

Pollenernährung und Volksentwicklung von Honigbienen – Teil I¹

Irene Keller, Peter Fluri und Anton Imdorf
Forschungsanstalt Agroscope Liebefeld-Posieux ALP, Zentrum für Bienenforschung,
Liebefeld, CH-3003 Bern

Pollen ist für Bienen die wichtigste Nährstoffquelle. Ein ausreichendes Pollenangebot sichert deshalb das Überleben eines Bienenvolks auf längere Zeit und erhält seine Produktivität aufrecht. In diesem Artikel konzentrieren wir uns auf die botanische Zusammensetzung von bienengesammeltem Pollen sowie auf seinen Gehalt an Eiweiss und Mineralstoffen. Ferner besprechen wir den Einfluss von Pollen auf die Bienenphysiologie und schätzen den Pollenbedarf von Einzelbienen und Larven.

In vielen industrialisierten Ländern hat die moderne Landwirtschaft über weite Gebiete zu einer Verarmung der Flora geführt. Als Folge davon könnte die Verfügbarkeit nützlicher Pollenquellen verringert sein, was sich sehr beeinträchtigend auf Honigbienen (*Apis mellifera*) auswirken könnte⁷⁹. Die Erhaltung gesunder Bienenvölker ist von beträchtlicher ökonomischer Bedeutung, weil Bienen nicht nur Honig produzieren, sondern auch viele Kulturpflanzen bestäuben^{8, 20, 44}. Um die Qualität einer bestimmten Umgebung für Bienen zu bewerten, ist ein grundlegendes Verständnis der Pollenernährung notwendig. In diesem Artikel besprechen wir die Literatur zur botanischen Zusammensetzung von bienengesammeltem Pollen - mit Schwerpunkt auf europäischen Untersuchungen der vergangenen fünf Jahrzehnte (Abschnitt A). In Abschnitt B untersuchen wir den Eiweiss- und Mineralstoffgehalt von Pollen verschiedener Pflanzenarten. Es ist denkbar, dass Unterschiede im Nährwert des Pollens das Sammelverhalten von Bienen stark beeinflussen. Zum Schluss versuchen wir, den Pollenbedarf für Arbeitsbienen und -larven zu schätzen, und wir diskutieren den Einfluss des Pollenverzehr auf die Entwicklungsphysiologie der Honigbienen (Abschnitt C).

A. Botanische Zusammensetzung von bienengesammeltem Pollen

Hauptquellen von Pollen in Europa und Nordafrika

Angaben über die Zusammensetzung von bienengesammeltem Pollen erhielten wir von folgenden Standorten: je einem in Ägypten und England, verschiedenen Orten in Schottland, drei in Italien und 17 in der Schweiz^{41, 45, 57, 60, 65, 71, 76-78}. Da einige dieser Studien Resultate aus mehreren Völkern und / oder mehreren Jahren beschreiben, konnten total 114 Daten berücksichtigt werden.

In allen Untersuchungen stammt der Hauptanteil des Pollens von wenigen Pflanzenarten. Die fünf häufigsten Pollenquellen machen durchschnittlich über 60% des gesammelten Pollens aus. Eine derart ungleichmässige Pollenzusammensetzung scheint nicht neu zu sein. Sie wurde schon in Untersuchungen der späten 1940er und frühen 1950er Jahre beobachtet^{65, 79}. Auf Abb.1 stellen wir dar, wie oft eine bestimmte Pflanzengattung unter den fünf häufigsten Pollenquellen eines Bienenvolks gefunden wurde. Auf 29 Pflanzengattungen verzichteten wir, weil sie in weniger als drei Datensätzen unter den fünf Hauptpollenquellen vorkamen.

¹ Im Andenken an Hans Wille, von 1957 bis 87 Leiter der Bienensektion an der schweizerischen Forschungsanstalt für Milchwirtschaft Liebefeld-Bern. Das Thema dieses Artikels war das Hauptanliegen seiner Forschungstätigkeit.

Korrespondenzadresse: Anton Imdorf

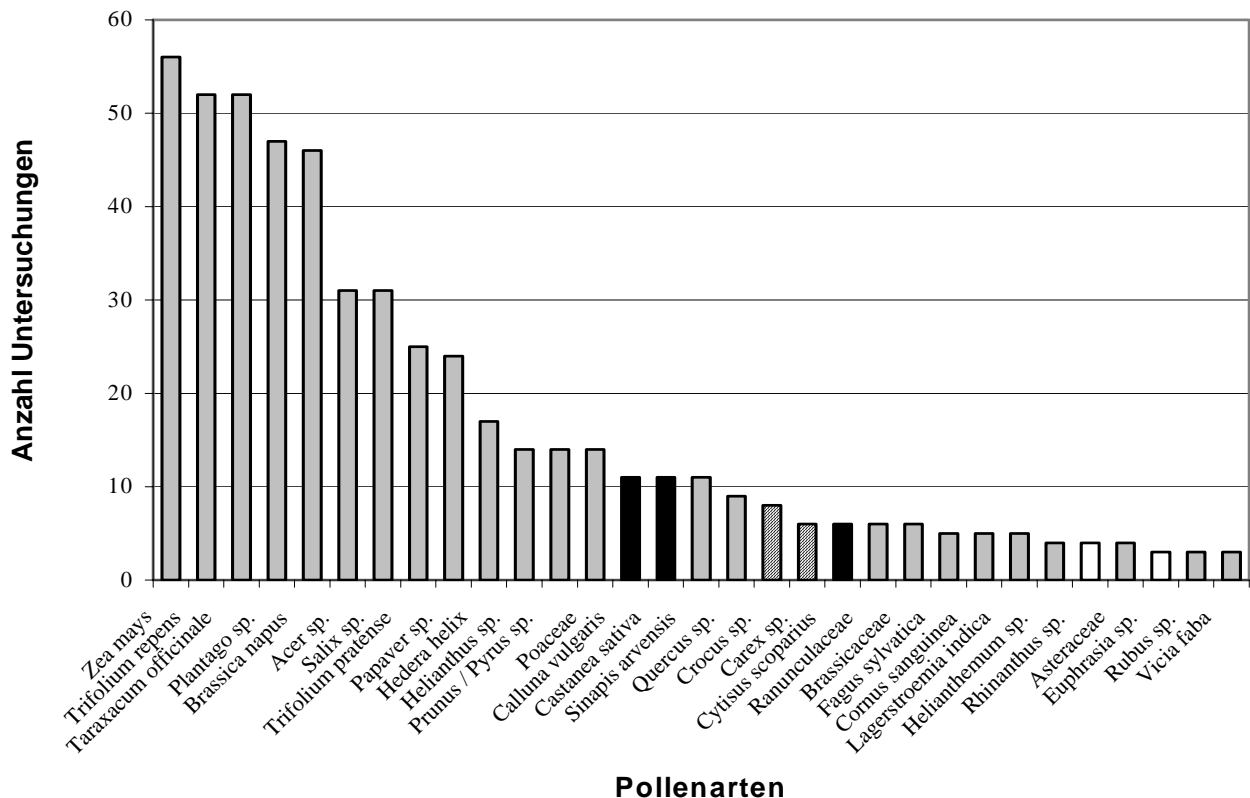


Abb. 1: Anzahl Untersuchungen, in denen eine bestimmte Pflanzengattung unter den fünf häufigsten Pollenquellen war. Insgesamt wurden 114 Datensätze analysiert. (schwarze Balken = Pollenarten, die nur in Intragna, CH, gefunden wurden; weisse Balken = Pollenarten, die nur in Schönried, CH, gefunden wurden; gestreifter Balken = Pollenarten, die nur in Schönried und Davos, CH, vorhanden waren)

