J. 2009. The adaptive accuracy of flowers: management and microevolutionary patterns. *Annals of Botany* 103: 1529-1545.
- Bartomeus, I., Ascher, J.S., Wagner, D., Danforth, B.N., Colla, S., Kornbluth, S. & Winfree, R. 2011. Climate-associated phenological advances in bee pollinators and bee-pollinated plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* 108: 20645-2649.
- Benton, T.G., Vickery, J.A. & Wilson, J.D. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology and Evolution* 18: 182-188.
- Berenbaum, M. et al. 2006. Status of pollinators in North America. Report in Brief, National Academy of Sciences, USA.
- 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.

Blüthgen, N. & Klein, A-M. 2011. Functional complementarity and specialisation: the role of biodiversity in plant-pollinator interactions. *Basic and Applied Ecology* 4: 282-291.

Bommarco, R., Lundin, O., Smith, H.G. & Rundlöf, M. 2011. Drastic historic shifts in bumble-bee community composition in Sweden. *Proceedings of the Royal Society London B*. doi:10.1098/rspb.2011.0647.

Breeze, T.D., Bailey, A.P., Balcombe, K.G. & Potts, S.G. 2011. Pollination services in the UK: How important are honeybees? *Agriculture, Ecosystems and Environment* 142: 137-143.

Carvell, C., Roy, D.B., Smart, S.M., Pywell, R.F., Preston, C.D. & Goulson, D. 2006. Declines in forage availability for bumblebees at a national scale. *Biological Conservation*, 132:481–489.

Chagnon, M., Gingras, J. & de Oliveira, D. 1989. Effect of honey bee (Hymenoptera: Apidae) visits on the pollination rate of strawberries. *Journal of Economic Entomology* 5: 1350-1353.

Chagnon, M., Gingras, J. & de Oliveira, D. 1993. Complementary aspects of strawberry pollination by honey and indigenous bees (Hymenoptera). *Journal of Economic Entomology* 2: 416-420.

Cousins, S.A. 2001. Analysis of land-cover transitions based on 17th and 18th century cadastral maps and aerial photographs. *Landscape Ecology* 16: 41–54.

Core, A., Runckel, C., Ivers, J., Quock, C., Siapno, T., DeNault, S., Brown, B., DeRisi, J., Smith, C.D. & Hafernik, J. 2012. A new threat to honey bees, the parasitic phorid fly *apocephalus borealis*. *PLoS ONE* 7(1): e29639.

Crailsheim, K. 2009. The protein balance of the honey bee worker. *Apidologie* 21: 417-429.

Denisow, B. The variability of yield structure of black currant cultivars (*Ribes nigrum*) in different pollination conditions. Standing Commission of Pollination and Bee Flora.

Denisow, B. 2003. Self-pollination and self-fertility in eight cultivars of black currant (*Ribes nigrum*). *Acta Biologica Cracoviensia* 1: 111-114.

Dupont, Y.L., Damgaard, C. & Simonsen, V. 2011. Quantitative historical change in bumblebee (*Bombus* spp.) assemblages of red clover fields. *PLoS One* 6: e25172. .

- Eilers, E.J., Kremen, C., Smith Greenleaf, S., Garber, A.K. & Klein, A-M. 2011. Contribution of pollinator-mediated crops to nutrients in the human food supply. PLoS ONE 6(6): e21363.
- Ferree, D.C. & Warrington, I. (editors). 2003. Apples: Botany, Production and Uses. CABI Publishing, Cambridge, MA, USA.
- Fountain, M. 2012. HortLINK, Developing biocontrol methods and their integration in sustainable pest and disease management in blackcurrant production. Project number: HL01105. England.
- Free, J.B. 1968. The pollination of strawberries by honeybees. Journal of Horticultural Science 43: 107-111.
- Free, J. B. 1993. Insect Pollination of Crops, 2nd ed. Academic Press Limited, Cambridge.
- 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.
- Ganeshiah, K.N. & Shaanker, U. 1988. Seed abortion in wind-dispersed pods of *Dalbergia sissoo*: maternal regulation or sibling rivalry? Oecologia 77: 135-139.
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Kremen, C., Morales, J.M., Bommarco, R., Cunningham, S.A., Carvalheiro, L.G., Chacoff, N.P., Dunderhoffer, J.H., Greenleaf, S.S. et al. 2011. Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. Ecology Letters doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01669.
- Goodman, R.D. & Oldroyd, B.P. 1988. Honeybee pollination of strawberries (*Fragaria x ananassa* Duchesne). Australian Journal of Experimental Agriculture 3: 435 – 438.
- Goodwillie, C., Kalisz, S. & Eckert, C.G. 2005. The evolutionary enigma of mixed mating systems in plants: occurrence, theoretical explanations, and empirical evidence. Annu. Rev. Ecol. Evol. 36: 47-79.
- Gudin, S., Arene, L. & Bulard, C. 1991. Influence of season on rose quality. Sexual Plant Reproduction 2: 113-117.
- Hansen, L.M., Kryger, P., Boelt, B., Holst, N., Enkegaard, A., Spliid, N.H., Nielsen, S.L., Graglia, E., Jespersen, J.B. & Larsen, K.B. 2006. Vidensyntese om honningbier. DJF rapport. Markbrug nr. 120. Februar 2006. Danmarks Jordbrugsforskning.

