

Nektarproduktion i höstrapsorter

Nationella honungsprogrammet Dnr. 3.2.18-07264/2019

Sandra Lindström¹, Riccardo Bommarco², Bo Gertsson³

1. Hushållningssällskapet Skåne, 27637 Borrby
2. Sveriges lantbruksuniversitet SLU, Institutionen för ekologi, 75007 Uppsala
3. Lantmännen Lantbruk, 26881 Svalöv

Summary

Winter oilseed rape (*Brassica napus*) flowers produce nectar to attract insects that pollinate the flower while collecting pollen and nectar. Both wild bees and domestic honeybees use winter oilseed rape as a source of nutrition. Beekeepers experience that honey production varies depending on which cultivar their honeybees have visited. We reviewed the scientific literature on the nectar production and nectar sugar content of winter oilseed rape cultivars and methods for measuring this. The research has given varying results, sometimes with clear differences among the cultivars' breeding types and sometimes among cultivars. Several of the studies are older and do not include modern breeding types and cultivars. The variation may be due to more experiments being made in fields that increase the variation in measured nectar production and quality. For cultivar comparisons of potential nectar production, experiments in controlled greenhouses are preferred. The literature review showed that the nectar volume is most conveniently measured with microcapillary tubes repeatedly for reliable results. Using a refractometer to measure the sugar content of nectar provides high reliability at a relatively low cost. Analyses of compositions of sugars in the nectar requires resource intensive methods and equipment.

We performed an experiment in non-heated greenhouses and compared nectar volume and sugar content for 21 winter oilseed rape cultivars that represent three different breeding types: hybrids with male cytoplasmic sterility (CMS) or male genomic sterility (GMS) and open pollinated (OP) cultivars. We asked breeders to select cultivars that occur in the Swedish seed market or have been tried in cultivar trials in Sweden. GMS hybrids produced 6,8% and 13,8%, respectively, more sugar per flower than CMS hybrids and OP cultivars. Nectar volume and sugar content per flower did not differ among the cultivar types or among the individual cultivars. A selection of cultivars was also tested in the field. There were large differences in nectar volume between plants grown in greenhouses and in the field, which is a reminder that measurements performed under greenhouse conditions should be repeated in the field to show realistic levels of nectar production.

Sammanfattning

Höstrapsens blommor producerar nektar för att locka till sig insekter som hjälper till att pollinera blomman samtidigt som de samlar pollen och nektar. Både vilda bin och tama honungsbin använder höstraps som näringskälla. Biodlare uppfattar att honungsproduktionen varierar beroende på vilken höstrapsort deras honungsbin har besökt. Vi har sammanställt vad den vetenskapliga litteraturen har att berätta om höstrapsorters nektarproduktion, sockerhalt och metoder för att mäta dessa.

Forskningen har gett varierande resultat, ibland med tydliga skillnader mellan sorternas förädlingstyper och ibland mellan sorter. Flera av studierna är äldre och inkluderar inte moderna

förädlingstyper och sorter. Variationen mellan studier kan bero på att fler försök gjorts i fält som ökar variationen i uppmätt nektarproduktion och kvalitet. För sortjämförelser av potentiell nektarproduktion är försök i kontrollerade växthus att föredra. Litteraturgenomgången visade att nektarvolym lättast mäts med mikrokapillär-rör vid upprepade tillfällen för tillförlitliga resultat. Att använda en refraktometer för att mäta nektarns sockerhalt ger hög tillförlitlighet till en förhållandevis låg kostnad. Sammansättningen av sockerarter i nektarn kräver mer komplicerade metoder och utrustning, vilket är resurskrävande.

Vi utförde ett försök i kallväxthus och jämförde nektarvolym och sockerhalt för 21 höstrapsorter som representerar tre olika sortstyper: hybrider med cytoplasmatisk hansterilitet (CMS), hybrider med genomisk hansterilitet (GMS) och linjesorter. Vi bad förädlare att välja ut sorterna som förekommer på den svenska utsädesmarknaden eller provats i sortförsök i Sverige. Ett urval av sorterna testades även i fält. GMS-hybrider producerade 6,8% respektive 13,8% mer socker per blomma än CMS-hybrider och linjesorter, där linjesorter gav den lägsta sockermassan av de tre sortstyperna. Nektarvolym och sockerhalt per blomma skilde sig inte åt mellan sortstyperna eller mellan de enskilda sorterna. Nektarvolym och sockerhalter hos ett urval av sorterna mättes även i fält. Det fanns stora skillnader i nektarvolym mellan plantor odlade i växthus och i fält, vilket är en påminnelse om att mätningar som utförs under växthusförhållanden bör upprepas i fält för att visa verklighetstroga nivåer av nektarproduktion.

Bakgrund

För att öka insektspollinerade gröders attraktivitet för pollinerande insekter, och därmed öka chansen till god pollinering och hög och stabil skörd, har det föreslagits att inkludera egenskaper för blomning i förädlingsprogram (Dowell et al. 2019; Bailes et al. 2017). Nektar är växtens verktyg för att manipulera pollinerande insekter att besöka blommorna (Pyke et al. 2020). Nektarn är en söt vätska som förutom vatten och sockerarter även innehåller proteiner, aminosyror, enzymer, lipider och mineraler. Ibland finns det färg- och doftämnen i nektarn (Parachnowitsch et al. 2019). Det är också vanligt att det finns antibiotika och antioxidanter i nektar, men innehållet varierar mellan växtarter (Pacini & Nepi 2007). Nektarproduktionen produceras av floemvätska och påverkas av en rad olika faktorer (Kearns & Inouye 1993). Sockerhalten är oftast den viktigaste komponenten i nektarn, eftersom den utgör den primära energikällan för blombesökande insekter (Corbet 2003). Flera miljöfaktorer, till exempel luftfuktighet, lufttryck och temperatur spelar roll för nektarproduktionen; under soliga dagar, när fotosyntesen är högre, produceras mer nektar än under en molnig dag (Free 1970). Växtens tillgång till vatten och förekomsten av andra insekter som livnär sig på nektar, till exempel rapsbaggarver i vårraps (Lindström et al. 2018) påverkar tillgången till nektar för pollinerande insekter. Mognadsgraden hos ståndare och pistiller och blommans ålder påverkar också utsöndringen av nektar, liksom blommans placering på plantan (Pacini & Nepi 2007). Sockerhalt, nektarvolym och sammansättningen av sockerarter skiljer sig mellan växtarter, men även bland olika populationer och sorter inom en art (Pacini & Nepi 2007; Pierre et al. 1999). Att öka produktionen av nektar kan innebära både att grödan blir mer attraktiv för pollinerande insekter, men även att grödan får ett högre värde som födoresurs för vilda blombesökande insekter (Bailes et al. 2015; Carruthers et al. 2017; Mallinger & Prasifka 2017; Prasifka et al. 2018; Palmer et al. 2009).

