

Diss. ETH No. 21018

**Evolution of host range in pollen generalist bees -
insights from the subgenus *Osmia* (Megachilidae: Osmiini)**

A dissertation submitted to
ETH ZURICH

for the degree of
Doctor of Sciences

presented by

Mare Haider

Dipl.-Biol., Universität Konstanz

born 18 October 1984
citizen of Germany

accepted on the recommendation of

Prof. Dr. Silvia Dorn
Prof. Dr. Nico Blüthgen
Dr. Andreas Müller

2013

1 Summary

Female bees collect large quantities of pollen and nectar for their own nourishment and to provision their offspring with. Accordingly, their close relationship to flowering plants renders bees the most important group of insect pollinators. At the same time, however, bees also compete with the plants for the pollen, which either of them needs for its reproduction. Pollen host ranges of bees vary. Whereas some bees are specialized to plants of one genus or family (oligolecty), others collect pollen from a broader pollen host range (polylecty). Growing evidence suggests that plant traits are the main factors to restrict the host plant range of bees, and that bees have to overcome these constraints in order to broaden of their host range. The aim of this study is to gain a better understanding on the restrictions underlying host plant choice in polylectic bees and on the mechanisms allowing for host range expansion.

To investigate the evolution of host plant choice in polylectic species, the phylogeny of the three closely related *Osmia* subgenera *Osmia*, *Orientosmia* and *Monosmia* (Megachilidae: Osmiini) was reconstructed based on molecular and morphological data. In combination with microscopical pollen analyses, it revealed that polylecty is the ancestral state of this clade, with oligolecty having evolved twice independently. Several intriguing patterns of host plant choice suggested that floral host ranges of polylectic species are to differing degrees constrained and strongly governed by flower morphology, pollen chemistry or nectar availability.

Whereas flower morphology can mechanically restrict the access of flower visitors to the pollen, experimental evidence suggests that plants with freely accessible pollen might exhibit unfavourable pollen properties that impede the development of unspecialized bee larvae in order to minimize pollen loss. We examined larval survival of five solitary bee species on pollen diets of two Fabaceae species, *Onobrychis viciifolia* and *Lotus corniculatus*. These plants have their anthers concealed inside their flowers and might therefore not possess unfavourable pollen

properties that additionally restrict the spectrum of pollen harvesting bees. All five bee species successfully developed on *Onobrychis* pollen diet, but larval survival on *Lotus* pollen diet was significantly reduced in two species, indicating that pollen of morphologically complex flowers is not necessarily an easy-to-use nutritional source, and that plants might exhibit multiple traits that challenge the host plant choice of bees.

The second part of this thesis explored mechanisms that might serve bees to broaden their host plant spectrum. Larval rearing experiments with five different populations of the polylectic mason bee species *Osmia cornuta* indicated that intra- and interpopulational variation exists in the ability of this bee to develop on unfavourable *Ranunculus* pollen diet. Of all five populations, few individual survived on pure *Ranunculus* pollen diet, indicating that the physiological ability to cope with the unfavourable properties of *Ranunculus* pollen is broadly existent. Moreover, as several of the *Ranunculus* fed individuals were able to reproduce and to sire viable offspring, this study provided first evidence for variation in the physiological ability of solitary bees to digest non-host pollen. This variation might provide the basis for host expansion and subsequent host shift in response to natural selection. In striking contrast to the detrimental effect of pure *Ranunculus* pollen diet on the great majority of *Osmia cornuta* larvae, admixing up to 50% of *Ranunculus* pollen diet in favourable *Sinapis* pollen diet did neither negatively affect larval survival nor adult body mass. In addition, analyses of female scopal pollen loads of *Osmia cornuta* and three closely related *Osmia* species revealed pollen mixing as common behaviour in these polyleges. Hence, larvae of pollen generalist bees might benefit from the nutrient content of unfavourable pollen without being negatively affected by its unfavourable properties if such pollen is mixed with favourable pollen. Beside physiological mechanisms, polylectic bees might thus also employ behavioural strategies concerning pollen collection, which allow them to broaden their host spectrum to plants with unfavourable pollen properties, albeit only to a certain extent.

2 Zusammenfassung

Bienenweibchen sammeln große Mengen an Pollen und Nektar als Nahrung für sich selbst und ihre Larven. Durch ihre enge Bindung an Blütenpflanzen sind Bienen somit einerseits extrem wichtige Bestäuber von Blütenpflanzen, andererseits konkurrieren sie aber mit den Pflanzen um Pollen, den beide für ihre Fortpflanzung benötigen. Die Wirtspflanzenbreite von Bienen variiert in Bezug auf das Pollensammeln sehr stark: Während manche Bienenarten auf Pollen von Pflanzen aus nur einer Gattung oder Familie spezialisiert sind (Oligolektie), haben andere ein deutlich breiteres Pollenwirtsspektrum (Polylektie). Neuere Studien zeigen, dass diese Wirtsspektren hauptsächlich durch pflanzliche Eigenschaften wie Blütenmorphologie oder Pollenchemie begrenzt sind. Bienen scheinen jedoch immer wieder Methoden zu entwickeln, diese Barrieren zu überwinden und ihr Wirtsspektrum zu erweitern. Ziel dieser Arbeit ist es, Einblicke in die Faktoren zu bekommen, die der Wirtspflanzenwahl polylektischer Bienen unterliegen und Mechanismen zu untersuchen, die zu einer Verbreiterung des Wirtspflanzenpektrums führen könnten.