- Hedhly, A., Hormaza, J.I. & Herrero, M. 2005. Effects of temperature on pollen germination, pollen tube growth, and stigmatic receptivity in peach. *Plant Biology* 7: 476-483.
- Hegland, S.J., Nielsen, A., Lázaro, A., Bjerknes, A-L. & Totland, Ø. 2009. How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecology Letters* 12: 184-195.
- Herrero, M. & Hormaza, J.I. 1996. Pistil strategies controlling pollen tube growth. *Sexual Plant Reproduction* 9: 343-347.
- Hiscock, S.J. 2011. Sexual plant reproduction. *Annals of Botany* 4: 585-587.
- Holsinger, K.E. 1996. Pollination biology and the evolution of mating systems in flowering plants. *Evolutionary Biology* 29: 107-149.
- Hoover, S.E.R., Ladley, J.J., Shchepetkina, A.A., Tisch, M., Giese, S.P. & Tylianakis, J.M. 2012. Warming, CO₂, and nitrogen deposition interactively affect a plant-pollinator mutualism. *Ecology Letters* doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01729
- Höhn, P., Tschardt, T., Tylianakis, J.M. & Steffan-Dewenter, I. 2008. Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of the Royal Society London B* 275: 2283-2291.
- Inouye, D.W. 1980. The effect of proboscis and corolla tube lengths on pattern and rates of. *Oecologia* 45: 197-201.
- Javorek, S.K., Mackenzie, K.E. & Vander Kloet, S.P. 2002. Comparative pollination effectiveness among bees (Hymenoptera: Apoidea) on lowbush blueberry (*Ericaceae: Vaccinium angustifolium*). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 95: 345-351.
- JBV – Jordbruksverket. 2007. Nationellt program för att förbättra villkoren för produktion och saluföring av honung, 2008-2010.
- JBV - Jordbruksverket. 2009. Massdöd av bin – samhällsekonomiska konsekvenser och möjliga åtgärder. Rapport 2009:24.
- JBV – Jordbruksverket. 2011. Ekonomi i bärddling.
- Jensen, K. 2008. Pollinering i ekologisk frukt- och bärddling. *Jordbruksinformation* 6, Jordbruksverket.

- Klein, A-M., Steffan-Dewenter, I. & Tscharntke, T. 2003. Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 270: 955-961.
- 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. *Proceeding of the Royal Society London B*. 274: 303-313.
- 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 Ecol. Evol. Syst.* 36: 467-497.
- Kremen, C., Williams, N.M. & Thorp, R.W. 2002 Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* 26: 16812-16816.
- Kremen, C., Williams, N.M., Aizen, M.A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S.G., Roulston, T., Steffan-Dewenter, I., Vázquez, D.P., Winfree, R., Adams, L., Crone, E.E., Greenleaf, S., Keitt, T.H., Klein, A-M., Regetz, J. & Ricketts, T.H. 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters* 10: 299-314.
- Kron, P. & Husband, B.C. 2006. The effects of pollen diversity on plant reproduction: insight from apple. *Sex Plant Repr.* 19: 125-131.
- Krupke, C.H., Hunt, G.J., Eitzer, B.D., Andino, G. & Given, K. 2012. Multiple routes of pesticide exposure for honey bees living near agricultural fields. *PLoS ONE* 7(1): e29268.
- Lankinen, Å & Madjidian, J.A. 2011. Enhancing pollen competition by delaying stigma receptivity: pollen deposition schedules affect siring ability, paternal diversity and seed production in *Collinsia heterophylla* (Plantaginaceae). *American Journal of Botany* 98: 1-10.
- Le Conte, Y., de Vaublanc, G., Crauser, D., Jeanne, F., Rousselle, J-C. & Bécard, J-M. 2007. Honey bee colonies that have survived *Varroa destructor*. *Apidologie* 6: 566–572.
- Ledesma, N. & Sugiyama, N. 2005. Pollen quality and performance in strawberry plants exposed to high-temperature stress. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 3: 341-347.
- Linkowski, W.I., Cederberg, B. & Nilsson, L.A. 2004. Vildbin och fragmentering – kunskapssammanställning om situationen för de viktigaste pollinatörerna i det svenska

jordbrukslandskapet. ArtDatabanken, SLU & Avdelningen för Växtekologi, Uppsala Universitet.