Höstraps (*Brassica napus*) är en ekonomiskt betydelsefull gröda som bidrar till diversifierade växtföljder och spridning av odlarens arbetsuppgifter över växtodlingssäsongen. Raps är till största delen självbefruktande (Steffan-Dewenter 2003) och producerar hög skörd även utan pollinerande insekter. Vid god tillgång till pollinerande insekter kan skörden öka (Holland et al. 2020), men ökningen varierar mellan undersökningar med olika metoder och varierar med sortstyp (Lindström et al. 2016a, Marini et al. 2015). Under rapsens blomningsperiod, som vanligtvis inträffar under maj månad och pågår i ungefär tre till sex veckor, producerar plantorna nektar för att locka till sig insekter

som hjälper plantan att pollinera blommorna samtidigt som insekterna samlar pollen och nektar (Lindström et al. 2016a). Höstrapsens blommor har fyra nektarproducerande körtlar, nektarier, per blomma (Free 1970). Två av rapsblommans nektarier finns innanför de korta ståndarna i blommans bas. Dessa inre nektarier producerar betydligt mer nektar än de två yttre nektarierna, som finns utanför blommans två par långa ståndare (Davis et al. 1986). Nektarn utsöndras av nektarierna och ligger sedan på körtelns yta (figur 1).



Figur 1. Höstrapsblommor med synliga nektardroppar ur olika perspektiv.

Många insektsgrupper, bland annat vilda bin, honungsbin ochflugor, använder höstraps som näringskälla under den relativt korta men massiva blomningen (Lindström et al. 2016b). Rapsens attraktionskraft på insekter kan både innebära att insektspopulationerna får ett tillskott av föda som gör att de kan växa (Riedinger et al. 2015), men också att blombesökande insekter dras till höstrapsen och därmed att andra växter i landskapet får färre blombesök (Holzschuh et al. 2016). Honungsbin kan bidra till ökad skörd genom pollinering. I storskaliga landskapsförsök var höstrapskörden 11% högre i fält med motsvarande 2 honungsbisamhällen per hektar jämfört med fält som saknade honungsbin (Lindström et al. 2016a). Tack vare den tidiga blomningen utgör höstrapsen en viktig resurs för honungsbi odlare tidigt på säsongen när samhället är i en kraftig tillväxtfas efter vintern. Biodlare uppfattar att honungsproduktionen varierar med vilken höstrapsort deras honungsbin har besökt. Trots att det finns tidigare studier som visar att nektarproduktion varierar mellan höstrapsorter (Pierre et al. 1999; Bertazinni & Forlani 2016, Ouvrard et al. 2017, Carruthers et al. 2017), saknas det information om nordeuropeiskt sortmaterial och det ingår inte vägledande nektarmätningar i förädlingsarbetet.

Höstraps har under lång tid förädlats med traditionell linjeförädlingsteknik som utgår ifrån korsningar och urval av genotyper (enskilda plantor) som har önskvärda egenskaper bland avkomman, för att sedan renodla frön under flera generationer och till sist uppföröka utsädet (Becker et al. 2009). Under 1990-talet utvecklades tekniker för hybridförädling som drar nytta av heterosiseffekt (Becker et al. 2009). I hybridförädling utgår man ifrån en linje som är pollendonator som korsas med en moderlinje som är hansteril (Becker et al. 2009). Linjen som är hanfertil, pollendonatorn, återställer fertiliteten hos avkomman, vilket innebär att den producerar pollen. Det är korsningsavkomman som utgör en hybrid som testas i försök, för att sedan marknadsföras som en ny hybridsort. Hansteriliteten tas fram genom att utnyttja gener som styr hansterilitet i antingen det cytoplasmatiske genomet eller i kärngenomet, vilket ger upphov till sorter utvecklade med antingen cytoplasmatisk hansterilitet (CMS) eller genomisk hansterilitet (GMS) (Friedt & Snowdon 2009). Dessa hybridförädlingsmetoder är inte att förväxla med GMO-teknik. Få studier har jämfört nektarproduktionen i rapsorter av dessa olika sorttyper.

Det finns ett flertal sorter för odlare att välja bland på den svenska marknaden och varje år testas ett stort antal nya sorter för att undersöka odlingsvärdet i Sverige. År 2018/2109 testades 73 höstrapsorter i Sverige (Gunnarsson 2019). Nektarproduktion inkluderas dock inte i

förädlingsprogrammen (Allen-Wardell et al. 1998) och det saknas information om nektarproduktion att tillgå från svenska utsädesproducenter (Gertsson, muntligt 2020).

Vi har sammanställt den vetenskapliga litteraturen kring nektarproduktion och sockerhalt i höstrapsorter och hur denna kan mätas, samt undersökt skillnader i nektarproduktion hos rapssorter marknadsförda eller provade i Sverige och förädlade med antingen traditionell linjeteknik, hybridteknik med CMS eller hybridteknik med GMS. Vi bad förädlare att välja ut 21 höstrapsorter som förekommer på den svenska utsädesmarknaden eller är provade i Sverige. Dessa odlades i kallväxthus och undersöktes med avseende på nektarvolym och sockerhalt. Ett urval av sorterna testades även i fält.

Våra frågeställningar var:

1. Vilken metod är lämplig att använda för att mäta skillnader i nektarproduktion i höstrapsförädling?
2. Skiljer sig sockermassaproduktion, nektarvolym och sockerhalt per blomma mellan höstrapsorter testade för den svenska utsädesmarknaden?
3. Skiljer sig sockermassaproduktion, nektarvolym och sockerhalt per blomma mellan med de tre förädlingstyperna?

Sammanfattning av den vetenskapliga litteraturen

Nedan sammanfattar vi några av de viktigaste vetenskapliga studierna om höstrapsorters nektarproduktion. Studierna har haft olika syften, är utförda på olika platser i Europa och har använt sig av olika metoder, vilket återspeglas i varierande nivåer av genomsnittliga nektarvolym, sockerhalter och total sockermassa per blomma.

Pierre et al. (1999) jämförde nektarsekretion i 71 höstrapsorter odlade i fält. Av dessa sorter var 64 hanfertila och 20 dubbellåga, dvs med låga halter av erukasyra och glukosinolater. Idag är alla sorter på marknaden dubbellåga. Nektarvolymen mättes med mikropipetter vid ett tillfälle under full blom. Fem plantor från varje sort försågs med påsar i ett dygn innan nektarn samlades in på morgonen. Sockerhalten i nektarn bestämdes med högupplösande vätskekromatografi. De dubbellåga sorterna utsöndrade i genomsnitt 2,34 (\pm (SE) 0,26) μ l nektar. Nektarvolymen skilde sig mellan sorter, men författarna kunde inte se att sockerhalterna varierade med sort.

