DE BESTUIVINGSOECOLOGIE VAN GROTE EN KLEINE POPULATIES

A. HAGEDOORN

D 435

D 435

DOCTORAALVERSLAG/SCRIPTIE

Vakgroep Plantenoecologie R.U.G.
Biologisch Centrum
Haren (Gn).

Doctoraalverslagen/scripties van de Vakgroep Plantenoecologie zijn interne rapporten, dus geen officiële publicaties.
De inhoud varieert van een eenvoudige bespreking van onderzoeksresultaten tot een concluderende discussie van gegevens in wijder verband.
De conclusies, veelal slechts gesteund door kortlopend onderzoek, zijn meestal van voorlopige aard en komen voor rekening van de auteur(s).

Overname en gebruik van gegevens slechts toegestaan na overleg met auteur(s) en/of Vakgroepbestuur.

Rijksuniversiteit Groningen
Bibliotheek Biologisch Centrum
Kerklaan 30 — Postbus 14
9750 AA HAREN

DE BESTUIVINGSOECOLOGIE VAN GROTE EN KLEINE POPULATIES

A. HAGEDOORN

Doctoraalonderwerp van 6 maanden onder begeleiding van Manja Kwak en Jelte van Andel.

februari 1989

SAMENVATTING.
In de periode mei tot en met september 1987 is een onderzoek gedaan naar de invloed van de populatiegrootte en dichtheid van bloeiende bloemen op de bestuiving, de vruchtzetting en de zaadzetting van populaties. Er werden 12 soorten (voornamelijk in Noord Drenthe) onderzocht: familie Campanulaceae: Phyteuma nigrum, Phyteuma spicatum, Campanula rotundifolia; familie Scrophulariaceae: Pedicularis palustris, Pedicularis sylvatica, Rhinanthus angustifolius, Rhinanthus minor; familie Caryophyllaceae: Melandrium album, Lychnis flos-cuculi; familie Orchidaceae: Dactylorhiza majalis subsp.majalis; familie Lentibulariaceae: Pinguicula vulgaris; en familie Valerianaceae: Valeriana dioica. Voor zover bekend worden al deze soorten door insecten bestoven.
Om de invloed van de populatiegrootte en de dichtheid te bepalen, werd op verschillende dagen in het bloeiseizoen en op meerdere plaatsen in een grote en een kleine populatie het volgende bepaald: de hoeveelheid insectenbezoek aan de bloemen, de hoeveelheid bezoek aan de bloemen waarbij het stigma niet werd aangeraakt, de hoeveelheid pollen op de stigma's, de hoeveelheid nectar in de bloemen en het suikergehalte daarvan, de zaadzetting in de bloemen en het al dan niet optimaal zijn van deze laatste twee.
Bovendien werd van iedere soort bepaald wat de vrucht- en zaadzetting was na: zelfbestuiving, zelfbestuiving waarbij het eigen pollen op het stigma werd gebracht, kruisbestuiving en meerdere malen bestuiven. Daarnaast werd bepaald wat de invloed was van pollen van andere soorten op het stigma. Voor deze bepalingen werden de bloemen gekooid, zodat ze niet door insecten bestoven konden worden. Alle resultaten van deze verschillende typen bestuiving werden vergeleken met de zaadzetting en de vruchtzetting van niet gekooide bloemen, die wel door insecten bezocht konden worden.
De onderzochte Campanulaceae werden redelijk veel bezocht (0,7 tot 3,6 maal per bloem per dag) door hommels, bijen of zweefvliegen (ook C. rotundifolia, die geen nectar in de bloemen had) en er kwam veel pollen op het stigma. De vruchtzetting was vrijwel optimaal (van 77,1 tot 100%), de zaadzetting echter niet (van 17,9 tot 37,7%).
De onderzochte Scrophulariaceae hadden meer nectar (tot 0,58µl) en een hogere suikerconcentratie (tot 37,5%) in de bloemen dan de Campanulaceae (tot 0,1µl; 14,3%), maar het aantal malen dat een bloem bezocht werd (bezoek voornamelijk door hommels), was lager dan bij de Campanulaceae (van 0,7 tot 2,2 maal per bloem per dag). Er bevond zich minder pollen (tot 75,0 korrels/stigma) en meer vreemd pollen (tot 7,8% van al het pollen) op de stigma's in vergelijking met de Campanulaceae (respektievelijke hoogste waarden 188,4 en 0,4%), zodat de bezoekers minder trouw waren aan de Scrophulariaceae. R. minor werd in vergelijking met de andere 3 soorten van de Scrophulariaceae weinig bezocht. (0,66 maal per bloem per dag).
De vruchtzetting was ook bij de onderzochte Scrophulariaceae vrijwel optimaal (van 57,7 tot 75,0%), d.w.z. dat bestuiving van bloemen, die al dan niet door insecten waren bestoven, de vruchtzetting niet verhoogde in vergelijking met bloemen die niet nog eens extra werden bestoven. De zaadzetting was bijna optimaal in beide Pedicularis soorten en R. angustifolius (van 30,5 tot 44,2%). Ondanks het vrijwel optimaal zijn van de vrucht- en zaadzetting waren de vruchtzetting en de zaadzetting lager dan in voorgaande jaren.