Unglücklicherweise machen die meisten Autoren keine Angaben zur Häufigkeit des Vorkommens verschiedener Pflanzenarten in der Nähe der Bienenstöcke. Mit Sicherheit können wir aber annehmen, dass viele der wichtigen Pollenquellen von Pflanzen stammen, die in grosser Dichte wachsen – sei es in der Natur oder in einer Kultur. Eine wichtige Rolle als Pollenquelle spielen Nutzpflanzen, wie Weiss- und Rotklee (*Trifolium repens* und *pratense*), Mais (*Zea mays*), Raps (*Brassica napus*) und Sonnenblumen (*Helianthus sp.*). Andere Pflanzen in Abb.1, wie z.B. Wegerich (*Plantago sp.*), Löwenzahn (*Taraxacum officinale*) und Senf (*Sinapis arvensis*) wachsen meist reichlich in Wiesen und Weiden⁷. Eine dritte Gruppe wichtiger Pollenquellen umfasst verschiedene Baumarten, z.B. Ahorn (*Acer sp.*), Weide (*Salix sp.*), Steinobst (*Prunus sp.*) und Kernobst (*Pyrus sp.*). Diese Liste ist natürlich stark geprägt durch das Überwiegen der Standorte im Schweizer Mittelland. Viele weitere Pflanzenarten können lokal von Bedeutung sein.

Sogar innerhalb eines geografisch begrenzten Gebiets kann die Zusammensetzung des Pollens, der von Bienenvölkern an unterschiedlichen Standorten gesammelt wurde, stark variieren infolge der unterschiedlichen Umgebungsvegetation. So kommen 18 Pollenarten in einer Häufigkeit von $\geq 5\%$ in wenigstens einer von 13 Proben vor, die 1981 an drei Standorten im Schweizer Mittelland gesammelt wurden⁷⁸. Nur drei Pflanzengattungen davon sind in allen drei Untersuchungsgebieten zu finden (*Brassica napus*, *Trifolium repens* und *Zea mays*), während die übrigen Pollenarten nur an einem oder zwei der Standorte vorhanden sind. Diese Unterschiede treten noch stärker hervor, wenn wir Völker aus andern Gegenden mit einschliessen. So dominieren in Proben aus Intragna in der Südschweiz Pollen von Heidekraut (*Calluna vulgaris*), Edelkastanie (*Castanea sativa*) und Besenginster (*Cytisus scoparius*) (schwarze Balken in Abb.1); in andern Gegenden sind diese Pollen nicht vorhanden. Die Standorte Schönried und Davos liegen in der subalpinen Region der Schweiz in einer Höhe von 1250 bzw. 1560 m über Meer. An diesen beiden Orten überwiegen Krokus

(*Crocus* sp.) und Segge (*Carex* sp.). Zwei weitere Gattungen, *Rhinanthus* sp. und *Euphrasia* sp., sind nur in Proben aus Schönried zu finden (weisse Balken in Abb. 1). Und wieder gibt es keine Angaben zur Art der Vegetation in der Nähe der Bienenstöcke. Viele der oben erwähnten Pflanzen sind an den betreffenden Standorten häufig anzutreffen^{7, 16}. Auch dies deutet darauf hin, dass reichlich vorkommende Pflanzen in der Regel wichtige Pollenquellen sind.

Van der Moezel et al.⁴⁶ verglichen die Zusammensetzung von bienengesammeltem Pollen mit der Zusammensetzung der Umgebungsflora und zeigten, dass der Hauptanteil des Pollens tatsächlich von häufig vorkommenden Pflanzen stammte. Wahrscheinlich spiegelt die Pollenzusammensetzung aber nicht einfach den Anteil verschiedener Umgebungspflanzen wider, sondern sie ist – wenigstens teilweise – bestimmt von echten Vorlieben der Bienen. In diesem Falle sollte das Verhältnis der bevorzugten Pollenart in den bienengesammelten Proben höher sein als in der Umgebung⁶. Statt die tatsächliche Pollenaufnahme von Bienenvölkern zu erfassen, bewerteten Visscher & Seeley⁶⁷ die Sammelleistung in separaten Pflanzenbeeten, indem sie die Werbetänze der Pollensammlerinnen untersuchten. Sie entdeckten, dass diese tatsächlich an bestimmten Tagen klare Vorlieben zeigten: sie bevorzugten nur wenige der verfügbaren Pflanzenbeete innerhalb ihres Sammelgebiets. Andererseits können Honigbienen auch eine ausgesprochene Abneigung gegen einzelne Pollenarten zeigen. Arbeiterinnen aus Völkern, die in der Nähe von Gurken- oder Baumwollfeldern aufgestellt wurden, ignorierten zum Beispiel dieses reichliche Pollenangebot vollkommen^{48, 60}. Die für diese Vorlieben oder Abneigungen verantwortlichen Faktoren sind weitgehend unbekannt (siehe Abschnitt B dieses Artikels, wo wir die mögliche Rolle des Nährwerts unterschiedlicher Pollenarten diskutieren).

Die individuellen Vorlieben verschiedener Bienenvölker kann man wie folgt bestimmen: man vergleicht mehrere Bienenstöcke an einem Standort, wo das Blütenangebot wahrscheinlich für alle Völker dasselbe ist. In sechzehn verfügbaren Datensätzen war die Pollenaufnahme von zwei oder mehr Völkern an demselben Standort und im gleichen Jahr untersucht worden^{41, 65, 78}. Mit Hilfe von Chi-Quadrat-Tests stellten wir fest, ob das Verhältnis zwischen den häufigeren Pollenarten bei Völkern am gleichen Standort verschieden war. Die kombinierte Wahrscheinlichkeit in allen Untersuchungen⁶¹ zeigte, dass dies tatsächlich der Fall war. Die meisten Unterschiede waren eher quantitativ als qualitativ. Bienen verschiedener Völker sammelten oft Pollen ähnlicher Pflanzen, aber manchmal in ganz unterschiedlichen Mengen. Drei Pollenproben von Völkern in Galmiz aus dem Jahr 1981 enthielten, zum Beispiel, mehr als 30% Weisskleepollen (*Trifolium repens*) die vierte Probe dagegen nur 16%⁷⁸. Gelegentlich unterschieden sich Pollenproben auch in ihrer botanischen Zusammensetzung. Drei Völker in Intragna (1981) sammelten ungefähr 10% Efeupollen (*Hedera helix*), ein viertes Volk dagegen überhaupt keinen⁷⁸.