Bertazzini & Forlani (2016) undersökte nektarproduktion hos 44 höstrapsorter, varav 16 var linjesorter och 28 hybridsorter, i ett replikerat och randomiserat parcellförsök i fält i Italien. Under första delen av blomningen, när 30-50 % av blommorna på toppskottet är öppna och äldre kronblad faller, samlades nektar in genom centrifugering tidig eftermiddag-eftermiddag från 12 nyligen öppnade blommor som inte besökts av insekter, per sort. Nektarvolymen mättes därefter med mikropipett och sockerhalt och sockersammansättning mättes med enzymatiska metoder. Studien visade ingen skillnad i sockerhalt mellan sorter. Däremot påvisades stora skillnader i nektarvolym mellan sorterna, med värden mellan 0,02-0,75 μ l per blomma. Linjesorter producerade 50% större nektarvolym än hybridsorter, där linjesorter i genomsnitt gav ca 0,32 μ l per blomma, medan hybridsorter gav i genomsnitt ca 0,21 μ l per blomma. Författarna föreslår att skillnaden mellan förädlingstyperna kan bero på att hybridsorter producerar fler blommor per planta, och att det kan leda till att honungsbin har lägre preferens för hybridsorter. De förhållandevis låga nektarvolymerna jämfört med studierna av Pierre et al. (1999) och Ouvrard et al. (2017) kan bero på de olika metoderna för nektarinsamling, men även på skiftande fältförhållanden och miljöfaktorer.

Ouvrard et al. (2017) mätte nektarproduktion i sex höstrapsorter odlade i fält i Belgien. Fyra av sorterna (DK Exsor, Dynastie, DK Explicit och DK Exstorm) var odlade i egna fält, medan två av sorterna (DK Exquisite och DK Excellium) odlades i vars två fält (2-25 ha storlek per fält med minst

tre km avstånd mellan fälten). I varje fält mättes nektarproduktionen med mikrokapillärrör i 30 blommor som hade varit påsade i 24 timmar innan mätning. I genomsnitt för de åtta fälten (bestående av sex sorter) producerade blommorna i genomsnitt 1,24 μl (\pm (SD) 1,2) nektar med 47,76% (\pm 22,1) sockerhalt vilket resulterade i 645 μg (\pm 692) socker per blomma. Sorterna skilde sig i både producerad nektarvolym, sockerhalt och sockermassa. DK Exstorm producerade den högsta sockermassan av de sex sorterna. Det saknas uppgifter om temperatur och luftfuktighet i undersökningen, samt ålder på de uppmätta blommorna och var på plantan de satt. Värt att notera är att de olika sorterna odlades på vars ett fält, vilket kan ha lett till variation i odlingsomständigheter och miljöfaktorer. Författarna uppskattar att ett hektar höstraps i genomsnitt producerar 14,5 l nektar per dag under full blom (Ouvrard et al. 2017).

I en studie från Rothamsted, Storbritannien, jämförde Carruthers et al. (2017) nektarproduktionen i 23 höstrapsorter, varav åtta linjesorter, sex CMS-hybrider och nio GMS-hybrider i en randomiserad komplett blockdesign med sju plantor per sort i växthus med kontrollerade odlingsförhållanden. Nyutslagna blommor märktes och tömdes efter ett dygn på nektar, och efter ytterligare ett dygn mättes nektarvolymen med mikrokapillärrör efter ett strikt kontrollerat tidsschema i 146 blommor. Sockerhalten i nektarn mättes med högupplösande vätskekromatografi i samband med analys av sockerkomposition. Därefter beräknades den producerade sockermassan per planta. I genomsnitt producerade blommorna 238 (\pm 0,020) μg socker per blomma och dygn. Nektarvolymen var i genomsnitt 0,9 μl (\pm 0,021) per blomma och dygn och sockerkoncentrationen var i genomsnitt 32,4 (\pm 0,66) g sukros per 100 g nektar. Sockerhalten i nektarn skilde sig inte mellan eller inom förädlingstyperna. GMS-hybrider producerade mer nektar och högre sockermassa per blomma än CMS-hybrider och linjesorter. Inom förädlingstyperna påträffades inte skillnader i nektarproduktion mellan sorterna. GMS-hybrider producerade färre antal blommor. Linjesorter producerade de lägsta nektarvolymerna och sockerkoncentrationen per blomma. När författarna beräknade en plantas totala nektarproduktion, med hänsyn taget till antalet blommor per planta, producerade GMS-hybrider 1,73 gånger så mycket nektar som linjesorter.

Lankinen et al. (2018) mätte nektarvolym med mikrokapillärrör i tre linjesorter (Galileo, Vision och Catalina) och fyra hybrid sorter (Visby, Excalibur, Abakus och Compass) i tre blommor per planta i sju till åtta plantor per sort odlade i växthus i Sverige. Det fanns inga skillnader mellan sorter, och nektarvolymerna var låga, i genomsnitt 0,031 μl (\pm 0,0035) per blomma. Sockerkoncentration mättes inte i studien.

Metoder för att mäta nektarproduktion

Nektarvolym och sockerhalt i nektar varierar med en lång rad faktorer, både blommans ålder, mognad och position på plantan, och miljöfaktorer. Det är därför av största vikt att begränsa denna variation i mätningar som avser att jämföra sortskillnader. Det är därför rekommenderat att inkludera blommor av samma ålder, men av olika storlekar och från olika platser av plantan (Galetto & Bernardello 2005). Det är också av betydelse att ha tillräcklig replikering av plantor inom varje sort, snarare än att förlita sig av att mäta flera blommor från samma planta. Mätningar av nektarproduktion bör koncentreras till en viss tid, för att minska inflytandet av variation över dygnet (Galetto & Bernardello 2005). I växter som producerar nektar utifrån floemvätska, som raps gör, är påverkan av fotosyntesen stor (Pacini & Nepi 2007). Nektarproduktionen når en topp kring middag-eftermiddagstid när fotosyntesen har pågått under några timmar, men kan också begränsas av vattenbrist mitt på dagen (Kearns & Inouye 1993).

För att minska variationen är det lämpligt att hålla miljöfaktorerna så konstanta som möjligt. Till exempel bör bevattning inte ske under mätningstillfället (Kearns & Inouye 1993). Det rekommenderas även att mäta temperatur och luftfuktighet kring blommorna under nektarmätningarna (Galetto & Bernardello 2005).

Om upprepade mätningar ska göras bör särskild försiktighet iakttagas så att man inte skadar vävnaden i nektarierna (Pacini & Nepi 2007). Man bör också ta hänsyn till att upprepade mätningar kan stimulera nektarproduktion (Kearns & Inouye 1993). Efter tömning av en rapsnektarier fylls denna på med nektar igen redan efter 30 minuter (Meyerhoff 1958).

När sorterna odlas på samma plats och är möjliga för nektarätande insekter att besöka, finns det risk att den tillgängliga nektarn vid en viss tidpunkt (nectar standing crop) påverkas av vilka insekter som har besökt blommorna nyligen (Kearns & Inouye 1993; Pacini & Nepi 2007). För att undvika detta bör man vidta åtgärder för att förhindra att blombesökande insekter kommer åt nektarierna. Detta görs vanligtvis genom att odla plantorna i stängda utrymmen, till exempel i växthus eller nätburar, eller genom att trä perforerade påsar över hela eller delar av plantan (Kearns & Inouye 1993). Att stänga in plantorna i olika miljöer kan påverka miljöfaktorer kraftigt, till exempel temperatur och luftfuktighet, i så stor utsträckning av nektarproduktionen påverkas. Minst påverkan på temperatur ger myggnät (Kearns & Inouye 1993). Jämförelser av sorter odlade i skyddade miljöer som växthus, kan kompletteras med mätningar under fältförhållanden.

