

Beiträge zur Evolution der Oligolektie bei solitären Bienen der Gattung *Andrena*

Contributions to Evolution of Oligolecty in Solitary Bees of the Genus *Andrena*

JULIA BUDDE, ALEXANDRA RECKERT, FRANK SPORER, MICHAEL WINK, THOMAS ELTZ & KLAUS LUNAU

Zusammenfassung: Grundlage dieser Arbeit bildeten Hypothesen zu möglichen Vorteilen der Oligolektie bei solitären Bienen der Gattung *Andrena*: Zum einen gingen wir der Vermutung nach, dass sich oligolektische *Andrena*-Arten auf giftigen Pollen spezialisieren, um dadurch Schutz vor Kleptoparasiten zu erlangen. Um eine Grundannahme dieser Hypothese zu belegen, analysierten wir erstmals auch den Pollen einer Pollenfutterpflanze, deren vegetative Bestandteile bekanntermaßen Giftstoffe enthalten. Mittels Kapillar-GC und GC-MS fanden wir, dass Pollen des Jakobs-Kreuzkrauts *Senecio jacobaea* Pyrrolizidin-Alkaloide enthält. Pollen wies gegenüber anderen Teilen der Pflanze sogar einen höheren Gehalt dieser Giftstoffe auf (1,75 % des Trockengewichts). Die Prüfung der Hypothese, dass sich oligolektische *Andrena*-Arten auf giftigen Pollen spezialisieren und dadurch Vorteile haben, steht noch aus. Zum anderen prüften wir die Hypothese, ob sich oligolektische Bienen auf besonders nahrhaften Pollen spezialisieren. Hierzu ermittelten wir den Proteingehalt des Pollens von 21 Pflanzenarten, die auch von oligolektischen *Andrena*-Arten besammelt werden. Die Proteingehalte variierten zwischen 16,5 und 45,4 % (Mittelwert: $30,54 \pm 8,13$ %) und lagen damit in einem Bereich, der generell für von Bienen bestäubte Pflanzen typisch ist. Eine Spezialisierung auf besonders proteinreichen Pollen konnte also nicht nachgewiesen werden. Es besteht jedoch die Möglichkeit, dass sich die Bienen auf Pollenfutterpflanzen mit einem bestimmten, vorher-sagbaren Proteingehalt spezialisieren.

Schlüsselwörter: Pollen, Pyrrolizidin-Alkaloide, Proteingehalt, Oligolektie, *Andrena*

Summary: We investigated aspects of the evolution of oligolecty in bees of the genus *Andrena*: On the one hand we hypothesised, that oligolectic *Andrena*-bees specialise on toxic pollen. In order to justify one basic assumption of this hypothesis we analysed pollen of a pollen food plant that was previously known to contain toxins in its vegetative parts. By using Capillary-GC and GC-MS we found a high amount of pyrrolizidine alkaloids in pollen of the Tansy Ragwort *Senecio jacobaea*. Compared to other parts of the plant, the pollen of *Senecio jacobaea* contained the highest amount (1.75 % of the dry mass) of pyrrolizidine alkaloids. Thus, it was demonstrated that pollen may indeed be highly toxic. The proof of our hypothesis that oligolectic bees benefit from specialising on plants with toxic pollen is not yet adduced. On the other hand we tested, whether oligolectic bees specialise on pollen rich in nutrients. We determined the pollen protein contents of 21 species of known pollen food plants of oligolectic *Andrena*. Pollen protein contents varied from 16.5 to 45.4 % (mean: 30.54 ± 8.13 %), falling broadly within the range known from bee-pollinated plants in general. Thus, we could not show that oligolectic *Andrena*-bees specialise on the collection of protein rich pollen. However, it is possible that bees specialise on pollen food plants with a certain, predictable pollen protein content.

Keywords: pollen, pyrrolizidine alkaloids, protein content, oligolecty, *Andrena*

1. Einleitung

Unter den Bienen gibt es sowohl beim Nektar- als auch beim Pollensammeln Generalisten und Spezialisten. Polylektische Bienenarten besuchen viele verschiedene Pflanzenarten zum Pollensammeln, während sich die oligolektischen Spezialisten beim Pollensammeln auf eine Pflanzenfamilie oder auf nah miteinander verwandte Gattungen oder sogar auf nur eine Pflanzenart beschränken, mit dessen Pollen die Brutzellen der Nachkommen verproviantiert werden (WASER 1986; WESTRICH 1990; SKOV 2000; SCHRÖDER & LUNAU 2001). Viele oligolektische Bienen nehmen bei Spezialisierung auf nektarlose Pollenfutterpflanzen Nektar an zahlreichen anderen Pflanzen auf (EICKWORT & GINSBERG 1980; WESTRICH 1990). Die Vorteile der Oligolektie sind weitgehend unbekannt (STRICKLER 1979). Die Gattung der Sandbienen (*Andrena*) stellt eine ausgezeichnete Modellgruppe dar, um diesbezügliche Hypothesen zu überprüfen. In Mitteleuropa leben etwas mehr als 100 Arten, von denen etwa 50 % oligolektisch sind (WESTRICH 1990). Ihre Pollenfutterpflanzen gehören zu den Familien der Asteraceae, Brassicaceae, Salicaceae, Fabaceae, Apiaceae, Campanulaceae, Cucurbitaceae, Rosaceae, Dipsacaceae, Scrophulariaceae, Boraginaceae, Liliaceae und Ericaceae. *Andrena*-Bienen sind erdnistende Solitärbienen, die eine grosse Zahl an Brutparasiten haben; hier sind vor allem die Kuckucksbienen der Gattung *Nomada* zu nennen. Kleptoparasitische *Nomada*-Bienenweibchen besuchen die Brutzellen ihrer *Andrena*-Wirte und legen jeweils ein eigenes Ei in die Brutkammer; die geschlüpfte *Nomada*-Larve tötet die Wirtslarve und frisst den Pollen der *Andrena*-Larve (WESTRICH 1990).