Die Ergebnisse dieser Literaturübersicht stützen die Hypothese, dass Bienenvölker den an einem bestimmten Standort verfügbaren Pollen unterschiedlich nutzen. Die Arbeit von van der Moezel et al.⁴⁶ zeigt, dass die Vorlieben eines Volks nicht unbedingt fix sind, und dass sie von Jahr zu Jahr ändern können. In ihrer ersten Untersuchung erkannten die Autoren, dass Bienen vor allem eine häufig vorkommende Pflanze aufsuchten, eine weitere häufige Art dagegen ignorierten. Im darauf folgenden Jahr war es umgekehrt, obwohl die Verfügbarkeit beider Pflanzen unverändert blieb. Diese Beobachtung wäre einfach zu erklären, wenn die Blütenvorliebe verschiedener Völker hauptsächlich vom Zufall bestimmt wäre. So ist denkbar, dass Sammelbienen einfach weiterhin diejenige Pollenquelle aufsuchen, die sie zuerst gefunden haben. Das wäre im Einklang mit Verhaltensbeobachtungen, die eine bemerkenswerte Treue einzelner Sammelbienen zu bevorzugten Pollenarten zeigten^{19, 70}. Andererseits ist es möglich, dass unsere Annahme der gleichbleibenden Verfügbarkeit von Blüten an einem bestimmten Standort falsch ist. Zum Beispiel beobachtete Syngé⁶⁵, dass einer seiner Bienenstöcke am Morgen viel länger im Schatten stand als die andern, das verzögerte den Beginn des Pollensammelns bei diesem Volk. Da das verfügbare Blütenangebot im allgemeinen tagsüber ändert^{41, 43}, könnte dies zu Unterschieden der botanischen Zusammensetzung im gesammelten Pollen führen.

Zeitliche Abfolge der wichtigsten Pollenquellen

Zu Beginn der Vegetationsperiode entdeckten wir in den meisten verfügbaren Arbeiten ein einheitliches Muster mit ausgesprochenem Überwiegen verschiedener Baumarten als beliebteste Pollenquellen^{30, 37, 41, 59, 65, 71, 76}. Das sind: Ahorn (*Acer* sp.), Esche (*Fraxinus* sp.) verschiedene Fruchtbäume (*Prunus* sp. und *Pyrus* sp.), Pappel (*Populus* sp.), Eiche (*Quercus* sp.), Weide (*Salix* sp.) und Ulme (*Ulmus* sp.). Auch Löwenzahn (*Taraxacum officinale*) war an manchen Schweizer Standorten eine wichtige Frühlingspollenquelle^{41, 71, 76}. Im Mai und Juni wurde das Spektrum der Pollenarten vielfältiger und allgemeine Aussagen über die Untersuchungsstandorte waren kaum möglich. In Irland und England waren einige Straucharten, wie eingriffeliger Weissdorn (*Crataegus monogyna*) und Holunder (*Sambucus* sp.) wichtige Pollenquellen^{10, 65}, Rapspollen (*Brassica napus*), dagegen, wurde an einigen Schweizer Standorten häufig gesammelt^{71, 76}. Im Hochsommer und Frühherbst dominierten Pollen von Rot- und Weissklee (*Trifolium pratense* und *repens*), Mais (*Zea mays*) und Wegerich (*Plantago* sp.) in den Proben aller Standorte des Schweizer Mittellands^{41, 71, 76}. In der Südschweiz waren Edelkastanie (*Castanea sativa*) und Heidekraut (*Calluna vulgaris*) die vorherrschenden Pollenquellen zu dieser Jahreszeit^{71, 76}. In Irland dagegen wurden grosse Pollenmengen von Brombeeren (*Rubus* sp.) und Mädesüss (*Filipendula ulmaria*) gesammelt¹⁰. Gegen Ende September wurde Efeu (*Hedera helix*) an verschiedenen Standorten zur Haupt-Pollenquelle.^{10, 71, 76}

Die zeitliche Abfolge der wichtigsten Pollenquellen an einem bestimmten Standort kann in aufeinanderfolgenden Jahren beträchtlich variieren^{71, 76}. Häufig sind Veränderungen der Umgebungsvegetation; das kann nahe von Ackerland aufgestellte Völker ausgesprochen stark betreffen. Wetterunterschiede von einem Jahr zum nächsten können das Erscheinungsbild der Flora beeinflussen und damit den Zeitpunkt der Verfügbarkeit einer bestimmten Pollenart.

Beim Betrachten der Bestäubungsart von vorherrschenden Pflanzen entdeckten wir ein gleichmässiges Muster an verschiedenen Standorten. Im Frühjahr waren im allgemeinen wind-bestäubte Pflanzen die vorwiegenden Pollenquellen; später im Jahr wurden sie von insekten-bestäubten Pflanzen abgelöst.^{49, 51, 59} Das ist auf die wichtige Rolle der wind-bestäubten Bäume als Pollenquellen zurückzuführen. An Standorten mit Mais (*Zea mays*) als wichtiger Pollenquelle kann die Häufigkeit von Pollen wind-bestäubter Pflanzen im Hochsommer einen zweiten Höhepunkt erreichen⁵⁹.

B. Chemische Zusammensetzung von bienengesammeltem Pollen

Wie alle Tiere müssen Honigbienen gewisse essentielle Nährstoffe mit ihrer Nahrung aufnehmen. Die Hauptquelle für Eiweiss, Mineralstoffe, Fette und einige andere Stoffe ist Pollen. Nektar liefert den Grossteil der Kohlenhydrate²⁶. Im Folgenden werfen wir einen Blick auf die Literatur zur Eiweiss- und Mineralstoffzusammensetzung von Pollen, und wir untersuchen, ob die Honigbienen Pollenarten mit einem hohen Nährwert bevorzugen.

Sammelbienen mischen den frisch gesammelten Pollen mit etwas Nektar, bevor sie ihn in ihre Pollenkörbchen (corbiculae)⁵⁰ verpacken. Im Bienenstock setzen die Arbeiterinnen weiteren Nektar und Speicheldrüsensekret zu, worauf eine Milchsäuregärung einsetzt. Deshalb hängt die chemische Zusammensetzung von Pollenproben davon ab, ob sie direkt von Blüten, von Sammelbienen oder aus Brutwaben stammen^{27, 66}. Wo möglich geben wir an, welche Pollenart analysiert wurde.

Eiweiss-, Aminosäure- und Mineralstoffgehalt von Pollen unterschiedlicher Pflanzenarten

Die Eiweisskonzentrationen in handgesammeltem Pollen von 377 Pflanzenarten aus 93 Familien werden in der umfangreichen Arbeit von Roulston et al.⁵⁶ angegeben. Der Proteingehalt von Pollen unterschiedlicher Spezies kann beträchtlich variieren mit Werten zwischen 2.3% in Zypressen

(*Cupressus arizonica*) und 61.7% in *Dodecatheon clevelandii* (Primulaceae). Innerhalb von Pflanzenfamilien, hingegen, scheint die Eiweisskonzentration ausgeglichen zu sein, mit Ausnahme der Kaktusgewächse und der Schmetterlingsblütler, von denen es sehr viele Arten gibt⁵⁶. Im Durchschnitt scheinen insekten-bestäubte Pflanzen nicht mehr Polleneiweiss zu enthalten als wind-bestäubte⁵⁶.

Für Honigbienen werden zehn essentielle Aminosäuren angegeben, d.h. sie werden vom Organismus nicht synthetisiert und müssen mit der Nahrung zugeführt werden¹⁵. Es sind: Arginin, Histidin, Lysin, Tryptophan, Phenylalanin, Methionin, Threonin, Leucin, Isoleucin und Valin. Der Gehalt an essentiellen Aminosäuren steht in positiver Korrelation mit dem Gesamtproteingehalt einer Pollenart⁷⁵. Generell scheint es wenig qualitative Unterschiede in der Aminosäurezusammensetzung verschiedener Pollenarten zu geben, und die meisten enthalten alle essentiellen Aminosäuren (siehe^{26, 55} und das dort erwähnte Literaturverzeichnis). Wille et al.⁷⁵ fanden ebenfalls ganz ähnliche Anteile verschiedener Aminosäuren in bienengesammelten Pollenproben von 99 Pflanzenarten. Im Pollen einiger Pflanzen, zum Beispiel Löwenzahn (*Taraxacum officinale*), fehlen eine oder mehrere essentielle Aminosäuren^{3, 75}.