Nektarvolym

Det finns en rad olika metoder för att mäta nektarvolymen från blommor, till exempel genom att samla upp nektar med en spruta eller centrifugera hela blommor (Kearns & Inouye 1993). Det går även att samla upp nektar med filterpapper eller genom att skölja nektarierna med destillerat vatten. Ytterligare metoder att mäta nektarvolymen är att homogenisera nektarier med vatten eller att använda en mikrometer. I blommor med hanterbar storlek på blomman och nektarvolymen är det vanligaste att mäta nektarvolymen med mikrokapillärrör (figur 2). Genom att lägga an kapillärröret till nektarien kan man utnyttja kapillärkraften i det tunna gläseröret för att samla upp nektarn. Efter att all nektar sugits in i kapillärröret mäter man nektarpelarens längd. Mikrokapillärröret behöver ha en storlek som är anpassad till de aktuella nektarmängderna (Corbet 2003). Till raps passar det med 1-5 μ l mikrokapillärrör med 0,64-0,92 mm ytterdiameter med en hydrofil yta, till exempel glas. Vid höga sockerhalter kan det vara svårt att få upp all nektar, men detta kan lösas med att tillsätta små mängder vatten. Ett nytt, rent kapillärrör ska användas vid varje mätning, för att inte påverka kapillärflödet (Corbet 2003). Vid eventuell användning av tidigare använda kapillärrör måste dessa först rengöras enligt Corbet (2003). Fördelen med nektarinsamling med kapillärrörmetoden är att den är billig och enkel. Nackdelarna med att använda tekniken är att den är relativt tidskrävande vid stora provantal, och att man kan råka skada vävnaden, vilket kan ge problem vid upprepade mätningar på samma blomma.



Figur 2. Rapsblomma med delvis bortplockade kronblad, innanför foderbladen skymtar en nektarie. Till vänster ett 1 mikroliters kapillärrör med nektarpelare i.

Sockershalt

Nektarns sockershalt kan mätas med infärgning av nektar på kromatografipapper, fotometriska procedurer eller uppskattning av nektarns fryspunkt (Kearns & Inouye 1993). Det enklaste och vanligaste sättet är dock att använda sig av en handhållen refraktometer som mäter gram sukros per 100 gram lösning (Corbet 2003). Sukros är den huvudsakliga sockerarten i nektar, men det finns även andra, till exempel glukos och fruktos. Refraktometern ger därför ett litet mätfel, men det är litet och kan i regel negligeras (Corbet 2003). Det finns flera olika modeller att välja bland. Det viktigaste är att refraktometern är anpassad till små volymer (ca 1 μ l för mätning av rapsnektar) och att den mäter ett passande intervall av sockershalt. För mätningar i raps behöver man två refraktometrar som täcker hela intervallet av sockershalter, 0-50% respektive 45-80% gram sukros per 100 gram lösning. Om ett prov inte kan avläsas i den ena refraktormetern måste en ny nektardroppe appliceras på den andra refraktometern, eftersom nektardropparna avdunstar väldigt fort på refraktometerns yta (Corbet 2003). Efter att ha samlat upp nektarn och mätt volymen i mikrokapillärrör blåser man ut innehållet i mitten av refraktormeterprismat (Corbet 2003) och läser av värdet. Det är viktigt att göra avläsningen omgående eftersom nektarn snabbt kan avdunsta, särskilt vid låg luftfuktighet (Corbet 2003). Refraktometern behöver kalibreras innan användning.

Metod och material

I försöket ingick sju linjesorter, sju GMS-hybrider och sju CMS-hybrider, valda av sortförädlare och representerande åtta olika förädlingsprogram. Sorterna och deras förädlingstyp var blinda för försöksutförarna under datainsamling och statistik. Varje sort replikerades sju gånger vilket gav 147 plantorna som fördelades i tre kallväxthuskammare i Lantmännens kallväxthus i Svalöv. I varje växthuskammare fanns det sju rader vilka bestod av sju plantor vardera (tabell 1, figur 3). De sju

positionerna i varje rad benämndes block inom vilken randomisering gjordes. Detta innebar en inkomplett blockdesign i varje växthus eftersom alla sorter inte förekom i alla växthus.

Tabell 1. Randomisering inom block, nummer motsvarar sortnummer, se tabell 1.

Växthuskammare	Rad	Block						
		I	II	III	IV	V	VI	VII
I	1	6	15	16	11	6	3	10
I	2	14	4	10	10	20	14	19
I	3	11	7	8	16	15	10	6
I	4	9	11	2	20	4	15	8
I	5	3	20	5	3	1	2	1
I	6	10	6	7	9	5	9	3
I	7	7	13	13	17	12	18	13
II	8	1	16	17	5	16	17	12
II	9	2	8	11	7	7	5	15
II	10	20	5	19	8	10	1	2
II	11	21	19	1	12	21	8	21
II	12	16	2	3	4	8	7	18
II	13	8	21	6	1	11	4	16
II	14	4	14	15	21	18	12	7
III	15	15	10	4	18	2	20	9
III	16	5	9	9	14	14	21	5
III	17	19	17	12	2	9	6	4
III	18	12	18	21	13	19	13	14
III	19	17	3	20	15	17	16	11
III	20	13	1	18	6	3	11	17
III	21	18	12	14	19	13	19	20



Figur 3. Fotografi på rapsplantorna i en av tre växthuskammare den 6 april 2020.

För att få en indikation på hur nektarproduktionen skiljer sig mellan växthusförhållanden och fältförhållanden gjorde vi även kompletterande mätningar av nektarvolym, sockerhalt och stamdiameter i tretton av sorterna, fyra av GMS-hybriderna, fyra av linjesorterna, och fem av CMS-hybriderna, i ett existerande avkastningsförsök i fält.

Skötsel av plantorna

Växtmaterialet såddes i krukväxtjord med leca och långtidsverkande gödning (osmocote) (SW Horto AB, Hammenhög) i svarta 6,2*6,2*5,5 cm krukor den 16 september 2019. I de tre växthuskammarna spreds 11 PK innan jorden frästes och därefter spreds 284g YaraMila raps. Plantorna sattes ut i växthuskammarna den 22 oktober 2019. Plantorna planterades med 16 cm mellanrum i de totalt 115 cm långa raderna. I varje växthus planterades sju rader; fyra på vänster sida och tre på höger sida om ingången. Mellan raderna var det 130 cm, förutom mellan rad tre och fyra med 105 cm. Den 27 december vintervattnades alla plantor. På våren genomfördes en ogrärensning den 5 mars, plantorna gödslades med kalksalpeter (515g) och kieserit (277g) och droppbevattning installerades. I takt med att plantorna sträckte stöttades de upp med uppbindning. Förutom applicering av snigelgift (18 mars, SLUXX, Nordisk Alkali AB) med ett fåtal granulat i varje hörna och på mitten av långsidan utfördes inget växtskydd. Växthusens dörröppningar försågs med nätgardiner (IKEA gardin Skyra) för att förhindra insekter från att komma in i växthusen.