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit bearbeiteten wir Aspekte zweier Hypothesen zur Evolution der Oligolektie. Zum einen untersuchten wir, ob oligolektische Bienenarten sich auf Futterpflanzen mit Pollen von hohem Nährwert spezialisieren. Hierzu konzen-

trierten wir uns auf den Proteingehalt, da dieser schon mehrfach als Index für den Nährwert, den Pollen für Hymenopterenlarven hat, dargestellt wurde (LEVIN & HAYDAK 1957; GUIRGUIS & BRINDLEY 1974; BOHART & YOUSSEF 1976), und untersuchten, ob Pflanzenarten, die von oligolektischen *Andrena* besucht werden, besonders hohe Pollenproteingehalte aufweisen. Eine Spezialisierung auf Futterpflanzen mit proteinreichem Pollen würde es den Bienen ermöglichen, bei der Brutfürsorge mit weniger Sammelflügen mehr Nachkommen zu ernähren.

Unsere zweite Hypothese besagt, dass oligolektische Bienen durch die Spezialisierung auf Pollenfutterpflanzen mit toxischem Pollen ihre Nachkommen vor Kleptoparasiten, die die Verproviantierung der Brutzellen für eigene Nachkommen nutzen, schützen. Aus der Sicht der Pflanze stellen Pollen fressende und Pollen sammelnde Blütenbesucher nicht nur potentielle Bestäuber dar, sondern auch Phytophage, die Pollen in grossem Umfang fressen oder sammeln und so die Wahrscheinlichkeit, dass der Pollen zur Bestäubung beiträgt, reduzieren. Daher ist zu erwarten, dass Blütenpflanzen gegen Pollen fressende und sammelnde Phytophage ähnliche Abwehrstrategien wie gegen Blatt fressende Phytophage entwickeln (WESTERKAMP 1996). Gegen Phytophage haben Pflanzen ein vielfältiges Verteidigungsspektrum entwickelt, das neben Strukturen wie Stacheln und Dornen vor allem aus chemischen Abwehrstoffe des sekundären Stoffwechsels besteht. Als sekundärer Stoffwechsel werden Aufbauprozesse in der Pflanze bezeichnet, die nicht der eigenen Versorgung mit essenziellen Substanzen dienen (BERNAYS & CHAPMAN 1994; HERRERA et al. 2002). Sekundäre Metabolite können unter anderem Alkaloide, Triterpenglycoside, cyanogene Glycoside oder ätherische Öle sein (BUFF & DUNK 1980; DETZEL & WINK 1993). Einige der genannten Stoffe haben z.B. auf die Honigbiene *Apis mellifera* eine toxische Wirkung, wenn sie über den Pollen oder Nektar einer Pflanze aufgenommen werden,

wie DEITZEL & WINK (1993) für Alkaloide von *Lapinus polyphyllus* und *Brugmansia aurea* nachweisen konnten. Das Vorhandensein von Pyrrolizidin-Alkaloiden im Honig von Bienen, die an Pyrrolizidin-Alkaloid enthaltenden Pflanzen Nektar gesammelt haben (DEINZER et al. 1977; EDGAR et al. 2002), ist ein Hinweis für Giftstoffe in der Blütennahrung.

Unter den phytophagen Insekten gibt es Spezialisten, die Pflanzengifte detoxifizieren können oder sie sogar gezielt aufnehmen und zur eigenen Feindabwehr einsetzen (BERNAYS & CHAPMAN 1994), wie z. B. die Harlekenschrecke *Zonocerus elegans*, die die Pyrrolizidin-Alkaloide aus dem Schmetterlingsblütler *Chromolaena odorata* (BERNAYS & CHAPMAN 1994; HARTMANN 1994/5; BOPPRÉ & FISCHER 1999) sequestriert, um sich selber für Fraßfeinde giftig zu machen. Ein anderes Beispiel sind Weibchen des Widderchens *Zygaena trifolii*, die cyanogene Glycoside aus dem Hornklee *Lotus corniculatus* aufnehmen und damit ihre Eier für Fraßfeinde ungenießbar machen (WITTHOHN & NAUMANN 1984; NAHRSTEDT 1988; GLEADOW & WOODROW 2002). Da der Brut von solitären Bienen Gefahr durch ein weites Spektrum an Parasiten droht (WESTRICH 1990; WCISLO & CANE 1996; MÜLLER et al. 1997), wäre es denkbar, dass sich einige Solitärbiene an Pflanzengifte angepasst haben und sie zur Feindabwehr nutzen. Viele bekanntermaßen giftige Pflanzen bilden die für sie typischen Toxine jedoch nicht im Pollen aus. Zum Beispiel wurde das für den Eisenhut *Aconitum napellus* typische Aconitin nicht im Pollen nachgewiesen. Gleiches gilt für Digitoxin im Pollen vom Fingerhut *Digitalis purpurea* (VOS mdl. Mitt.). Weil Pyrrolizidin-Alkaloide in verschiedenen Pflanzenteilen des Jakobs-Kreuzkrautes *Senecio jacobaea* nachgewiesen (WITTE et al. 1992a, b; VRIELING et al. 1993; VRIELING und WIJIK 1994; SCHAFFNER 2003) und auch im Honig aus *S. jacobaea*-Nektar gefunden wurden (DEINZER et al. 1977), untersuchten wir erstmals den Pollen dieser Pflanze auf dieselben Giftstoffe. *S. jacobaea* ist eine Pollenquelle der auf

Asteraceae spezialisierten, oligolektischen *Andrena denticulata* (WESTRICH 1990).