Der Pollenaschegehalt von 33 nordamerikanischen Pflanzenarten wurde auf 0.9 bis 6.4% des Trockengewichts geschätzt⁶⁶. Nur wenige Angaben existieren über verschiedene Mineralstoffe und Spurenelemente in Pollenasche und darüber, wie die Zusammensetzung innerhalb verschiedener Pflanzenarten variiert. Gemäss Todd & Bretherick^{66, 68} enthielten ihre von Bienen und von Hand gesammelten Pollenproben Kalium, Phosphor, Kalzium, Magnesium, Eisen und überraschend hohe Anteile an Kupfer. Neuere Pollenanalysen wiesen auch Schwefel, Natrium und die Spurenelemente Mangan, Zink und Selen nach^{14, 62}. Die Konzentration einer bestimmten Substanz scheint von Spezies zu Spezies beträchtlich zu variieren⁶⁶.

In ihrer Untersuchung an elf Schweizer Standorten zeigten Wille et al.⁷³, dass der Eiweissgehalt in bienengesammeltem Pollen grossen jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen ist infolge der unterschiedlichen botanischen Zusammensetzung. Im Vorfrühling war der Eiweissgehalt im allgemeinen niedrig und erreichte im Mai ein Maximum von 25-30%. Niedrige Polleneiweisskonzentrationen waren manchmal im Juni zu beobachten, später, bis zum Ende der Vegetationsperiode, blieben die Werte relativ konstant bei 20%. Der Jahresdurchschnitt scheint bei 20% zu liegen – Unterschiede sind bedingt durch Standort, Jahr und Volk⁷³. Der Mineralstoffgehalt von Pollen variiert stark im Verlauf eines Jahres wegen der unterschiedlichen Blütenherkunft des Pollens²⁸. Dies trifft zu für Kalium, Magnesium, Kalzium, Mangan und Eisen, während Zink- und Kupfergehalt von Pollen konstanter scheinen.

Bewertung der Pollenqualität durch Honigbienen

Wie oben besprochen, kann sich der Eiweiss- und vielleicht auch der Mineralstoffgehalt von Pollen verschiedener Pflanzenarten stark unterscheiden. Solche qualitativen Unterschiede könnten das Sammelverhalten der Bienen stark beeinflussen und möglicherweise die Vorlieben für gewisse Pollenarten erklären. Weil aber unser Verständnis des Ernährungsbedarfs von Honigbienen ungenügend ist, kann es sehr schwierig sein zu entscheiden, welche Pollenarten einen hohen Nährwert für die Tiere besitzen. Die meisten Forscher benutzen etwas willkürliche Kriterien, wie den Gehalt an essentiellen Aminosäuren, um die Pollenqualität zu bestimmen.

Pollensammlerinnen können in der Tat Vorlieben für gewisse Pollenarten zeigen (siehe auch Abschnitt A dieses Artikels). Wird reiner Pollen angeboten (um die visuellen Signale der Blüten auszuschalten), so sammeln Bienen grössere Mengen von bestimmten Pollenarten als von andern³⁵. Ob solche Vorlieben wirklich mit der Pollenqualität zu tun haben, oder ob sie mit andern Faktoren zusammenhängen, wie zum Beispiel dem Geruch oder optischen Signalen, die vom Pollen selbst ausgehen, bleibt noch zu erforschen³⁸.

In Wahlexperimenten wurde Bienen der Pollen von Raps (*Brassica napus*) und Puffbohnen (*Vicia faba*)¹¹ angeboten. Der Nährwert von Rapspollen wird höher eingestuft, weil er einen grösseren Anteil an essentiellen Aminosäuren enthält. Die Bienen zeigten keine konsequenten Vorlieben, mit

Ausnahme derjenigen Völker, die vor dem Versuch mit Rapspollen gefüttert worden waren. Konnten sie wählen zwischen Raps- und Puffbohnenpollen, so sammelten sie weiterhin signifikant höhere Mengen Rapspollen. Die Autoren behaupten, dieses Verhalten könnte eine Folge der vermeintlich höheren Qualität von Rapspollen sein. Sie geben aber zu, dass sich die beiden Pollenarten wahrscheinlich auch in anderer Hinsicht unterscheiden.

Waddington et al.⁶⁹ zeigten, dass Bienen, die reinen Pollen gesammelt hatten, eher einen Werbetanz aufführten als ihre Kolleginnen, denen eine Mischung aus Pollen und Zellulosepulver mit niedrigerem Nährwert angeboten worden war. Pernal & Currie⁵³ behaupten jedoch, diese Verhaltensunterschiede könnten nicht auf die Pollenqualität zurückgeführt werden, denn die Pollen-Geruchskonzentrationen des Testfutters, das Waddington et al.⁶⁹ benutzten, waren nicht standardisiert. In ihrer eigenen Untersuchung entdeckten Pernal & Currie⁵³, dass Sammelbienen auf solche olfaktorischen Signale reagierten, ihr Verhalten wurde aber nicht beeinflusst durch Änderungen im Eiweissgehalt des angebotenen Sojamehls.

Bis heute hat keine experimentelle Arbeit den entscheidenden Beweis erbracht, dass Bienen Pollen von hoher Qualität bevorzugen. Die Hauptschwierigkeit bei solchen Studien besteht darin, ein geeignetes Testfutter zu finden, das sich nur bezüglich der zu untersuchenden Eigenschaft unterscheidet.

Ein indirekter Beweis ist die Beobachtung, dass insekten-bestäubte Pflanzen im allgemeinen keinen höheren Polleneiweissgehalt aufweisen als wind-bestäubte⁵⁶. Das wäre nicht zu erwarten, wenn die bestäubenden Insekten proteinreiche Pollen bevorzugten. Es ist tatsächlich möglich, dass Bienen den Nährwert von Pollen nicht einschätzen können, weil sie ihn nicht sofort konsumieren, sondern ihn in ihren Pollenkörbchen zum Bienenstock transportieren. Dies könnte auch erklären, warum Bienen bedenkenlos giftigen Pollen sammeln^{39, 47}. Abschliessend können wir sagen: es ist gut möglich, dass Bienenvölker eher die Quantität als die Qualität des gesammelten Pollens regeln. In freier Natur kann das eine ausreichende Versorgung mit allen essentiellen Nährstoffen sichern.

C. Pollenernährung und Physiologie der Honigbiene

Der Hauptanteil des Pollenvorrats in einem Bienenvolk wird von den Arbeiterinnen verbraucht. Diese füttern die Königinnen, Drohnen und Larven mit kasten-spezifischem Futtersaft²⁵. Der hohe Eiweissgehalt dieses Saftes stammt aus den Futtersaftdrüsen (Hypopharynxdrüsen) der Ammenbienen^{25, 26}. Futtersaft für Arbeiterinnen und Drohnen kann ebenfalls Pollen enthalten; dies ist eine zusätzliche Eiweissquelle²⁵. Der direkt den Larven verfütterte Anteil dieses Pollens wird auf weniger als 5% des insgesamt für die Larvenentwicklung benötigten Proteins geschätzt⁴.