Utvecklingsstadium

Innan blomning bedömde vi alla plantors utvecklingsstadier i de tre växthuskammarna enligt Lancashire et al. (1991).

Miljöfaktorer

Eftersom nektarproduktion kan variera med lufttemperatur och relativ luftfuktighet (Mohr & Jay 1990, Chabert et al 2018) mätte vi lufttemperatur (°C) och relativ luftfuktighet (%) med en väderstation i vardera av de tre växthuskammarna, före samt efter de avslutade nektarmätningarna vid varje mätdag. Vi noterade även det rådande vädret utanför växthuset enligt följande: sol, delvis molnigt, molnigt, regn.

Nektarvolym

Eftersom vårt fokus var att studera sortens betydelse för nektarproduktionen valde vi att begränsa mätningarna till den period under dygnet då nektarproduktionen är som störst, dvs mellan klockan 11 och 16 (Bertazzini & Forlani 2016). Vi mätte nektarvolym och sockerhalt under fyra dagar per vecka (tisdag – fredag) under tre veckor. Varje vecka mätte vi plantor i första och andra raden på tisdagar, i den tredje och fjärde raden på onsdagar, femte och sjätte raden på torsdagar och den sjunde raden på fredagar. Då vi inte ville studera tidsaspekten av nektarproduktion valde vi att starta mätningarna i samma växthus varje dag, och därmed koncentrera eventuell variation orsakad av tid i växthuskammare.

Nektarvolym mättes i tre helt utslagna blommor med samma ålder (pistillen fortfarande i höjd med ståndarna) (Chabert et al. 2018) per planta. Vi valde blommor som var så högt belägna på skottet som möjligt närmast knopparna. Nektar mättes endast i de fyra laterala nektarierna, eftersom de två yttre nektarierna endast producerar små volymer (Davis et al. 1986, 1998). Vi använde mikrokapillärrör (1-5 µl, Drummond, Broomall, PA, USA) för att suga upp nektarn. Vid mätning vek vi försiktigt bort kronbladen, lade an mikrokapillärröret och sög upp nektarn från de fyra laterala (inre) nektarierna. När volymen inte längre ökade synbart läste vi av volymen genom att mäta längden av mikrokapillärröret som var fyllt med nektar med ett skjutmått och noterade längden i mm (Corbet 2003). Medelvolymen per blomma beräknades per planta och omgång.

Sockerhalt i nektar

Direkt efter att nektarvolymen mätts blåstes nektarn ut från samtliga mikrokapillärrör per planta till en handhållen refraktometer för små volymer (Bellingham & Stanley Ltd, UK, Eclipse low volume refractometer 45-81 (0-50% Brix) respektive 45-82 (45-80% Brix, www.bellinghamandstanley.com) (Corbet 2003, Davis 1994). Sockerhalten (mätt i % Brix (g socker per 100g lösning) avlästes och noterades. Vi beräknade sedan sockermassan per blomma enligt formeln $M=V*C(0,000046C+0,009946)$ där M står för sockermassa i mg, V är nektarvolym i µL och C är nektarproduktionen i % Brix (Cruden & Hermann 1983).

Blomantal

Antalet blommor (alla stadier) räknades nedifrån och upp på två av plantorna i varje sort i block 2 och 4 på första dagen för varje runda. På grund av den milda vintern och mycket välmående plantor utvecklades mycket stort antal blommor vilket ledde till att vi fick avbryta blomräkningen på grund av tidsbrist.

Stamdiameter

För att få ett mått på plantornas skiftande storlek mätte vi stamdiameter i slutet av blomningen, den 23 april. Stamdiameteren mättes ca 5 cm ovanför markytan på samtliga plantor.

Mätningar av plantor i avkastningsförsök i fält

För att få en indikation på hur nektarproduktionen skiljer sig mellan växthusodlade plantor och plantor odlade under fältförhållanden gjorde vi kompletterande mätningar på en del av sorterna som fanns i ett sort/avkastningsförsök i fält. Av de 21 sorterna som odlades i växthus fanns 13 av dem i fält. Varje sort fanns odlad i två rutor och ur varje ruta mätte vi nektarvolym, sockerhalt och stamdiameter på två plantor. I fält var plantorna inte skyddade från insektsbesök, varför vi placerade perforerade påsar (Cryovac, 330*800mm, 15 micron, hålstorlek 0,3mm, Sealed Air, Frankrike) över plantorna ett dygn innan vi samlade nektardata. Mätningar i fält gjordes under full blomning vid två tillfällen, med en planta per ruta per tillfälle. I samband med mätningarna mätte vi även plantornas stamdiameter ca 5 cm ovanför marken.

Statistik

Vi analyserade betydelsen av sorttyp och sort för nektarvolym, sockerhalt och beräknad mängd sockermassa per planta med mixade modeller med ett värde per planta och omgång. Vi specificerade separata modeller för varje responsvariabel och förklarande variabel. Sockerhalten arcsin-rot transformerades innan analys. Växthuskammare, block och ett individuellt id-nummer för varje planta inkluderades som grupperande felterm.

För att testa om plantornas storlek skilde sig mellan förädlingstyper och sorter analyserade vi om stamdiameteren varierade med sort och förädlingstyp i två separata modeller med växthuskammare och block som felterm.

Vi granskade att residualerna var normalfördelade okulärt. Alla statistiska analyser genomfördes i R version 3.5.1 (R Development Core Team 2018).

Resultat

Nektarvolym

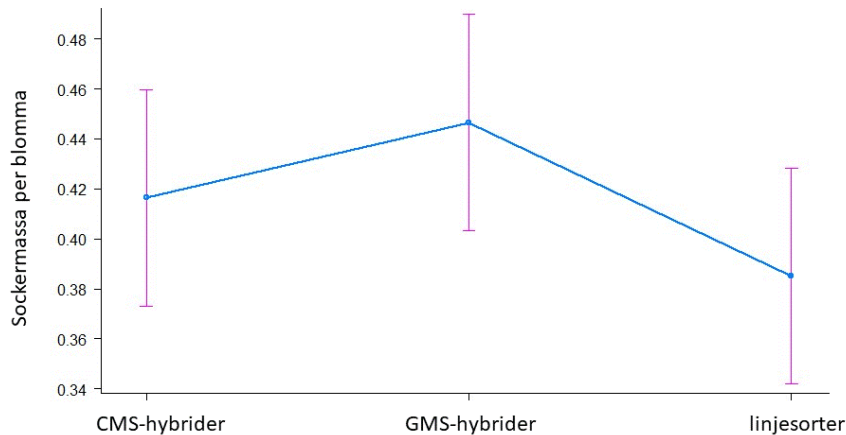
Vi mätte nektarvolym i genomsnitt från 3,03 blommor per planta (2-5 blommor per planta). Nektarvolymen varierade mellan 0,02 -10,0 μ l per blomma. Den genomsnittliga nektarvolymen var 0,73 μ l nektar per blomma (standardavvikelse (sd)=0,65). Nektarvolymen påverkades varken av sorttyp ($F_{2,124}=0,60$, $p=0,55$) eller de enskilda sorterna ($F_{20,106}=0,85$, $p=0,64$).

sockerhalt

Koncentrationen av socker i nektarn varierade mellan 13-74% med ett medelvärde på 53% (sd=15 och median på 58%). Sockerhalten skilde sig varken mellan sorttyp ($F_{2,124}=0,72$, $p=0,49$) eller enskilda sorter ($F_{20,106}=0,86$, $p=0,64$).