2. Material und Methoden

2.1. Bestimmung des Pyrrolizidin-Alkaloidgehalts von *Senecio jacobaea*

Es wurden Stängel, Blätter, ganze Blüten und Pollen vom Jakobs-Kreuzkraut *Senecio jacobaea* auf die für die Pflanze typischen Pyrrolizidin-Alkaloide untersucht. Das Pflanzenmaterial stammte aus einer zusammenhängenden Population, die unkrautartig und unge düngt auf dem Gelände einer Baumschule in Willich-Auf der Hardt (Kreis Viersen, NRW) wuchs. Untersucht wurde jeweils eine Probe aus den gepoolten Bestandteilen mehrerer Dutzend Individuen (Stängel, Blätter, Blüten) und mehrerer hundert Individuen (Pollen). Die Pollengewinnung erfolgte analog zu dem im nächsten Abschnitt beschriebenen Verfahren. Die erwarteten Alkaloide wurden nach dem Stass-Otto-Trennungsgang isoliert (s. TEI & WINK 1998; TEI 2000). Eine definierte Menge getrockneten Pflanzenmaterials (Pollen: 0,04952 g; Stängel: 0,521 g; Blätter: 0,502 g; Blüten: 0,502 g) wurde über Nacht auf dem Rüttler in 10 ml 0,5N Salzsäure homogenisiert, damit die Alkaloide als Hydrochloride in die wässrige Phase gehen. Bei Pyrrolizidin-Alkaloiden bilden sich oft nach enzymatischer Oxidation N-Oxide, die als Betaine nicht aus dem organischen Lösungsmittel extrahiert werden können. Um diese dennoch zu erfassen, wurde dem Pflanzenextrakt Zinkstaub zugegeben und die Probe 30 min stehen gelassen und regelmäßig geschüttelt. Dann wurde alles gefiltert, um eine wässrige, salzsaure Alkaloidhydrochloridlösung zu erhalten. Diese wurde mit 6 mol/l NaOH versetzt, bis die Lösung beim Übergang vom sauren zum basischen Milieu einen Farbumschlag (anfangs gelblich, nach Umschlag bräunlich) zeigte. Anschließend wurden die freien Basen der Alkaloide in Extrelut® SPE-Säulen extrahiert. Dann wur-

de mit 90 ml Dichlormethan nachgespült. Das Dichlormethan nimmt die Alkaloide aus dem Extrelut[®] auf und man erhält ein dichlormethanhaltiges Alkaloidextrakt. Dieses wurde auf dem Rotationsverdampfer bei ca. 45 °C bis zur Trocknen eingeeengt. Der Rückstand wurde mit einer definierten Menge (Pollen: 100 µl; Stängel, Blätter und Blüten jeweils: 30 µl) Methanol aufgenommen und davon jeweils 2 µl in den Gaschromatographen gegeben. Die Extrakte wurden dann mittels Gaschromatographie untersucht. Hierzu diente Kapillar-Gaschromatographie (Kapillar-GC) und Gaschromatographie mit anschließender Massenspektroskopie (GC-MS). Benutzt wurde ein Gaschromatograph der Marke Carlo Erba Instruments GC 6000 Vega

Series 2 mit Flammen-Ionisations-Detektor. Als Säule diente eine OV1 30 m x 0,25 mm mit 0,25 µm Silikagel-Beschichtung. Als Standard wurde eine Lösung von 10 mg Senecionin/25 ml Methanol verwendet. Die durch GC-MS (Fabrikat Varian 3400) erfassten Massenspektren wurden zur Identifizierung der Substanzen als Pyrrolizidin-Alkaloide mit der kommerziellen NIST Spektraldatenbank abgeglichen.

2.2. Bestimmung des Proteingehalts von Pollen

Der Proteingehalt des Pollens wurde bei insgesamt 58 Pflanzenarten untersucht, von denen für diese Arbeit jedoch nur die 21 Pflan-

Tab. 1: Übersicht über die untersuchten, von oligolektischen *Andrena*-Arten besuchten Pflanzenarten (Spalte 1), Proteingehalt des Pollens mit Standardabweichung (Spalte 2; n bis zu 4) und *Andrena*-Arten, die auf die jeweiligen Pflanzenarten spezialisiert sind (Spalte 3; nach WESTRICH 1990).

Table 1: Overview of investigated pollen food plants of oligolectic *Andrena* (column 1), mean pollen protein content and standard deviation (column 2; n up to 4) and *Andrena* species known to collect pollen on the respective plant species (column 3; according to WESTRICH 1990).

1 = *Andrena agillissima*; 2 = *A. apicata*; 3 = *A. chrysopus*; 4 = *A. clarkella*; 5 = *A. curvungula*; 6 = *A. denticulata*; 7 = *A. distinguendo*; 8 = *A. enslinella*; 9 = *A. florea*; 10 = *A. floricola*; 11 = *A. fulvago*; 12 = *A. gelbiae*; 13 = *A. hattorfiana*; 14 = *A. humilis*; 15 = *A. labialis*; 16 = *A. marginata*; 17 = *A. mitis*; 18 = *A. nanula*; 19 = *A. nitidiscula*; 20 = *A. niveata*; 21 = *A. nuptialis*; 22 = *A. nycthemera*; 23 = *A. pallitarsis*; 24 = *A. pandellei*; 25 = *A. polita*; 26 = *A. praecox*; 27 = *A. proxima*; 28 = *A. rosae*; 29 = *A. ruficornis*; 30 = *A. rufizona*; 31 = *A. sericata*; 32 = *A. sueriensis*; 33 = *A. symphyti*; 34 = *A. vaga*; 35 = *A. ventralis*; 36 = *A. wilkella*; 37 = *A. lathyri*