Einfluss von Pollen auf die Entwicklungsphysiologie von Arbeitsbienen

Innerhalb der ersten 42 bis 52 Stunden nach dem Schlüpfen verschlingen Arbeitsbienen grosse Pollenmengen²¹. Bei 8-9-tägigen Arbeiterinnen erreicht der Darm den maximalen Pollengehalt, der später bei über 20-tägigen Individuen auf sehr niedrige Werte absinkt^{13, 36}. Ältere Sammelbienen nehmen hauptsächlich Nektar zu sich, können aber auch von Ammenbienen mit eiweissreichem Futtersaft gefüttert werden¹².

Ein ausreichendes Pollenangebot ist unerlässlich für die Entwicklung bestimmter innerer Organe der Arbeiterinnen. Zu Beginn des Erwachsenenstadiums werden beachtliche Eiweissmengen benötigt infolge des erhöhten Eiweissbedarfs der Futtersaftdrüsen und des Fettkörpers¹⁸. Werden frisch geschlüpfte Bienen nur mit Kohlenhydraten ernährt, dann bleiben ihre Futtersaftdrüsen unentwickelt⁴². Pollenfütterung, andererseits, induziert das Wachstum dieser Drüsen und des Fettkörpers. Generell zeigt die Grösse der Futtersaftdrüsen eine ähnliche Altersabhängigkeit wie die Intensität der Pollenaufnahme, d.h. sie erreicht ein Maximum bei ca. 10-tägigen Bienen¹³. Das überrascht nicht, denn Bienen dieser Altersgruppe verrichten die meisten Brutaufzuchtarbeiten im Volk³¹. Die Wirksamkeit verschiedener Pollenarten variiert stark; einige Pollenarten geringerer Qualität beeinflussen die physiologische Entwicklung ebenso wenig wie eine Kohlenhydrat-

diät^{40,42}. Standifer⁶³ berichtet, dass die Pollenqualität nicht mit dem Gesamtproteingehalt zusammenzuhängen scheint. Im übrigen gibt es wenig Informationen über die chemischen Bestandteile, die die physiologische Wirksamkeit einer gegebenen Pollenart bestimmen. So sind zum Beispiel der Vitamin- und der Mineralstoffbedarf von Honigbienen praktisch unbekannt, obwohl diese Stoffe eine wichtige Rolle spielen beim Wachstum und bei der Entwicklung aller Lebewesen²⁶.

Pollenbedarf erwachsener Bienen oder Larven

Gestützt auf Darminhaltsanalysen bei erwachsenen Honigbienen aus zwei Völkern, schätzten Crailsheim et al.¹³, dass eine Arbeiterin pro Tag durchschnittlich 3.4 bis 4.3 mg Pollen konsumierte. Schmidt & Buchmann⁵⁸ zeigten, dass die aufgenommene Mischung aus Pollen und Saccharose pro Biene und Tag 0.11 mg Stickstoff enthielt. Das heisst: jede Arbeiterin verzehrte ca. 3.1 mg reinen Pollen, angenommen, der Stickstoff-Eiweiss-Konversionsfaktor beträgt 5.6⁵⁴ und der durchschnittliche Polleneiweissgehalt 20%⁷³. Bei beiden Untersuchungen ergaben sich also ähnliche Schätzwerte des täglichen Pollenverzehr von Arbeiterinnen, allerdings müsste der Unterschied zwischen den Völkern noch im Detail abgeklärt werden. Es ist nicht klar, ob diese Resultate auch unter natürlichen Bedingungen gelten. Denkbar ist, dass die von Schmidt & Buchmann⁵⁸ benutzte Pollen-Zucker-Mischung auch Sammelbienen anlockt, die normalerweise keinen reinen Pollen verzehren¹⁷.

Ein Teil des von Arbeitsbienen eingenommenen Pollenproteins wird zur Herstellung des eiweissreichen Futtersafts verwendet, mit dem Larven gefüttert werden. Unseres Wissens wurde die zur Aufzucht einer Königinnen- oder Drohnenlarve benötigte Proteinmenge bisher nicht untersucht. Werden gekäfigte Bienenvölker mit einer Mischung aus Pollen und Honig versorgt, so brauchen sie durchschnittlich 140 mg Pollen, um eine Arbeiterin aufzuziehen¹. Haydak²³ zeigte, dass Bienengruppen ohne Zugang zu Pollen 3.21 mg ihres Körperstickstoffs dazu verwenden, eine Arbeiterin aufzuziehen. Dies entspricht etwa 125 mg Pollen pro Individuum, bei Annahme eines Stickstoff-Eiweiss-Konversionsfaktors von 6.25, eines Polleneiweissgehalts von 20% und eines Verdauungskoeffizienten von 80%⁵⁸. Beachte: die zwei verschiedenen Stickstoff-Eiweiss-Konversionsfaktoren, die in diesem Abschnitt verwendet werden, ergeben sich aus Unterschieden im Stickstoffgehalt zwischen Pollen und Bieneneiweiss⁵⁴.

Genauere Schätzwerte des Proteinbedarfs von Larven erhält man, wenn man ihren Stickstoffgehalt untersucht. Puppen und frisch geschlüpfte Bienen enthalten zwischen 1.73 und 1.87 mg Stickstoff^{22-24, 29}. Das ergibt eine Einnahme von 68 – 73 mg Pollen pro Arbeiterinnenlarve, wenn wir denselben Konversionsfaktor wie oben annehmen. Diese Schätzung ist wahrscheinlich etwas zu niedrig, weil vor der Verpuppung Kot abgesetzt wird. Der Stickstoffgehalt von Larven ist daher höher als derjenige von Puppen oder schlüpfenden Jungbienen. In der Tat zeigen die Fütterungsexperimente von Alfonsus¹ und Haydak²³, dass der Pollenbedarf zweimal so hoch sein könnte wie oben angegeben.

Der durchschnittliche Stickstoffgehalt von Arbeiterinnen ohne Darmtrakt nimmt innerhalb der ersten 5 Tage nach dem Schlüpfen um 0.86 mg zu (zwischen 1.74 und 2.60 mg N), derjenige von ganzen Bienen um 1.27 mg (zwischen 1.98 und 3.25 mg N)²². Nach dem fünften Tag ist keine weitere Zunahme des Stickstoffgehalts von Arbeiterinnen zu beobachten²². Angenommen, der durchschnittliche Stickstoffgehalt pro Biene steigt um ca. 1mg innerhalb der ersten fünf Tage nach dem Schlüpfen, und die Konversionsfaktoren sind die oben erwähnten, dann werden für eine Arbeiterin 39 mg Pollen benötigt. Addieren wir diese Pollenmenge zu den 125 bis 140 mg Pollen, die zur Aufzucht einer Arbeiterin nötig sind^{1, 23}, so benötigt eine Arbeiterin während ihres ganzen Lebens 160 bis 180 mg Pollen. Anhand von Schätzungen der Jahrespollenzufuhr, des Polleneiweissgehalts und der Anzahl Brutzellen in 59 Völkern, wiesen Wille & Imdorf⁷² nach, dass ca. 180 mg Pollen verfügbar sind um eine Biene aufzuziehen; das stimmt mit den vorherigen Schätzungen überein. In Zentraleuropa ziehen gesunde Völker ohne Brutunterbrechungen ungefähr 100'000 bis 200'000 Bienen pro Jahr auf 75. Pro Volk und Jahr können folglich 17 bis 34 kg Pollen erforderlich sein.