Sockermassa

Sockermassan, dvs. produkten av nektarvolym och sockerhalt per blomma, varierade mellan 0,037-1,17 mg per blomma och planta i genomsnitt, med ett medelvärde på 0,414 mg per blomma och planta (sd=0,19). GMS-hybrider producerade 6,77% respektive 13,75% större sockermassa än CMS-hybrider och linjesorter ($F_{2,124}=3,37$, $p=0,038$, figur 4). Vi kunde inte påvisa skillnader i sockermassa mellan enskilda sorter ($F_{20,16}=1,30$, $p=0,20$).



Figur 4. Sockermassa i mg per blomma per sortstyp baserat på mätningar i tre blommor per planta i sju plantor per sort i 21 sorter vid tre tillfällen (N=362). Figuren visar modellestimerade värden och standardfel.

Utvecklingsstadier och plantornas storlek

Den 6 april var plantorna i genomsnitt i stadie 57 (intervall mellan stadie 52-63), de individuella blomknopparna på sidoskotten var synliga men fortfarande slutna. Majoriteten av plantor (139 av 147) hade minst tre blommor vid den första undersökningsomgången som startade den 14 april.

Stamdiametern var mellan 13-36 mm (medel=24, sd=3,7) och varierade med sort (N=147, $F_{20,106}=1,94$, $p=0,016$) men inte med sortstyp (N=147, $F_{2,124}=1,79$, $p=0,17$).

Väder

Vädret varierade från soligt till molnigt under mätningarna. Temperaturen varierade mellan 8-24°C och var i genomsnitt 17°C under mätningarna. Den relativa luftfuktigheten varierade mellan 49-85%, och var i medeltal 66%.

Mätningar i fält

I fält mätte vi totalt 52 plantor i soligt väder när lufttemperaturen var mellan 11,5-13°C. Luftfuktighet uppmättes inte i fält. Nektarvolymen hos plantorna i fält varierade mellan 0,24 -5,10 μ l (medel = 3,33 μ l, sd = 1,0). De uppmätta sockerhalterna i fält varierade mellan 45-74% (medel = 65,5%, sd=6,5). Den producerade sockermassan varierade mellan 0,16-4,7 mg per blomma och planta (medel=2,8 mg per blomma och planta, sd=0,91). Stamdiametern hos plantorna i fält varierade mellan 10,4-20,5mm (medel = 14,6, sd=2,0).

Diskussion

Metoder för att jämföra enkla egenskaper av nektarproduktion mellan höstrapsorter finns utvecklade och är relativt lätta att genomföra. För mätningar av nektarvolym, sockerhalt och sockermassa är det fullt tillräckligt att använda sig av mikropipetter och refraktometrar avsedda för små volymer. För att inkludera andra aspekter av nektarn, till exempel sammansättning av olika sockerarter, krävs andra mer arbetskrävande metoder, som vi inte tagit upp här.

I vårt försök undersökte vi om 21 höstrapsorter, som förekommer på den svenska utsädesmarknaden eller i sortprovning och som representerar tre sortstyper, varierar i nektarproduktion. Resultaten visade inga tydliga skillnader i sockerhalt och nektarvolym mellan sorter eller sortstyper. CMS-hybriderna producerade sammantaget dock större sockermassa per blomma. Endast en vetenskaplig studie har jämfört nektaregenskaper mellan de tre sortstyperna (Carruthers et al. 2017). Till skillnad från den studien såg vi inga skillnader i utsöndrad nektarvolym mellan de tre sortstyperna. Däremot visar våra resultat samma mönster, men dock med mindre effekt. Carruthers et al. (2017) visade att hybriderna framtagna med genetisk hansterilitet, CMS-hybriderna, producerar högst sockermassa (ca 0,3 mg per blomma) och att linjesorter producerar lägst total sockermassa (ca 0,2 mg per blomma). Carruthers föreslår att den högre nektarproduktionen i CMS-hybriderna kan bero på en heterosiseffekt som leder till mer aktiva eller större nektarier. Denna effekt påträffades inte i CMS-hybriderna, som i Carruthers et al (2017) bara representerades av Ogura-hybriderna, vilket även är fallet i vår studie. Ogura-hybriderna är framtagna med cytoplasmiska element med ursprung i rättika (Yamagishi & Bhat 2014), som har mindre välutvecklade nektarier som producerar mindre nektar (Mesquida et al. 1991). En möjlig orsak till att den högre nektarproduktionen i CMS-hybriderna inte ses i CMS-hybriderna kan med andra ord vara att det finns rester av genomet från rättika som trycker ner nektarproduktionen i CMS-hybriderna.

Nektarvolymerna i våra växthusförsök var i nivå med de uppmätta i växthusförsöken utförda av Carruthers et al. (2017) och i fältförsöken av Bertazzini & Forlani (2016) (tabell 2). I tidigare studier sticker nektarvolymerna i Lankinen et al. (2018) ut som lägre än övriga. Skillnaderna kan bero på miljöfaktorer såsom temperatur, luftfuktighet och lufttryck, men dessa uppgifter redovisas sällan. Skillnaderna mellan studier kan också bero på i vilken miljö de studerade plantorna har odlats i. Vi såg kraftiga skillnader i nektarvolym mellan plantor odlade i växthus och i fält (tabell 2), men dessa resultat ska tolkas med stor försiktighet eftersom plantorna i fält blommar senare än plantorna i växthus. Det är dock en påminnelse om att mätningar som utförs under växthusförhållanden bör upprepas i fält för att visa verklighetstroga nivåer av nektarproduktionen.

Nektarns sockerhalt var relativt hög i våra försök jämfört med tidigare studier (tabell 2), särskilt den äldre (Pierre et al. 1999), som dock endast inkluderade äldre linjesorter. Det är än svårare att jämföra sockerhalten i våra försök med tidigare studier, eftersom flera av dem använt sig av en annan metod som även kan detektera kompositionen av sockerarter i nektarn (Pierre et al. 1999, Bertazzini & Forlani 2016, Carruthers et al. 2017).