Pflanzenarten	Proteingehalt (%)	Bienenarten
<i>Achillea millefolium</i>	24,05 ± 1,40	6
<i>Asparagus officinalis</i>	36,14 ± 1,75	3
<i>Brassica rapa</i> L. var <i>sylvestris</i>	32,05 ± 4,05	1, 7, 8, 10, 32
<i>Bryonia dioica</i>	37,65 ± 1,65	9
<i>Campanula patula</i>	16,50 ± 1,55	5, 24, 30
<i>Campanula rotundifolia</i>	36,00 ± 1,55	30
<i>Centaurea jacea</i>	36,10 ± 1,35	6, 11
<i>Cichorium intybus</i>	33,83 ± 2,60	6, 25
<i>Cirsium vulgare</i>	19,60 ± 2,40	6
<i>Daucus carota</i>	20,95 ± 3,05	18, 19, 21, 23, 27, 28
<i>Hypochoeris radicata</i>	32,70 ± 4,65	6, 11, 14, 25
<i>Knautia arvensis</i>	19,90 ± 1,30	13, 16
<i>Lathyrus latifolius</i>	34,85 ± 4,05	37
<i>Medicago sativa</i>	34,75 ± 2,90	15, 36
<i>Onobrychis viciifolia</i>	38,80 ± 4,20	12, 36
<i>Raphanus raphanistrum</i>	27,10 ± 3,95	1, 7, 10, 20, 32
<i>Salix</i> sp.	41,35 ± 3,20	2, 4, 17, 22, 26, 29, 31, 34, 35
<i>Senecio jacobaea</i>	21,50 ± 3,70	6
<i>Solidago canadensis</i>	29,30 ± 1,70	6
<i>Symphytum officinale</i>	45,40 ± 5,20	33
<i>Tanacetum vulgare</i>	27,15 ± 2,90	6

zenarten ausgewertet wurden, an denen nach WESTRICH (1990) oligolektische *Andrena*-Arten sammeln (Tab. 1). Für die Pollengewinnung wurden in der Umgebung Düsseldorf noch nicht aufgeblühte Pflanzenschnitten und im Labor in Vasen aufgestellt. Nach Einsetzen der Anthese rieselte der Pollen entweder selbstständig (oder nach Klopfen) ab und wurde mit ausgelegten Papierblättern aufgefangen oder er wurde direkt mittels feiner Pinsel von den Anthesen abgenommen. Die so erhaltenen Pollenproben wurden für die spätere Analyse bei -8 °C eingefroren. Der Proteingehalt des Pollens wurde nach der Bradford-Methode bestimmt. Zuerst wurden die Proben 48 h lang bei 40 °C getrocknet. Von dem getrockneten Pollen wurde jeweils 1 mg abgewogen und mit einer Spatelspitze feingesiebt Vogelsandes (Korngröße < 90 µm) und einem Tropfen 0,1 M NaOH-Lösung (pH 14) vermischt und für 5 min mit einem eigens für diesen Zweck gefertigten Glaspistill gemörsert. Nach dem Mörsern wurde das aufgeschlossene Pollensandgemisch in 1,5 ml 0,1 M NaOH aufgenommen und in ein Eppendorf-Gefäß über-

führt. Danach folgte eine mindestens 24-stündige Kühlphase bei etwa 4 °C. Anschließend wurden die Proben im Heizblock 5 min bei 100 °C erhitzt und danach 5 min bei 5000 Umdrehungen pro Minute zentrifugiert. Für jede Probe wurden nun bis zu vier Messansätze in Küvetten mit je 2 ml Bioquant (Merk: BIOQUANT Protein + PVP-Lösung (PVP = Polyvinylpyrrolidon von Sigma)) vorbereitet (s. ROULSTON & CANE 2000). Jeweils 150 µl des Probenüberstands wurden in die Küvetten pipettiert und die Extinktion bei 590 nm Wellenlänge im Photometer (Eppendorf Photometer 1101 M) gemessen. Als Standard diente *Typha latifolia*-Pollen.

3. Ergebnisse

3.1. Alkaloidgehalt von *Senecio jacobaea*-Pollen

Der Gehalt an Pyrrolizidin-Alkaloiden der verschiedenen Pflanzenteile ist in Abbildung 1 dargestellt. Es fällt auf, dass die Probe von *Senecio jacobaea*-Pollen mit 0,175 mg pro Gramm getrockneten Pflanzenmaterials

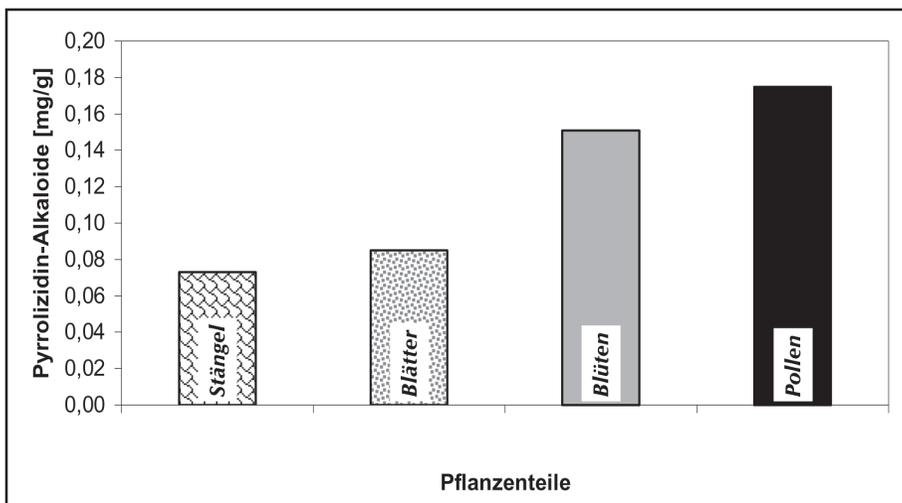


Abb. 1: Menge an Pyrrolizidin-Alkaloiden [mg/g] in getrockneten Stängeln, Blättern, Blüten und Pollen von *Senecio jacobaea*.