Madjidian, J.A., Morales, C.L. & Smith, H.G. 2008. Displacement of a native by an alien bumblebee: lower pollinator efficiency overcome by overwhelmingly higher visitation frequency. *Oecologia* 156: 835-845.

Mayfield, M.M., Waser, N.M. & Price, M.V. 2001. Exploring the “most effective pollinator principle” with complex flowers: bumblebees and *Ipomopsis aggregata*. *Annals of Botany* 88: 591-596.

McGregor, S.E. 1976. Insect pollination of cultivated crop plants. Agricultural research service, US Department of Agriculture, Washington D.C.

Monzón, V.H., Bosch, J. & Retana, J. 2004. Foraging behavior and pollination effectiveness of *Osmia cornuta* (Hymenoptera: Megachilidae) and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) on 'Comice' pear. *Apidologie* 35: 575-585.

Moroń, D., Grześ I.M., Skórka, P., Szentgyörgyi, H., Laskowski, R., Potts, S.G. & Woyciechowski, M. 2012. Abundance and diversity of wild bees along gradients of heavy metal pollution. *Journal of Applied Ecology* 49: 118–125.

Ne’eman, G., Jürgens, A., Newstrom-Lloyd, L., Potts, S.G. & Dafni, A. 2010. A framework for comparing pollinator performance: effectiveness and efficiency. *Biological Reviews* 85: 435-451.

Nilsson, S.G., Franzén, M. & Jönsson, E. 2008. Long-term land-use changes and extinction of specialised butterflies. *Insect Conservation and Diversity* 1: 197–207.

Nilsson, S.G. & Franzén, M. 2009. Alarmerande minskning av dagfjärilar. *Fauna och Flora* 1: 2-11.

Ollerton, J., Winfree, R. & Tarrant, S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 3: 321–326.

Ollerton, J., Price, V., Armbruster, W.S., Memmott, J., Watts, S., Waser, N.M., Totland, Ø., Goulson, D., Alarcón, R., Stout, J.C. & Tarrant, S. 2012. Overplaying the role of honey bees as pollinators: A comment on Aebi and Neumann. *Trends in Ecology and Evolution*, doi:10.1016/j.tree.2011.12.001.

- Petropoulou, S.P. & Alston, F.H. 1998. Selecting for improved pollination at low temperatures in apple. *The Journal of Horticultural Science & Biotechnology* 4: 507-512.
- 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.
- Pettersson, M.W., Cederberg, B. & Nilsson, L.A. 2004. Grödor och vildbin i Sverige. SLU.
- Rader, R., Howlett, B.G., Cunningham, S.A., Westcott, D.A. & Edwards, W. 2011. Spatial and temporal variation in pollinator effectiveness: do unmanaged insects provide consistent pollination services to mass flowering crops? *Journal of Applied Ecology* doi: 10.1111/j.1365-2664.2011.02066.x.
- Risser, G. 1997. Effect of low temperatures on pollen production and germination in strawberry. *Acta Horticulturae* 439: 651-658.
- Robinson, R. & Sutherland, W. 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology* 39: 157-176.
- Rumpunen, K. 2011. Ekologisk odling av svarta vinbär. SLU.
- Rundlöf, M., Nilsson, H. & Smith, H.G. 2008. Interacting effects of farming practice and landscape context on bumble bees. *Biological Conservation* 141: 417-426.
- Rundlöf, M. & Smith, H.G. STEP Deliverable 4.2: Review of the uptake of mitigation strategies counteracting pollination loss across Europe.
- Sanzol, J. & Herrero, M. 2001. The “effective pollination period” in fruit trees. *Scientia Horticulturae* 90: 1-17.
- SCB. 2009. Skörd av trädgårdsväxter.
- Schwan, B. & Martinovs, A. 1954. Studier över binas (*Apis mellifica*) pollendrag i Ultuna. Statens Husdjursförsök. Meddelande Nr. 57.
- Schweiger, O., Biesmeijer, J.C., Bommarco, R., Hickler, T., Hulme, P.E., Klotz, S., Kühn, I., Moora, M., Nielsen, A., Ohlemüller, R., Petanidou, T., Potts, S.G., Pyšek, P., Stout, J.C., Sykes, M.T., Tscheulin, T., Vilà, M., Walther, G-R., Westphal, C., Winter, M., Zobel, M. & Settele, J. 2010. Multiple stressors on biotic interactions: how climate change and alien species interact to affect pollination. *Biological Reviews* 4: 777-795.