Den totala sockermassan, som är en beräkning av nektarvolymen och dess sockerhalt, låg i vårt växthusförsök mitt emellan de som uppmättes i Carruthers et al. (2017) och Ouvrard et al. (2017). Det genomsnittliga värdet för total sockermassa från våra mätningar i fält var betydligt högre (Studie: ”Denna studie”, studiemiljö: ”fält”, tabell 2). Värdena för nektarproduktion uppmätta i fält ska dock tolkas med försiktighet på grund av begränsad replikering och därmed begränsat dataunderlag.

Tabell 2. Nektarproduktion per blomma i olika studier

Studie	Nektarvolym ($\mu\text{l}\pm\text{sd}$)	Sockerkhalt (g sukros av 100 g volym)	Sockermassa ($\mu\text{g}\pm\text{sd}$)	Studiemiljö
Denna studie	0,73 \pm 0,65	53 \pm 6,5	414 \pm 190	Växthus
Carruthers et al. 2017	0,9 \pm 0,021	32,4 \pm 0,66	238 \pm 0,020	Växthus
Lankinen et al. 2018	0,031 \pm 0,0035	NA	NA	Växthus
Denna studie	3,33 \pm 1,0	65,5 \pm 6,5	2800 \pm 910	Fält
Pierre et al. 1999	2,34 \pm 0,26	9,96-28,14*	NA	Fält
Bertazzini & Forlani 2016	0,02-0,75	NA	NA	Fält
Ouvrard et al. 2017	1,24 \pm 1,2	47,76 \pm 22,1	645 \pm 692	Fält

*Genomsnittligt värde ej redovisat i källan, här redovisas intervallet av medelvärde över sex mättdagar.

**Genomsnittligt värde ej redovisat i källan, här redovisas intervallet av mätvärde.

Att utvärdera höstrapsorters potential som energikälla för pollinerande insekter kan ge information med betydelse både för rapsodlare, biodlare och naturvård. Ökad kunskap om nektarproduktionen i sorter av olika förädlingstyper kan ge förädlare möjlighet att informera om skillnaderna i marknadsföringen av utsäde, vilket kan ge rapsodlare ett bättre underlag att basera sitt sortval på. Nektarproduktionen är delvis genetiskt styrd (Bailes et al. 2015) och därför möjlig att selektera utifrån, vilket kan ge förädlare möjlighet att inkludera nektaregenskaper i framtida förädlingsprogram.

En högre sockermängd per blombesök innebär en större belöning för pollinerande insekter, vars samhälle kan få ett högre energinetto som kan bidra till ökad reproduktion. För honungsbiobdlare kan kunskap om höstrapsorters nektarproduktion ge bättre beslutsunderlag för var de ska placera sina honungsbisamhällen under höstrapsens blomning för optimal honungsproduktion. En högre sockermängd per blomma behöver dock inte leda till förbättrad pollinering. En intressant fråga för framtida forskning är om antalet blombesök påverkas av en högre sockerkhalt per blomma, och om det i sin tur påverkar pollineringen och därmed frösättningen hos raps.

Tack

Studien finansierades av Jordbruksverket genom det nationella honungsprogrammet, dnr. 3.2.18-07264/2019. Tack till Lantmännen för odling av försöksmaterialet. Utsäde av de olika sorterna har ställts till förfogande av förädlingsföretagen Bayer Crop Science, CBI, KWS, Lantmännen, Limagrain, NPZ, RAGT och Syngenta.

Referenser

Allen-Wardell, G., Bernhardt, P., Bitner, R., Burquez, A., Buchmann, S., Cane, J., Allen Cox, P., Dalton, V., Feinsinger, P., Ingram, M., Inouye, D., Jones, E., Kennedy, K., Kevan, P., Koopowitz, H., Medellin, R., Medellin-Morales, S., Nabhan, G. P., Pavlik, B., Tepedino, V., Torchio, P. & Walker, S. (1998). The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology*, 12(1):8–17.

Bailes, E.J., Ollerton, J., Patrick, J.G., & Glover, B.J. (2015). How can an understanding of plant-pollinator interactions contribute to global food security? *Current Opinion in Plant Biology*, 26: 72-79. doi: 10.1016/j.pbi.2015.06.002.

Bailes, E.J., Patrick, J.G., & Glover, B.J. (2017). An analysis of the energetic reward offered by field bean (*Vicia faba*) flowers: Nectar, pollen, and operative force. *Ecology and Evolution*, 8:3161-3171. doi: 10.1002/ece3.3851.

- Becker, H.C., Löptien, H. & Röbbelen, G. (1999). Breeding: an overview. *Developments in Plant Genetics and Breeding*, 4:413–460.
- Bertazzini, M. & Forlani, G. (2016). Intraspecific variability of floral nectar volume and composition in rapeseed (*Brassica napus* L. var. *oleifera*). *Frontiers in Plant Science*, 7:288. doi: 10.3389/fpls.2016.00288
- Carruthers, J.M., Cook, S.M., Wright, G.A., Osborne, J.L., Clark, S. J., Swain, J.L., & Haughton, A.J. (2017). Oilseed rape (*Brassica napus*) as a resource for farmland insect pollinators: quantifying floral traits in conventional varieties and breeding systems. *GCB Bioenergy*, 9:1370–1379. doi: 10.1111/gcbb.12438.
- Chabert, S., Lemoine, T., Raimond Cagnato, M., Morison, N., & Vaissière, B. (2018). Flower age expressed in thermal time: is nectar secretion synchronous with pistil receptivity in oilseed rape (*Brassica napus* L.)? *Environmental and Experimental Botany*, 155:628-640. doi: 10.1016/j.envexpbot.2018.08.004.
- Corbet, S. (2003). Nectar sugar content: estimating standing crop and secretion rate in the field. *Apidologie*, 34(1):1-10. doi: 10.1051/apido:2002049.
- Cruden, R.W., Hermann, S.M. (1983). Studying nectar? Some observations on the art, in: Bentley B., Elias T. (Eds.), *The biology of nectaries*, New York, Columbia University Press, s. 223–241.
- Davis, A.R., Peterson, R.L., & Shuel, R.W. (1986). Anatomy and vasculature of the floral nectaries of *Brassica napus* (Brassicaceae). *Canadian Journal of Botany*, 64(11):2508 -2516. doi: 10.1139/b86-333.
- Davis, A.R., Sawhney, V.K., Fowke, L.C., & Low, N.H. (1994). Floral nectar secretion and ploidy in *Brassica rapa* and *B napus* (Brassicaceae). I. Nectary size and nectar carbohydrate production and composition. *Apidologie*, 25: 602-614. doi: 10.1051/apido:19940611.
- Davis, A.R., Pylatuik, J.D., Paradis, J.C., & Low, N.H. (1998). Nectar-carbohydrate production and composition vary in relation to nectar anatomy and location within individual flowers of several species of Brassicaceae. *Planta*, 205:305-318. doi: 10.1007/s004250050325.
- Dowell, J.A., Reynolds, E.C., Pliakas, T.P., Mandel, J.R., Burke, J.M., Donovan, L.A., & Mason, C.M. (2019). Genome-wide association mapping of floral traits in cultivated sunflower (*Helianthus annuus*), *Journal of Heredity*. doi: 10.1093/jhered/esz013.
- Free, J.B. (1970). *Insect pollination of crops*. Academic press Inc. (London) Ltd., London, UK.
- Friedt, W. & Snowdon, R. (2009). Oilseed rape. In: *Oil Crops* (eds Vollman, J., Rajcan, I.). s. 91-126. Springer, New York.
- Galetto, L., & Bernardello, G. (2005). Rewards in flowers: nectar. In: A. Dafni, Kevan, P.G., & Husband, B.C. (Eds.). *Practical pollination biology* (s.261-313). Cambridge, Ontario: Enviroquest.
- Gunnarsson, A. (2019). Höstraps sortprovning OS7-021 och OS7-022. *Sverigeförsöken 2019*; 271-277.
- Holzschuh, A., Dainese, M., González-Varo, J.P., Mudri-Stojnić, S., Riedinger, V., Rundlöf, M., Scheper, J., Wickens, J.B., Bommarco, R., Kleijn, D., Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Smith, H.G., Vilà, M., Vujić, A., & Steffan-Dewenter, I. (2016). Mass-flowering crops dilute pollinator abundance in agricultural landscapes across Europe. *Ecology Letters*, 19(10):1228-1236. doi: 10.1111/ele.12657.
- Kearns, C.A., & Inouye, D.W. (1993). *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado. U.S.A.