Es ist unbedingt zu beachten, dass all diese Ergebnisse auf verschiedenen Annahmen beruhen. Sie sollen nur zur groben Schätzung des Pollenbedarfs von Honigbienen dienen. Wir wissen ebenfalls sehr wenig über die völkerabhängige Variation von Faktoren wie Pollenmenge, die pro Larve gesammelt wird, oder Stickstoffgehalt von Larven vor der Verpuppung. Erstere scheint innerhalb verschiedener Völker beträchtlich zu variieren^{2, 74}. Die botanische Zusammensetzung des Pollens kann – unter andern Faktoren – die Anzahl der mit einer gewissen Pollenmenge aufgezogenen Bienen bestimmen⁹.

Pollenverdauung

Der Wert des Pollens wird natürlich zu einem grossen Teil bestimmt von der Wirksamkeit, mit der er von einem Organismus verdaut werden kann. Die Verdauung von Pollen kann recht schwierig sein wegen der verschiedenen Zellwandschichten, die das nährstoffreiche Zytoplasma umgeben. Die Innerste dieser Schichten heisst Intine und besteht hauptsächlich aus Zellulose und Pektin. Die äussere Schicht, die Exine, besteht aus Sporopollenin und ist im allgemeinen perforiert von sogenannten Keimöffnungen. Die Exine ist überzogen vom halbfesten Pollenkitt, der aus Lipiden, Proteinen und Kohlenhydraten besteht⁵⁵.

Die Honigblase der Bienen dient vor allem als Speicherorgan; sie kann auch an der Pollenverdauung beteiligt sein. So berichten Klungness & Peng³², dass der grösste Teil der Pollenkittschicht des Löwenzahnpollens (*Taraxacum officinale*) in der Honigblase von der Exine abgelöst wird. Andererseits behaupten Peng et al.⁵², der Pollenkitt werde erst im Mitteldarm abgelöst.

Aus der Honigblase gelangt der Pollen durch den Ventiltrichter (proventriculus), wo er zu einem Klumpen, dem sogenannten Bolus, geformt wird, in den Mitteldarm (siehe 5 und dort angegebene Literatur). Kroon et al.³⁴ vertreten die Meinung, Unterschiede des osmotischen Drucks zwischen Honigblase und Mitteldarm könnten das Platzen der Pollenkörner verursachen und das nährstoffreiche Zytoplasma freisetzen. Diese Hypothese wird in andern Untersuchungen nicht bestätigt: ein hoher Anteil an intakten Pollenkörnern ist im Vorderteil des Mitteldarms zu finden^{33, 52}. Im Mitteldarm wird der Pollenbolus von mehreren Membranschichten umhüllt, die wahrscheinlich den Darm vor Verletzungen schützen und Verdauungsfermente abgeben können (siehe 5 und dort angegebene Literatur).

Im Vorderteil des Mitteldarms scheint das Protoplasma des Löwenzahnpollens nach und nach durch die Keimöffnungen weggeschafft zu werden⁵². Im mittleren und hinteren Teil des Mitteldarms ist ein immer höherer Anteil an Pollenkörnern mit geplatzen Zellwänden und einer starken Abnahme des Protoplasmavolumens zu beobachten^{33, 52}. Die Exine der Zellwand ist unverdaulich, im Gegensatz zur Intine, deren Polysaccharidbestandteile teilweise abgebaut werden^{32, 33}.

Die meisten der oben erwähnten Untersuchungen konzentrieren sich auf Löwenzahnpollen. Über andere Pollenarten und die Wirksamkeit der Pollenverdauung sind wenig bedeutungsvolle Angaben verfügbar. Crailsheim et al.¹³ beschreiben, dass der Anteil an leeren Pollenkörnern im Enddarm höher ist bei Pollen von *Castanea* als von *Trifolium*. Im übrigen scheint der Wirkungsgrad der Pollenverdauung mit zunehmendem Alter der Bienen abzunehmen¹³. In Übereinstimmung damit wird eine maximale Lipaseaktivität im Darm von 3-12 Tage alten Arbeitsbienen beschrieben³⁶, wir wissen aber nicht, ob Ähnliches für andere Verdauungsenzyme gilt. Schmidt & Buchmann⁵⁸ analysieren eingehend die Futteraufnahme und die Ausscheidung in einem Bienenvolk. Sie berichten, dass 83% des mit dem Pollen aufgenommenen Stickstoffs von den Insekten genutzt wird, was auf eine hocheffiziente Pollenverdauung hinweist. Obwohl Larven nur sehr wenig Pollen direkt konsumieren (siehe oben), scheinen auch sie diese Futterquelle höchst rationell zu verdauen. So ergaben Analysen des Darminhalts von mit Maispollen gefütterten Larven, dass mindestens 98% der Pollenkörner wenigstens teilweise verdaut waren⁴.

Ausblick

Untersuchungen aus verschiedenen Ländern zeigten, dass der Hauptanteil des Pollens bei einer beschränkten Anzahl Pflanzen gesammelt wird. Oft sind das häufig vorkommende Arten wie Nutz-

pflanzen. Diese Erkenntnis zeigt, dass Honigbienen unter der Verarmung der Flora in landwirtschaftlichen Gebieten nicht unbedingt leiden. Allerdings können Perioden des Pollenmangels vorkommen, die in einer reichhaltigeren Umgebung nicht beobachtet werden⁶⁴.

Pflanzenreichtum ist sicher nicht der einzige Faktor, der das Sammelverhalten der Honigbienen beeinflusst: es scheinen echte Vorlieben zu existieren. In einigen Studien wird behauptet, solche Vorlieben basierten wahrscheinlich nicht auf der Einschätzung des Nährwerts einer bestimmten Pollenart. Unklar bleibt aber, welche Faktoren wirklich den für Bienen geltenden Wert einer Futterquelle bestimmen.

Pollen hoher Qualität ist nötig, um die Ausbildung der Futtersaftdrüsen bei jungen Arbeitsbienen zu induzieren. Diese Drüsen bilden den Futtersaft, mit dem die Larven gefüttert werden. Eine Arbeiterin benötigt während ihres ganzen Lebens schätzungsweise 160 bis 180 mg Pollen mit einem durchschnittlichen Stickstoffgehalt von 20%. Dies bedeutet: ein Volk, das 150'000 Bienen pro Jahr aufzieht, muss ungefähr 25 kg Pollen sammeln. Eine direkte Beziehung zwischen Pollenverfügbarkeit und Volksentwicklung ist zu erwarten. Dieses Thema wird im zweiten Teil dieser Rückschau behandelt und erscheint in einer der folgenden Nummern von „Bee World“.

Dank

Dieser Bericht wurde finanziell unterstützt von Agroscope Liebefeld-Posieux und von Frau M. Wille. Wir danken W. Nentwig für die Benutzung des Arbeitsraums und S. Fink, T. Giger, G. Heckel, S. Neuenschwander und G. Soland-Reckeweg für die hilfreichen Diskussionen.