Fig. 1: Amounts of pyrrolizidine alkaloids [mg/g] in dried stems, green leaves, flowers and pollen of *Senecio jacobaea*.

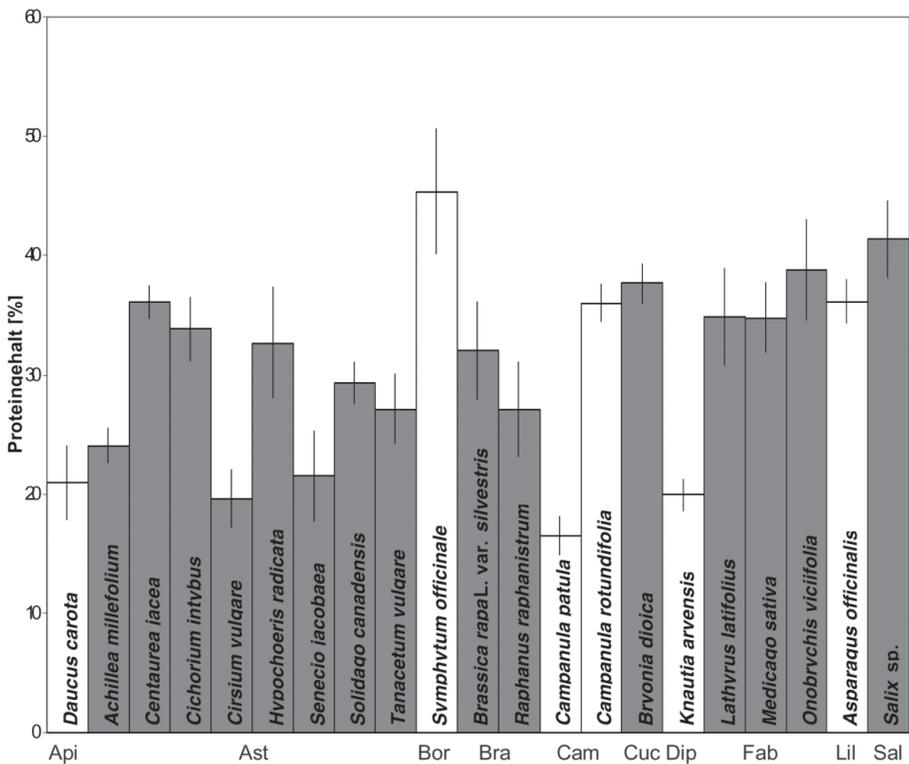


Abb. 2: Proteingehalt des Pollens (in Prozent des Trockengewichts) verschiedener, von oligolektischen *Andrena*-Arten genutzter Pflanzenarten, gruppiert nach Familienzugehörigkeit: Apiaceae (Api), Asteraceae (Ast), Boraginaceae (Bor), Brassicaceae (Bra), Campanulaceae (Cam), Cucurbitaceae (Cuc), Dipsacaceae (Dip), Fabaceae (Fab), Liliaceae (Lil), Salicaceae (Sal).

Fig. 2: Pollen protein content (in percent of the dry mass) of plants used as pollen sources by oligolectic *Andrena* species, grouped by plant family: Apiaceae (Api), Asteraceae (Ast), Boraginaceae (Bor), Brassicaceae (Bra), Campanulaceae (Cam), Cucurbitaceae (Cuc), Dipsacaceae (Dip), Fabaceae (Fab), Liliaceae (Lil), Salicaceae (Sal).

mehr Pyrrolizidin-Alkaloide aufwies als die Proben von Blüten (0,151 mg/g), Blättern (0,085 mg/g) oder Stängeln (0,073 mg/g).

3.2. Proteingehalt von Pollen

Der Proteingehalt des Pollens der beprobten Pflanzenarten, die von oligolektischen *Andrena*-Arten besucht werden, ist in Tabelle 1 und Abbildung 2 dargestellt. Der mittlere Proteingehalt liegt bei $30,54 \pm 8,13$ % des Trockengewichts. Acht der beprobten Pflanzenarten gehörten zu den Asteraceae; der mittlere Pollen-

proteingehalt beträgt hier $28,03 \pm 6,01$ %. Je ein Vertreter der beprobten Pflanzenarten gehörte zu den Apiaceae, Boraginaceae, Cucurbitaceae, Dipsacaceae und Liliaceae. Des Weiteren wurde Pollen von je zwei Vertretern der Fabaceae, Brassicaceae und Campanulaceae untersucht. Der höchste Proteingehalt des Pollens findet sich mit $45,4 \pm 5,2$ % beim Beinwell (*Symphytum officinale*). Den niedrigsten Proteingehalt hat mit $16,5 \pm 1,55$ % der Pollen der Wiesenglockenblume *Campanula patula*. *Salix* sp. hat mit $41,35 \pm 3,2$ % zwar einen hohen, aber nicht den höchsten Proteingehalt.