- Lancashire, P.D., Bleiholder, H., Van Den Boom, T., Langelüddeke, P., Stauss, R., Weber, E., & Witzemberger, A. (1991). A uniform decimal code for growth stages of crops and weeds. *Annals of Applied Biology*, 119:561–601. doi: 10.1111/j.1744-7348.1991.tb04895.x.
- Lankinen, Å., Lindström, S.A.M., D'Hertefeldt, T. (2018). Variable pollen viability and effects of pollen load size on components of seed set in cultivars and feral populations of oilseed rape. *PLoS ONE*, 13(9): e0204407. doi: 10.1371/journal.pone.0204407.
- Lindström, S.A.M., Herbertsson, L., Rundlöf, M., Smith, H.G., & Bommarco, R. (2016a). Large-scale pollination experiment demonstrates the importance of insect pollination in winter oilseed rape. *Oecologia*, 180:759-769. doi: 10.1017/s00442-015-3517-x.
- Lindström, S.A.M., Herbertsson, L., Rundlöf, M., Bommarco, R., & Smith, H.G. (2016b). Experimental evidence that honey bees depress wild insect densities in a flowering crop. *Proceedings of the Royal Society B*, 283:20161641. doi: 10.1098/rspb.2016.1641.
- Lindström, S.A.M., Klatt, B.K., Smith, H.G., & Bommarco, R. (2018). Crop management affects pollinator attractiveness and visitation in oilseed rape. *Basic and Applied Ecology*, 26: 82-88. doi: 10.1016/j.baae.2017.09.005.
- Mallinger, R.E., & Prasifka, J.R. (2017). Bee visitation rates to cultivated sunflowers increase with the amount and accessibility of nectar sugars. *Journal of Applied Entomology*, 141:1-13. doi: 10.1111/jen.12375.
- Marini, L., Tamburini, G., Petrucco-Toffolo, E., Lindström, S.A.M., Mosca, G., Zanetti, F., & Bommarco, R. (2015). Crop management modifies the benefits of insect pollination in oilseed rape. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 207:61-66. doi:10.1016/j.agee.2015.03.027.
- Mesquida, J. Pham-Delegue, M.H., Marilleau, R., Lemetayer, M., Renard, M. (1991). The floral nectar secretion in male-sterile hybrid winter rapeseed (*Brassica napus* L.). *Agronomie*, 11, 217–227. doi: 10.1046/j.1439-0523.1999.00421.x
- Meyerhoff, G. 1958. Zum Sammelverhalten der Biene im Raps. *Leipziger Bienenzeitung*, 72:164–165. På tyska.
- Mohr, N.A. & Jay, S.C. (1988). Nectar- and pollen-collecting behaviour of honeybees on canola (*Brassica campestris* L. and *Brassica napus* L.), *Journal of Apicultural Research*, 27(2):131-136. doi: 10.1080/00218839.1988.11100792.
- Ouvrard, P, Quinet, M., & Jacquemart, A.-L. (2017). Breeding system and pollination biology of Belgian oilseed rape cultivars (*Brassica napus*). *Crop Science*, 57:1455–1463. doi: 10.2135/cropsci2016.09.0735.
- Pacini E., Nepi M. (2007). Nectar production and presentation. In: Nicolson S.W., Nepi M., Pacini E. (eds) *Nectaries and Nectar*. Springer, Dordrecht. doi: 10.1007/978-1-4020-5937-7_4.
- Palmer, R.G., Perez, P.T., Ortiz-Perez, E., Maalouf, F., & Suso, M.J. (2009). The role of crop-pollinator relationships in breeding for pollinator-friendly legumes: From a breeding perspective. *Euphytica*, 170:35-52. doi: 10.1007/s10681-009-9953-0.
- Parachnowitsch, A.L. Manson, J.S., & Sletvold, N. (2019). Evolutionary ecology of nectar. *Annals of Botany*, 123(2):247–261. doi: 10.1093/aob/mcy132.
- Pierre, J., Mesquida, J, Marilleau, R., Pham-Delegue M., & Renard, M. (1999). Nectar secretion in winter oilseed rape, *Brassica napus* - quantitative and qualitative variability among 71 genotypes. *Plant Breeding* 118(6):471-476. doi: 10.1046/j.1439-0523.1999.00421.x.

Prasifka J.R., Mallinger R.E., Portlas Z.M., Hulke B.S., Fugate K.K., Paradis T., Hampton M.E., & Carter C.J. (2018). Using nectar-related traits to enhance crop-pollinator interactions. *Frontiers in Plant Science*, 9:812. doi: 10.3389/fpls.2018.00812pr

Pyke, G.H., Kalman, J.R.M., Bordin, D.M., Blanes, L. & Doble, P.A. (2020). Patterns of floral nectar standing crops allow plants to manipulate their pollinators. *Nature Scientific Reports*; 10:1660. doi: 10.1038/s41598-020-58102-7.

Riedinger, V., Mitesser, O., Hovestadt, T., Steffan-Dewenter, I., & Holzschuh, A. (2015). Annual dynamics of wild bee densities: attractiveness and productivity effects of oilseed rape. *Ecology*, 96(5): 1351-1360. doi: 10.1890/14-1124.1.

Steffan-Dewenter, I. (2003). Seed set of male-sterile and male-fertile oilseed rape (*Brassica napus*) in relation to pollinator density. *Apidologie*, 34:227-235. doi: 10.1051/apido:2003015.

Yamagishi, H. & Bhat, S.R. (2014). Cytoplasmic male sterility in Brassicaceae crops. *Breeding Science*, 64: 38-47. doi: 10.1270/jsbbs.64.38.