De onderzochte Caryophyllaceae hadden vrij veel nectar (tot 0,2µl) met een vrij hoge suikerconcentratie (tot 17,9%) in de bloemen en ze werden het meest bezocht in vergelijking met de andere families (tot 7,7 maal per bloem per dag). De hoeveelheid vreemd pollen op de stigma's was echter hoog (5,7%) en de bezoekers waren dus weinig trouw aan de soorten. De bezoekers van L. flos-cuculi waren voornamelijk hommels en zweefvliegen en van M. album voornamelijk zweefvliegen (overdag) en nachtvlinders ('s nachts). De vruchtzetting is alleen in L. flos-cuculi vrijwel optimaal (74,8%); de zaadzetting is in beide onderzochte soorten verre van optimaal (8,4 en 47,3%). Vooral bij M. album is de vrucht- en zaadzetting erg laag (respektievelijk 18,4 en 8,4%).
Op Dactylorhiza majalis subsp. majalis en Pinguicula vulgaris werden geen bezoekers gezien; de nectarproduktie was bij de eerste soort nihil en bij de tweede soort vrijwel altijd nihil. Ondanks het feit dat geen bezoekers zijn waargenomen, was de vrucht- en zaadzetting toch vrij hoog, echter niet optimaal (vruchtzetting 33,0 en 85,6%). Mogelijk speelt zelfbestuiving een vrij grote rol in deze soorten. Aan Valeriana dioica is weinig onderzoek verricht, maar deze soort leek redelijk bezocht te worden door zweefvliegen (0,7 maal per bloem per dag) en de vruchtzetting leek in ieder geval niet heel laag te zijn (52,8 zaden per scherm).
De hoeveelheid bezoek nam bij P. nigrum, P. spicatum, P. sylvatica, M. album en V. dioica toe en bij de andere soorten af ten opzichte van de dichtheid en de populatiegrootte (de trend in R. minor was niet duidelijk). Of er een trend naar afname of toename van de hoeveelheid pollen op de stigma's was, was niet duidelijk.
De vrucht- en zaadzetting namen toe bij toename van de dichtheid en de populatiegrootte van de bloeiende bloemen, behalve bij de Caryophyllaceae, waar er een afname was en bij de Phyteuma soorten, waar er een afname van de zaadzetting was. Bij C. rotundifolia was er een optimumkromme voor zowel de vrucht- als zaadzetting.