4. Diskussion

Alkaloide bilden mit 12 000 bekannten Substanzen die größte Gruppe der pflanzlichen Sekundärstoffe (WINK 1988; TEI 2000). Darunter finden sich 360 Pyrrolizidin-Alkaloide (HARTMANN 1999). Die meisten Pflanzen in denen sie natürlich vorkommen, speichern Pyrrolizidin-Alkaloide in den Vakuolen ihrer Zellen in Form von N-Oxiden, die als solche nicht giftig sind (PROKSCH 1991; HARTMANN 1994/5; ROEDER 1995; HARTMANN 1999; TEI 2000). Nach Aufnahme in den Metabolismus eines Insekts entwickeln Pyrrolizidin-Alkaloide ihre toxische Wirkung durch ihre Bindungsaffinitäten zu verschiedenen Neurorezeptoren (WINK et al. 1998). Besonders die Affinitäten zum muscarinischen Acetylcholin-Rezeptor und zum Serotonin-Rezeptor sind sehr ausgeprägt (BRAUER 1980; WINK et al. 1998; TEI 2000) und spielen für die toxische Wirkung auf Insekten eine wichtige Rolle (TEI 2000). Pyrrolizidin-Alkaloide wurden in etwa 3 % der höheren Pflanzen gefunden, vor allem in den Familien Asteraceae, Boraginaceae, Fabaceae und Orchidaceae (STORCH et al. 2001). Die Pollenprobe von *Senecio jacobaea* enthielt im Vergleich zu anderen Teilen der Pflanze deutlich größere Mengen an Pyrrolizidin-Alkaloiden. Die gemessenen Mengen an Pyrrolizidin-Alkaloiden entsprechen einem Gehalt von 1,75 % Pyrrolizidin-Alkaloiden im Pollen, 1,51 % in den Blüten, 0,85 % im Blattmaterial und 0,73 % im Stängel. VRIELING & WIJIK (1994) geben für Blätter von *S. jacobaea* 0,15-1,85 % und VRIELING et al. (1993) für den Spross 0,48-0,71 % an. Dies zeigt, dass bei *Senecio jacobaea* Pyrrolizidin-Alkaloide in den verschiedenen Pflanzenteilen generell unterschiedlich stark konzentriert sind. Unser Befund, dass Pollen der Willicher Population einen vergleichsweise hohen Gehalt aufwies, legt nahe, dass Bienen, die *Senecio jacobaea* Pollen sammeln, auch eine beachtliche Menge Giftstoffe eintragen, die von ihren Larven detoxifiziert werden muss. Es gilt im Weiteren zu testen, ob

besonders oligolektisch sammelnde *Andrena*-Arten gezielt toxischen Pollen sammeln, ob deren Larven tatsächlich Entgiftungsmechanismen besitzen und ob dieser giftige Pollen darüber hinaus die Larven von Kuckucksbienen schädigt.

Ein anderer Vorteil einer Spezialisierung oligolektischer Bienen könnte in einer Beschränkung auf Pollen mit besonders hohem Proteingehalt liegen. Unsere Messungen ergaben jedoch, dass der Proteingehalt des Pollens der 21 von Spezialisten besuchten Pflanzenarten mit 16,5 bis 45,4 % ebenso stark schwankt wie es von einer weltweiten Zufallsstichprobe bienenbestäubter Pflanzen erwartet würde. Diese Aussage gründet sich auf einen Vergleich unserer Daten mit denen von ROULSTON et al. (2000), die unter anderem den Proteingehalt des Pollens von 124 von Bienen bestäubten Pflanzenarten untersuchten. In dieser Studie hatte *Trifolium hybridum* mit 13,7 % den niedrigsten und *Dodecatheon clevelandii* mit 61,7 % den höchsten Pollenproteingehalt. Der Mittelwert für alle getesteten Pflanzen lag bei $38,49 \pm 10,40$ %. Dieser Wert ist sogar etwas höher als der Wert, den wir für den Pollen von Futterpflanzen oligolektischer *Andrena*-Arten bestimmt haben ($30,54 \pm 8,13$ %). Damit wird deutlich, dass sich diese wahrscheinlich nicht auf proteinreichen Pollen spezialisiert haben. Dies bestätigen Befunde von ROULSTON et al. (2000), die keinen Unterschied zwischen dem Pollenproteingehalt von Pflanzen, die von oligolektischen Bienen besucht werden, und dem von Pflanzen, die nur von generalistischen Bienen besucht werden, fanden. Generell ist anzumerken, dass es sich bei den von oligolektischen Bienen besammelten Pflanzenarten um eine breite Auswahl aus einer Grundgesamtheit von Pflanzenarten handelt, die auch von polylektischen Bienen genutzt wird.

Wenn bei der Spezialisierung der Bienen nicht die absolute Höhe des Proteingehalts des Pollens ausschlaggebend ist, so könnte doch eine Auswahl von Pflanzenarten mit ähnlichem Proteingehalt die Verproviantierung