- Seeley, T. 2007. Honey bees of the Arnot Forest: a population of feral colonies persisting with *Varroa destructor* in the northeastern United States. *Apidologie* 38: 19-29.
- Sjöberg & Hillbur. 2010. Bekämpning av vecklare i kommersiell odling. LTJ-fakultetens faktablad SLU, Tillväxt trädgår, nr 4.
- Skogsmyr & Lankinen 2002. Sexual selection: an evolutionary force in plants? *Biological Review* 77: 537-562.
- Somerville, D.C. 2001. Nutritional value of bee collected pollens. RIRDC Publication 01/047.
- Stebbins, G.L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: Pollination mechanisms. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1: 307-326.
- Tahir, I.I., Johansson, E. & Olsson, M.E. 2008. Improving the productivity, quality, and storability of 'Katja' apple by better orchard management procedures. *Horticultural Science* 3: 725-729.
- Tarpy, D.R. 2003. Genetic diversity within honeybee colonies prevents severe infections and promotes growth. *Proceeding of the Royal Society London B.* 270: 99-103.
- Thompson, J.D. 1989. Germination schedules of pollen grains: implications for pollen selection. *Evolution* 43: 220-223.
- Thomson, J.D. & Goodell, K. 2011. Pollen removal and deposition by honeybee and bumblebee visitors to apple and almond flowers. *Journal of Applied Ecology* 38: 1032-1044.
- Traveset, A. & Richardson, D.M. 2006. Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 208–216.
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J. & Wardle, D.A. 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11: 1351–1363.
- Vaissière, B.E. 2011. STEP Deliverable 4.4: Analysis of the effectiveness of measures mitigating pollination loss for crops and wild plants.
- Vaissière, B.E., Freitas, B.M. & Gemill-Herren, B. 2011. Protocol to detect and assess pollination deficits in crops: a handbook for its use. FAO, Rome, Italy. 81 pp. (<http://www.fao.org/docrep/013/i1929e/i1929e00.htm>)
- Vicens, N. & Bosch, J. 2000. Pollinating efficacy of *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Megachilidae, Apidae) on 'Red Delicious' apple. *Environmental Entomology* 29: 235-240.

- Vidau, C., Diogon, M., Aufauvre, J., Fontbonne, R., Viguès, B., Brunet, J-L., Texier, C., Biron, D.G., Blot, N., El Alaoui, H., Belzunce, L.P. & Delbac, F. 2011. Exposure to sublethal doses of fipronil and thiacloprid highly increases mortality of honeybees previously infected by *Nosema ceranae*. PLoS One 6(6):e21550.
- Williams, R.R. 1965. The effect of summer nitrogen applications on the quality of apple blossom. Journal of Horticultural Sciences 40: 31-41.
- Williams, R.R. 1966. The effective pollination period for some apple and pear varieties. In: Report of the Long Ashton Research Station for 1965. Long Ashton, Bristol, UK, pp. 136–138.)
- Willmer, P.G., Bataw, A.A.M. & Hughes, J.P. 1994. The superiority of bumblebees to honeybees as pollinators: insect visits to raspberry flowers. Ecol. Entomol. 19: 271-284.
- Willson, M.F. & Burley, N. 1983. Mate choice in plants: tactics, mechanisms, and consequences. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Winfree, R., Williams, N.M., Gaines, H., Ascher, J.S. & Kremen, C. Wild bee pollinators provide the majority of crop visitation across land-use gradients in New Jersey and Pennsylvania, USA. Journal of Applied Ecology 45: 793-802.
- Winfree, R., Aguilar, R., Vázquez, D.P., LeBuhn, G. & Aizen, M.A. 2009. A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. Ecology 90: 2068-2076.
- 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.

Tabell 1. Tabell över förekomsten av olika S-gener hos 118 äpplesorter som undersökts på Balsgård. Triploida äpplesorter (nästan helt pollensterila och kan inte användas som pollinerare) är utmärkta med 3x, och tetraploida äpplesorter med 4x. Sorter som inte har några gemensamma S-gener kan pollinera varandra, sorter med en gemensam S-gen kan ha nedsatt fruktsättning om de samplanteras. Sorter som har identiska S-gener kan inte alls pollinera varandra.