Literaturverzeichnis

1. ALFONSUS, E C (1933) Zum Pollenverbrauch des Bienenvolkes. Archiv für Bienenkunde 14: 220-223.
2. AL-TIKRITY, W S; BENTON, A W; HILLMAN, R C; CLARKE, W W J (1972) The relationship between the amount of unsealed brood in honeybee colonies and their pollen collection. Journal of Apicultural Research 11: 9-12.
3. AUCLAIR, J L; JAMIESON, C A (1948) A qualitative analysis of amino acids in pollen collected by bees. Science 108: 357-358.
4. BABENDREIER, D; KALBERER, N; ROMEIS, J; FLURI, P; BIGLER, F (2004) Pollen consumption in honey bee larvae: a step forward in the risk assessment of transgenic plants. Apidologie, in press.
5. BARKER, R J; LEHNER, Y (1972) A look at honey bee gut functions. American Bee Journal 112: 336-338.
6. BEGON, M; HARPER, J L; TOWNSEND, C R (1996) Ecology - Individuals, Populations and Communities. Blackwell Science; Oxford, UK; 1068 pp (3rd edition).
7. BINZ, A; HEITZ, C (1990) Schul- und Exkursionsflora für die Schweiz. Schwabe & Co AG; Basel; 659 pp (19th edition).
8. CALE, G H J (1968) Pollen gathering relationship to honey collection and egg-laying in honey bees. American Bee Journal 108: 8-9.
9. CAMPANA, B J; MOELLER, F E (1977) Honey bees: Preference for and nutritive value of pollen from five plant sources. Journal of Economic Entomology 70: 39-41.
10. COFFEY, M F; BREEN, J (1997) Seasonal variation in pollen and nectar sources of honey bees in Ireland. Journal of Apicultural Research 36: 63-76.
11. COOK, S M; AWMACK, C S; MURRAY, D A; WILLIAMS, I H (2003) Are honey bees' foraging preferences affected by pollen amino acid composition? Ecological Entomology 28: 622-627.

12. CRAILSHEIM, K (1990) Protein synthesis in the honeybee (*Apis mellifera* L.) and trophallactic distribution of jelly among imagos in laboratory experiments. *Zoologisches Jahrbuch Physiologie* 94: 303-312.
13. CRAILSHEIM, K; SCHNEIDER, L H W; HRASSNIGG, N; BÜHLMANN, G; BROSCH, U; GMEINBAUER, R; SCHÖFFMANN, B (1992) Pollen consumption and utilization in worker honeybees (*Apis mellifera carnica*): dependence on individual age and function. *Journal of Insect Physiology* 38: 409-419.
14. DAY, S; BEYER, R; MERCER, A; OGDEN, S (1990) The nutrient composition of honeybee-collected pollen in Otago, New Zealand. *Journal of Apicultural Research* 29: 138-146.
15. DEGROOT, A P (1953) Protein and amino acid requirements of the honey bee (*Apis mellifera* L.). *Physiologia comparata et oecologia* 3: 197-285.
16. DELARZE, R; GONSETH, Y; GALLAND, P (1999) Lebensräume der Schweiz - Ökologie - Gefährdung - Kennarten. Ott Verlag; Thun; 413 pp.
17. DOULL, K M (1980) Relationships between consumption of a pollen supplement, honey production and broodrearing in colonies of honeybees *Apis mellifera* L. I. *Apidologie* 11: 361-365.
18. FLURI, P; BOGDANOV, S (1987) Age dependence of fat body protein in summer and winter bees (*Apis mellifera*). In Eder, J; Rembold, H. (eds) *Chemistry and biology of social insects*. Verlag J. Peperny; München; pp 170-171.
19. FREE, J B (1963) The flower constancy of honeybees. *Journal of Animal Ecology* 32: 119-131.
20. FREE, J B (1970) *Insect pollination of crops*. Academic Press; London, UK.
21. HAGEDORN, H H; MOELLER, F E (1967) The rate of pollen consumption by newly emerged honey bees. *Journal of Apicultural Research* 6: 159-162.
22. HAYDAK, M H (1934) Changes in total nitrogen content during the life of the imago of the worker honeybee. *Journal of Agricultural Research* 49: 21-28.
23. HAYDAK, M H (1935) Brood rearing by honeybees confined to a pure carbohydrate diet. *Journal of Economic Entomology* 28: 657-660.
24. HAYDAK, M H (1959) Changes with age in weight and nitrogen content of honeybees. *Bee World* 40: 225-229.
25. HAYDAK, M H (1970) Honey bee nutrition. *Annual Review of Entomology* 15: 143-156.
26. HERBERT, E W J (1992) Honey bee nutrition. In Graham, J E (ed) *The hive and the honey bee*. Dadant & Sons Inc.; Hamilton, Illinois; pp. 197-233.
27. HERBERT, E W J; SHIMANUKI, H (1978) Chemical composition and nutritive value of bee-collected and bee-stored pollen. *Apidologie* 9: 33-40.
28. HERBERT, E W J; MILLER-IHLI, N J (1987) Seasonal variation of seven minerals in honey bee collected pollen. *American Bee Journal* 127: 367-369.
29. IMDORF, A; RICKLI, M; KILCHENMANN, V; BOGDANOV, S; WILLE, H (1998) Nitrogen and mineral constituents of honey bee worker brood during pollen shortage. *Apidologie* 29: 315-325.
30. JAXTHEIMER, R (1949) Die Ausnutzung der heimischen Flora durch die Bienen. *Archiv für Bienenkunde* 25: 17-30.
31. JOHNSON, B R (2003) Organization of work in the honeybee: a compromise between division of labour and behavioural flexibility. *Proceedings of the Royal Society London Series B* 270: 147-152.
32. KLUNGNESS, L M; PENG, Y S (1984) A histochemical study of pollen digestion in the alimentary canal of honeybees (*Apis mellifera* L.). *Journal of Insect Physiology* 30: 511-521.
33. KLUNGNESS, L M; PENG, Y S (1984) Scanning electron microscope observations of pollen food bolus in the alimentary canal of honeybees (*Apis mellifera* L.). *Canadian Journal of Zoology* 62: 1316-1319.
34. KROON, G H; PRAAGH, J P V; VELTHUIS, H H W (1974) Osmotic shock as a prerequisite to pollen digestion in the alimentary tract of the worker honeybee. *Journal of Apicultural Research* 13: 177-181.
35. LEVIN, M D; BOHART, G E (1955) Selection of pollens by honey bees. *American Bee Journal* 95: 392-393.