erleichtern, da die zu sammelnde Pollenmenge vorhersagbar wäre. Im Gegensatz zur polylektischen Sammelweise, bei der eine Vorhersage des Proteingehalts des eingetragenen Pollens für die Biene annähernd unmöglich ist, bietet die Spezialisierung auf wenige, oder nur eine Pflanzenart (Monolektie) eine Möglichkeit zur Sicherstellung einer vergleichsweise konstanten Proteinmenge pro verproviantierter Brutzelle. DOBSON & PENG (1997) vermuten darüber hinaus eine enzymatisch-physiologische Anpassung des Verdauungssystems von Spezialisten. Demnach bestünde die Möglichkeit, dass die Spezialisten den Pollen ihrer „Wirtspflanze“ während des Verdauungsvorgangs besser ausbeuten können. In einer Studie über die Stickstoffverwertung bei Larven der polylektischen Blattschneiderbiene *Megachile rotundata* von WIGHTMAN & ROGERS (1978) wurde der Stickstoffgehalt in Futter, Fäzes, Kokon und in den Larven ermittelt. Die Autoren folgerten, dass die Bienen 87,2% des Stickstoffs aus der Larvalnahrung verwerten. Für Honigbienen ist nachgewiesen, dass eine ganze Kolonie 77-83% des eingetragenen Stickstoffs assimiliert (SCHMIDT & BUCHMANN 1985). Leider gibt es keine vergleichbaren Daten zur Verdauungseffizienz von Pollenspezialisten. Experimente haben jedoch ergeben, dass oligolektische oder eingeschränkt polylektische Bienen nach Fütterung mit „Fremdpollen“ eine hohe Mortalität sowie reduziertes Wachstum zeigten. Dies deutet auf fehlende essentielle Nahrungsbestandteile, unzureichende Nährstoffmengen und/oder auf weitreichende verdauungsphysiologische Spezialisierungen hin (LEVIN & HAYDAK 1957; GUIRGUIS & BRINDLEY 1974; BOHART & YOUSSEF 1976; DANIELS 2001).

Danksagung

Wir danken T'AI ROULSTON vom Department of Environmental Sciences der University of Virginia, der den *Typha latifolia*-Pollen zur Verfügung stellte, und der DFG für finanzielle Unterstützung im Rahmen der SPP-1127.

Literatur

- BERNAYS, E.A., & CHAPMAN, R.F. (1994): Host-plant selection by phytophagous insects. Chapman and Hall Incorporation; London.
- BOHART, G. E., & YOUSSEF, N. N. (1976): The biology and behaviour of *Erylaeus galpinsiae* (Hymenoptera: Halictidae). *Wasmann Journal of Biology* 34: 185-234.
- BOPPRÉ, M., & FISCHER, O.W. (1999): Harlekin-schrecken (Orthoptera: *Zonocerus*) - Schadinsekten der besonderen Art. *Gesunde Pflanzen* 51: 141-149.
- BRAUER, K.G. (1980): Untersuchungen zur Synthese und Stereochemie 3-substituierter Pyrrolizidine mit Strukturelementen des Acetylcholins. Dissertation; Universität Kiel.
- BUFF, W., & DUNK, K. van der (1980): Giftpflanzen in Natur und Garten. Augsburgsberger Druck- und Verlagshaus; Augsburg.
- DANIELS, H. (2001): Was limitiert die Reproduktion der roten Mauerbiene *Osmia rufa* L.? (Hymenoptera: Megachilidae). Diplomarbeit; Universität Würzburg.
- DEINZER, M.I., THOMPSON, P.A., BURGETT, D.M., & ISAACSON, D.I. (1977): Pyrrolizidine alkaloids: Their occurrence in honey from Tansy Ragwood (*Senecio jacobaea* L.). *Science* 195: 497-499.
- DETZEL, A., & WINK, M. (1993): Attraction, deterrence or intoxication of bees (*Apis mellifera*) by plant allelochemicals. *Chemoecology* 4: 8-18.
- DOBSON, H.E.M., & PENG, Y. S. (1997): Digestion of pollen components by larvae of the flower-specialist bee *Chelostoma florissome* (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of Insect Physiology* 43: 89-100.
- EDGAR, J.A., ROEDER, E., & MOLYNEUX, J. (2002): Review: Honey from plants containing pyrrolizidine alkaloids: A potential threat to health. *Journal of Agriculture Food Chemistry* 50: 2719-2730.
- EICKWORT, G.C., & GINSBERG, H.S. (1980): Foraging and mating behavior in Apoidea. *Annual Review of Entomology* 25: 421-446.
- GLEADOW, R.M., & WOODROW I.E. (2002): Constraints on effectiveness of cyanogenic glycosides in herbivore defence. *Journal of Chemical Ecology* 28: 1301-1313.
- GUIRGUIS, G. N., & BRINDLEY, W. A. (1974): Insecticide susceptibility and response to se-