Sort S-alleler

Alfa 68 (4x) S S S S 2 3 5 ?	Alice S S 3 5	Annero S S 5 7
Aroma S S 5 7	Arvidsäpple S S 2 7	Aspa S S 3 5
Astrakan, Gyllenkrok's S S 3 22	Astrakan, vit S S 7 22	Astrakan, röd S S 3 7
Astrakan, stor klar S S 7 22	Beauty of Bath S S 1 4	Belle de Boskoop S S S 2 3 5
Birgit Bonnier S S 2 5	Boiken S S 3 16	Brunnsäpple, Hallands S S 3 ?
Cellini S S 10 22	Charlamovsky S S 3 28	Close (3x) S S S 3 10 ?
Cortland S S 5 25	Cox Orange S S 5 9	Cox Pomona S S 1 5
Discovery S S 1 24	Domö Favorit S S 1 5	Drakenberg S S 2 ?
Dronning Louise S S 7 9	Edsele S S 1 2	Eir S S 24 ?
Elise S S 5 7	Eva-Lotta S S 25 ?	Fagerö S S 2 ?
Farmors Juläpple S S 3 7	Fiholms Ribston S S 7 10	Filippa S S 7 24
Flädie S S 1 ?	Fredrik S S 3 7	Frida S S 3 7
Frösåker (3x) S S S 1 5 ?	Fullerö S S 5 ?	Förlovningsäpple S S 20 ?
Gelber Richard S S 20 24	Goldparmain S S 1 3	Granatäpple fr. Kungsbacka S S 3 5
Gravensteiner S S S 4 13 20	Grågylling S S 2 20	Guldborg S S 3 20
Göteborg's Flickäpple S S 7 ?	Hanaskog S S 3 7	Hannaäpple S S 5 7
Hedenlunda S S 16 ?	Himmelstalund S S 3 4	Holländaräpple (3x) S S S 1 2 7
Hugoäpple S S 7 28	Husmoder (4x) S S S S 2 7 10 ?	Idunn S S 5 ?
Ingrid Marie S S 5 ?	Ivö S S 3 ?	James Grieve S S 5 ?
Jonathan S S 7 9	Josefiner S S 28 ?	Julyred S S 16 24
Kalmare Glasäpple(3x) S S S 2 3 10	Katja S S 5 24	Katinka S S 5 ?
Kavlås S S 28 ?	Kramforsäpple S S 1 20	Kim S S 5 25
Kinneulle Kantäpple(3x) S S S 1 10 4	Landskronaäpple S S 5 7	Larsmässeäpple S S 7 ?
Linda S S 1 7	Laxton's Superb S S 5 22	Linnés äpple fr. Stenbrohult S S 3 ?
Lobo S S 10 22	Maypole S S 10 16	Melon S S 7 ?
Melonkalvill S S 2 7	Menigasker S S 5 9	Mio S S 2 7
Mutsu S S S 2 3 20	Mälsåker S S 3 5	Nanna S S 2 24
Norrstack (3x) S S S 4 ? ?	Norrviken S S 5 ?	Oranie S S 3 7
Oretorp S S 1 3	Pigeon S S 7 10	Rescue S S 7 28
Ribston S S S 1 9 21	Ringstad S S 1 20	Risäter S S 3 7
Rubinola S S 2 3	Rödluvan S S 7 ?	Sandbergs Red S S 1 2
Signe Tillisch S S 5 ?	Silva S S 1 ?	Siv S S 24 ?
Snövit S S 3 ?	Sparreholm S S 22 ?	Spässerud S S 1 7
Stenkyrke S S 2 5	Stäringe Karin S S 2 22	Suislepper S S 2 24
Sylvia S S 3 24	Särsö S S 1 7	Sävstaholm S S 1 ?
Sörmlandsäpple S S 2 28	Trogsta S S 22 28	Vallda S S 7 ?
Veseäpple S S 5 20	Villands Glasäpple S S 5 ?	Vittsjö S S 3 ?
Vrams Järnäpple (3x) S S S 20 ? ?	Värmlands Sötäpple S S 4 20	Wealthy S S 3 9
Worcester Pearmain S S 2 24	Åkerö S S 1 ?	Ökna Lökäpple S S 3 16
Ökna Vita Vintergylling S S S 2 3 10		