Um die Evolution der Wirtspflanzenwahl von polylektischen Bienen zu untersuchen, wurde anhand molekularer und morphologischer Daten ein Stammbaum der drei nah verwandten *Osmia* Untergattungen *Osmia*, *Orientosmia* und *Monosmia* (Megachilidae: Osmiini) erstellt und die Wirtsspektren der einzelnen Arten wurden mittels mikroskopischer Pollenanalysen untersucht. Es konnte gezeigt werden, dass diese Gruppe ursprünglich polylektisch ist und Oligolektie zweimal unabhängig voneinander entstanden ist. Die Pollenspektren der einzelnen Bienenarten wiesen erstaunliche Muster auf, die darauf hindeuten, dass die Wirtspflanzenwahl von polylektischen Arten unterschiedlich stark eingeschränkt ist und sehr stark von Blütenmorphologie, Pollenchemie und Nektarangebot beeinflusst wird.

Während die Blütenmorphologie den Zugang der Bienen zum Pollen mechanisch einschränken kann, konnten frühere Studien zeigen, dass Pollenvorräte von Blüten mit leicht zugänglichem Pollen ungünstige Eigenschaften aufweisen können, die verhindern, dass sich Bienenlarven ohne spezialisierte Anpassungen darauf entwickeln können. Wir untersuchten, inwieweit sich fünf verschiedene Solitärbienearten auf Pollenvorräten von zwei verschiedenen Fabaceae-Arten, *Onobrychis viciifolia* und *Lotus corniculatus*, entwickeln können. Da diese Pflanzen ihre Antheren in den Blütenblättern verborgen haben, wodurch der Zugang von Blütenbesuchern zum Pollen deutlich eingeschränkt ist, wurde erwartet, dass ihr Pollen keine ungünstigen chemischen Eigenschaften aufweist und sich auch Bienen, die diesen Pollen natürlicherweise nicht sammeln, darauf entwickeln können. Alle fünf Bienearten konnten sich problemlos auf Pollenvorräten von *Onobrychis* entwickeln, jedoch war die Überlebensrate von zwei Bienearten auf *Lotus* Pollenvorräten deutlich vermindert. Wir schließen daraus, dass auch Pollen von Pflanzen mit unzugänglichen Blüten ungünstige chemische Eigenschaften haben kann, die zusätzlich zur Blütenmorphologie das Spektrum an pollensammelnden Bienen einschränken.

In einem zweiten Teil dieser Arbeit wurde Mechanismen untersucht, die es Bienen ermöglichen ihr Wirtspflanzenspektrum zu erweitern. Bienenlarven von fünf verschiedenen europäischen Populationen der gehörnten Mauerbiene, *Osmia cornuta*, wurden reine Hahnenfuß- (*Ranunculus acris*) Pollenvorräte als Futterquelle gegeben, auf denen sich *Osmia cornuta* Larven normalerweise nicht entwickeln können. Es zeigte sich, dass sich Individuen und Populationen deutlich in ihren Fähigkeiten unterscheiden, sich auf reinen Hahnenfuß-Pollenvorräten zu entwickeln, und dass es in allen fünf Populationen einzelne Individuen gibt, die sich erfolgreich bis zum adulten Insekt entwickeln können. Zumindest ein Teil der Individuen, die sich auf *Ranunculus* entwickelt hatten, war außerdem in der Lage sich erfolgreich fortzupflanzen. Damit konnte zum ersten Mal Variation in den physiologischen Fähigkeiten von polylektischen Bienenlarven nachgewiesen werden, die eine Erweiterung des Wirtsspektrums ermöglichen könnte.

In starkem Gegensatz zu dem schädlichen Einfluss von reinen Hahnenfuß-Pollenvorräten auf das Überleben von *Osmia cornuta* Larven, wurde in einem zweiten Schritt gezeigt, dass bis zu 50% Hahnenfuß-Pollenvorrat, der unter Ackersenf (*Sinapis arvensis*)-Pollenvorrat gemischt wurde, das Überleben und das Adultgewicht von *Osmia cornuta* nicht beeinflusst. Gleichzeitig ergaben Analysen von Pollenladungen aus den Bauchbürsten von *Osmia cornuta* und drei nah verwandten polylektischen *Osmia*-Arten, dass diese häufig Pollen aus verschiedenen Pflanzenfamilien mischen. Dadurch können Larven polylektischer Bienenarten möglicherweise von Nährstoffen des Pollens profitieren ohne negativ durch ungünstige Polleneigenschaften beeinflusst zu werden. Zusätzlich zu den physiologischen Eigenschaften der Larven kann möglicherweise also auch das Pollensammelverhalten polylektischen Bienen ermöglichen, ihr Wirtspflanzenspektrum - innerhalb bestimmter Grenzen - zu erweitern.