- lected pollens of larval leafcutting bees, *Megachile pacifica* (Hymenoptera: Apoidea). Environmental Entomology 3: 691-694.
- HARTMANN, T. (1994/5): Pyrrolizidine alkaloids between plants and insects: A new chapter of an old story. Chemocology 5/6: 139-146.
- HARTMANN, T. (1999): Review: Chemical ecology of pyrrolizidine alkaloids. Planta 207: 483-495.
- HERRERA, C.M., MEDRANO, M., REY, P.J., SÁNCHEZ-LAFUENTE, A.M., GARÍA, M.B., GUTIÁN, J., & MANZNEGA, A.J. (2002): Interaction of pollinators and herbivores on plant fitness suggests a pathway for correlated evolution of mutualism- and antagonism-related traits. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 99: 16823-16828.
- LEVIN, M. D., & HAYDAK, M. H. (1957): Comparative value of different pollens in the nutrition of *Osmia lignaria*. Bee World 38: 221-226.
- MÜLLER, A., KREBS, A., & AMIET, F. (1997): Bienen. Mitteleuropäische Gattungen, Lebensweise, Beobachtung. Natur Buch Verlag; Augsburg.
- NAHRSTEDT, A. (1988): Flachs, Hornklee, Widerchen und Blausäure. Biologie in unserer Zeit 4: 105-109.
- PROKSCH P. (1991): Pflanzliche Sekundärstoffe als chemischer Frassschutz gegen herbivore Insekten. Pharmazie in unserer Zeit 5: 217-224.
- ROEDER, E. (1995): Medical plants in Europe containing pyrrolizidine alkaloids. Pharmazie 50: 83-98.
- ROULSTON, T. H., & CANE, J. H. (2000): Pollen nutritional content and digestibility for animals. Plant Systematics and Evolution. 222: 187-209.
- ROULSTON, T.H., CANE, J.H., & BUCHMANN, S.L. (2000). What governs protein content of pollen: pollinator preferences, pollen-pistil interactions, or phylogeny. Ecological Monographs 70: 617-643.
- SCHAFFNER, U., VRIELING, K., & MEIJDEN, E. van der (2003): Pyrrolizidine alkaloid content in *Senecio*: ontogeny and developmental constraints. Chemocology 13: 39-46.
- SCHMIDT, J.O., & BUCHMANN, S.L. (1985): Pollen digestion and nitrogen utilisation by *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae). Comparative Biochemistry and Physiology 82A: 499-503.
- SCHRÖDER, S., & LUNAU, K. (2001): Die oligolektische Sandbiene *Andrena florea* und die Rote Zaunrübe *Byonia dioica* – Schnittstelle zweier spezialisierter Fortpflanzungssysteme. Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine angewandte Entomologie 13: 529-533.
- SKOV, C. (2000): Oligolectic bees in Denmark: how and why are they specialised in their foraging?. Det Norske Videnskaps-Akademi. I. Matematisk Naturvidenskabelige Klasse, Skrifter, Ny Serie, 39: 43-53.
- STANLEY, R.G., & LINSKENS, H.F. (1984): Pollen. Springer Verlag; Berlin.
- STORCH, V., WELSCH, U., & WINK, M. (2001): Evolutionsbiologie. Springer-Verlag; Berlin.
- STRICKLER K. (1979): Specialisation and foraging efficiency of solitary bees. Ecology 60: 998-1009.
- TEI, A. (2000): Identifikation und Strukturaufklärung von Alkaloiden und anderen Sekundärstoffen mit Hilfe von GC-MS und Kernresonanzspektroskopie. Dissertation; Universität Heidelberg.
- TEI, A., & WINK, M. (1998): Einführung in die Analytik der Lupinenalkaloiden mittels GC-MS. M. Wink Selbstverlag; Heidelberg.
- VRIELING, K., VOS, K. de, & WIJK, A.M. van (1993): Genetic analysis of the concentrations of pyrrolizidine alkaloids in *Senecio jacobaea*. Phytochemistry 32: 1141-1144.
- VRIELING, K. & WIJK, A.M. van (1994): Estimating costs and benefits of the pyrrolizidine alkaloids of *Senecio jacobaea* under natural conditions. Oikos 70: 449-454.
- WASER, N.M. (1986): Flower constancy: Definition, cause and measurement. The American Naturalist 127: 593-603.
- WCISLO, W.T., & CANE, J.H. (1996): Floral resource utilisation by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. Annual Review of Entomology 41: 257-286.
- WESTERKAMP, C. (1996): Pollen in bee-flower relations – Some considerations on melittophily. Botanica Acta 109: 325-332.
- WESTRICH, P. (1990): Die Wildbienen Baden-Württembergs. Ulmer Verlag; Stuttgart.
- WIGHTMAN, J. A., & ROGERS, V. M. (1978): Growth, energy and nitrogen budgets and efficiencies of the growing larvae of *Megachile pacifica* (Hymenoptera: Megachilidae). Oecologia 36: 245-257.
- WINK, M. (1988): Plant breeding: Importance of plant secondary metabolites for protec-

- tion against pathogens and herbivores. *Theoretical and Applied Genetics* 75: 225-233.
- WINK, M., SCHMELLER, T., & LATZ-BRÜNING, B. (1998): Modes of action of allelochemical alkaloids: interaction with neuroreceptors, DNA and other molecular targets. *Journal of Chemical Ecology* 24: 1881-1937.
- WITTE, L., ERNST, L., ADAM, H., & HARTMANN, T. (1992a): Chemotypes of two pyrrolizidine alkaloid-containing *Senecio* species. *Phytochemistry* 31: 559-565.
- WITTE, L., RUBIOLO, P., BICCHI, C., & HARTMANN, T. (1992b): Comparative analysis of pyrrolizidine alkaloids from natural sources by gas chromatography-mass spectrometry. *Phytochemistry* 32: 187-196.
- WITTHOHN, K., & NAUMANN C.M. (1984): Qualitative and quantitative studies on the compounds of the larval defensive secretion of *Zygna trifolii* (Esper 1783) (Insecta, Lepidoptera, Zygaenidae). *Comparative Biochemistry and Physiology* 79 C: 103-106.

Dipl. Biol. Julia Budde
Dipl. Biol. Alexandra Reckert
Dr. Thomas Eltz
Prof. Dr. Klaus Lunau
Institut für Neurobiologie
AG Sinnesökologie
Heinrich-Heine Universität Düsseldorf
Universitätsstr. 1
D-40225 Düsseldorf
E-Mail: j.i.budde@gmx.net

Prof. Dr. Michael Wink
Dr. Frank Sporer
Institut für Pharmazie
und Molekulare Biotechnologie (IPMB)
Universität Heidelberg
Abt. Biologie
Im Neuenheimer Feld 364
D-69120 Heidelberg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologie heute](#)

Jahr/Year: 2004

Band/Volume: [16](#)

Autor(en)/Author(s): Budde Julia, Reckert Alexandra, Sporer Frank, Wink Michael, Eltz Thomas, Lunau Klaus

Artikel/Article: [Beiträge zur Evolution der Oligolektie bei solitären Bienen der Gattung Andrena. Contributions to Evolution of Oligolecty in Solitary Bees of the Genus Andrena 191-200](#)