36. LOIDL, A; CRAILSHEIM, K (2001) Free fatty acids digested from pollen and triolein in the honeybee midgut. *Journal of Comparative Physiology B* 171: 313-319.
37. LOUVEAUX, J (1958) Recherches sur la récolte du pollen par les abeilles (*Apis mellifica* L.). PhD thesis, University of Paris; 206 pp.
38. LUNAU, K (2000) The ecology and evolution of visual pollen signals. *Plant Systematics and Evolution* 222: 89-111.
39. MAURIZIO, A (1941) Über ein Massensterben von Bienen, verursacht durch Pollen von *Ranunculus puberulus* Koch. *Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft* 149-150.
40. MAURIZIO, A (1950) The influence of pollen feeding and brood rearing on the length of life and physiological condition of the honeybee - Preliminary Report. *The Bee World* 31: 9-12.
41. MAURIZIO, A (1953) Weitere Untersuchungen an Pollenhöschchen. Beihefte zur Schweizerischen Bienen-Zeitung 2: 486-556.
42. MAURIZIO, A (1954) Pollenernährung und Lebensvorgänge bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). *Landwirtschaftliches Jahrbuch der Schweiz* 68: 115-193.
43. MAURIZIO, A; KOLLMANN, H (1949) Beobachtungen an Pollenhöschchen. *Schweizerische Bienen-Zeitung* 72.
44. MCGREGOR, S E (1976) Insect pollination of cultivated crop plants. Agricultural Research Service; Washington, D. C., USA.
45. MCLELLAN, A R (1976) Factors affecting pollen harvesting by the honeybee. *Journal of Applied Ecology* 13: 801-811.
46. van der MOEZEL, P G; DELFS, J C; PATE, J S; LONERAGAN, W A; BELL, D T (1987) Pollen selection by honeybees in shrublands of the northern sandplains of Western Australia. *Journal of Apicultural Research* 26: 224-232.
47. MORGENTHALER, O; MAURIZIO, A (1941) Die "Bettlacher Maikrankheit", eine Vergiftung durch Hahnenfuss-Pollen. *Schweizerische Bienen-Zeitung* 64: 538.
48. OLSEN, L G; HOOPINGARNER, R; MARTIN, E C (1979) Pollen preferences of honeybees sited on four cultivated crops. *Journal of Apicultural Research* 18: 196-200.
49. O'NEAL, R J; WALLER, G D (1984) On the pollen harvest of the honey bee (*Apis mellifera* L.) near Tucson, Arizona (1976-1981). *Desert Plants* 6: 81-109.
50. PARKER, R L (1926) The collection and utilization of pollen by the honeybee. *Memoir Cornell University Agricultural Experiment Station* 98: 3-55.
51. PEARSON, W D; BRAIDEN, V (1990) Seasonal pollen collection by honeybees from grass/shrub highlands in Canterbury, New Zealand. *Journal of Apicultural Research* 29: 206-213.
52. PENG, Y S; NASR, M E; MARSTON, J M; FANG, Y (1985) The digestion of dandelion pollen by adult worker honeybees. *Physiological Entomology* 10: 75-82.
53. PERNAL, S F; CURRIE, R W (2002) Discrimination and preferences for pollen-based cues by foraging honeybees, *Apis mellifera* L. *Animal Behaviour* 63: 369-390.
54. RABIE, A L; WELLS, J D; DENT, L K (1983) The nitrogen content of pollen protein. *Journal of Apicultural Research* 22: 119-123.
55. ROULSTON, T; CANE, J H (2000) Pollen nutritional content and digestibility for animals. *Plant Systematics and Evolution* 222: 187-209.
56. ROULSTON, T; 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.
57. SABATINI, A G; VECCHI, M A; WILLE, M; WILLE, H (1987) Sulla raccolta del polline da parte delle api analizzata in tre diverse località nel 1981-1982 e nel 1982-1983. *Apicoltura* 3: 113-156.
58. SCHMIDT, J O; BUCHMANN, S L (1985) Pollen digestion and nitrogen utilization by *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae). *Comparative Biochemistry and Physiology* 82A: 499-503.
59. SEVERSON, D W; PARRY, J E (1981) A chronology of pollen collection by honeybees. *Journal of Apicultural Research* 20: 97-103.

60. SHAWER, M B (1987) Major pollen sources in Kafr-El-Sheikh, Egypt, and the effect of pollen supply on brood area and honey yield. *Journal of Apicultural Research* 26: 43-46.
61. SOKAL, R R; ROHLF, F J (1995) *Biometry*. W.H.Freeman and Company; New York, U.S.A.; 887 pp.
62. SOMERVILLE, D C; NICOL, H I (2002) Mineral content of honeybee-collected pollen from southern New South Wales. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 42: 1131-1136.
63. STANDIFER, L N (1967) A comparison of the protein quality of pollen for growth-stimulation of the hypopharyngeal glands and longevity of honey bees, *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae). *Insectes sociaux* 14: 415-426.
64. STEFFAN-DEWENTER, I; KUHN, A (2002) Honeybee foraging in differentially structured landscapes. *Proceedings of the Royal Society London Series B* 270: 569 - 575.
65. SYNGE, A D (1947) Pollen collection by honeybees (*Apis mellifera*). *Journal of Animal Ecology* 16: 122-138.
66. TODD, F E; BRETHERICK, O (1942) The composition of pollens. *Journal of Economic Entomology* 35: 312-317.
67. VISSCHER, P K; SEELEY, T D (1982) Foraging strategy of honeybee colonies in a temperate deciduous forest. *Ecology* 63: 1790-1801.
68. VIVINO, A E; PALMER, L S (1944) The chemical composition and nutritional value of pollens collected by bees. *Archives of Biochemistry* 4: 129-136.
69. WADDINGTON, K D; NELSON, C M; PAGE, R E (1998) Effect of pollen quality and genotype on the dance of foraging honey bees. *Animal Behaviour* 56: 35-39.
70. WELLS, H; WELLS, P H (1983) Honey bee foraging ecology: optimal diet, minimal uncertainty or individual constancy? *Journal of Animal Ecology* 52: 829-836.
71. WILLE, H (1979) Pollensammeln 1978. *Schweizerische Bienen-Zeitung* 102: 1-31.
72. WILLE, H; IMDORF, A (1983) Die Stickstoffversorgung des Bienenvolkes. *Allgemeine Deutsche Imkerzeitung* 2: 37-50.
73. WILLE, H; IMDORF, A; WILLE, M; KILCHENMANN, V (1984) Jahreszeitlicher Verlauf des Polleneiweissgehaltes an einigen schweizerischen Beobachtungsstationen. *Schweizerische Bienen-Zeitung* 107: 407-417.
74. WILLE, H; IMDORF, A; BÜHLMANN, G; KILCHENMANN, V; WILLE, M (1985) Beziehung zwischen Polleneintrag, Brutaufzucht und mittlerer Lebenserwartung der Arbeiterinnen in Bienenvölkern (*Apis mellifica* L.). *Mitteilungen der schweizerischen entomologischen Gesellschaft* 58: 205-214.
75. WILLE, H; WILLE, M; KILCHENMANN, V; IMDORF, A; BÜHLMANN, G (1985) Pollenernte und Massenwechsel von drei *Apis mellifera*-Völkern auf demselben Bienenstand in zwei aufeinanderfolgenden Jahren. *Revue suisse de zoologie* 92: 897-914.
76. WILLE, M; WILLE, H (1980) Pollensammeln 1978/1979 - Vergleichende Untersuchungen. *Schweizerische Bienen-Zeitung* 103: 285-293.
77. WILLE, M; WILLE, H (1981) Die Pollenversorgung der Bienenvölker in den Jahren 1978-1980. Vergleichende Untersuchungen, botanische Aspekte. *Schweizerische Bienen-Zeitung* 104: 227-242.
78. WILLE, M; WILLE, H (1983) Vergleichende pollenanalytische Untersuchungen des Rückbehaltes in Pollenfallen, Ermittlungsjahre 1981 und 1982. *Schweizerische Bienen-Zeitung*
79. WILLE, M; WILLE, H (1984) Was hat sich in der Pollenversorgung der Bienenvölker in den letzten 35 Jahren verändert? *Schweizerische Bienen-Zeitung* 107: 463-472; 504-511.