INHOUDSOPGAVE

SAMENVATTING i
INHOUDSOPGAVE iii
HOOFDSTUK 1.INLEIDING 1
HOOFDSTUK 2 MATERIAAL EN METHODEN 3
2.1 Algemeen. 3
2.2 Populatiegrootte en dichtheid. 3
2.3 Hoeveelheid insectenbezoek en hoeveelheid bezoek waarbij de stigma's niet aangeraakt werden (deelvraag 1 en 2) 4
2.4 Hoeveelheid pollen op de stigma's (deelvraag 3). 5
2.5 Nectar in de bloemen (deelvraag 4). 5
2.6 Vruchtzetting en zaadzetting (deelvraag 5). 5
2.7 Verschillende typen bestuiving (deelvraag 6). 6
2.8 Soort-afhankelijke aspecten. 6
2.9 Materiaal en methoden per soort. 6
2.10 Verwerking van de gegevens. 11
HOOFDSTUK 3 RESULTATEN. 12
3.1 Algemeen. 12
3.2 Phyteuma nigrum. 12
3.2.1 Morfologie. 12
3.2.2 Dichtheid en populatie-oppervlakte. 12
3.2.3 Insectenbezoek 12
3.2.4 Hoeveelheid pollen op de stigma's. 14
3.2.5 Nectar in de bloemen. 14
3.2.6 Vruchtzetting en zaadzetting na insecten-bestuivingen. 14
3.2.7 Verschillende typen bestuiving. 16
3.3 Phyteuma spicatum. 16
3.3.1 Morfologie. 16
3.3.2 Dichtheid en populatie-oppervlakte. 18
3.3.3 Insectenbezoek. 18
3.3.4 Hoeveelheid pollen op de stigma's. 18
3.3.5 Nectar in de bloemen. 18
3.3.6 Vruchtzetting en zaadzetting na insecten-bestuivingen. 18
3.3.7 Verschillende typen bestuiving. 20
3.4 Campanula rotundifolia. 20
3.4.1 Morfologie. 20
3.4.2 Dichtheden en populatie-oppervlakte. 20
3.4.3 Insectenbezoek 20
3.4.4 Hoeveelheid pollen op de stigma's. 24
3.4.5 Nectar in de bloemen 24
3.4.6 Zaadzetting en vruchtzetting 24
3.4.7 Verschillende typen bestuiving 29
3.5 Pedicularis palustris. 34
3.5.1 Morfologie 34
3.5.2 Dichtheid en populatieoppervlakte. 34
3.5.3 Insectenbezoek 34
3.5.4 Hoeveelheid pollen op de stigma's. 36
3.5.5 Nectar in de bloemen. 39
3.5.6 Vruchtzetting en zaadzetting. 39
3.5.7 Verschillende typen bestuiving 45
3.6 Pedicularis sylvatica. 45
3.6.1 Morfologie 45
3.6.2 Dichtheid en populatie-oppervlakte 47
3.6.3 Insectenbezoek 47
3.6.4 Hoeveelheid pollen op de stigma's. 47
3.6.5 Nectar in de bloemen 49
3.6.6 Vruchtzetting en zaadzetting. 49
3.6.7 Verschillende typen bestuiving 49

3.7 Rhinanthus angustifolius. 52
3.7.1 Morfologie. 52
3.7.2 Dichtheid en populatie-oppervlakte 52
3.7.3 Insectenbezoek 52
3.7.4 Pollen op de stigma's. 56
3.7.5 Nectar in de bloemen 60
3.7.6 Vruchtzetting en zaadzetting 60
3.7.7 Verschillende typen bestuiving 69
3.8 Rhinanthus minor. 69
3.8.1 Morfologie 69
3.8.2 Dichtheid en populatie-oppervlakte 69
3.8.3 Insectenbezoek 72
3.8.4 Hoeveelheid pollen op de stigma's. 72
3.8.5 Nectar in de bloemen 72
3.8.6 Vruchtzetting en zaadzetting 72
3.8.7 Verschillende typen bestuiving 75
3.9 Melandrium album 75
3.9.1 Morfologie 75
3.9.2 Dichtheid en populatie-oppervlakte 75
3.9.3 Insectenbezoek 75
3.9.4 Hoeveelheid pollen op de stigma's. 84
3.9.5 Nectar in de bloemen 84
3.9.6 Vruchtzetting en zaadzetting 84
3.9.7 Verschillende typen bestuiving 87
3.10 Lychnis flos-cuculi. 87
3.10.1 Morfologie. 87
3.10.2 Dichtheid en populatieoppervlakte. 87
3.10.3 Insectenbezoek. 87
3.10.4 Hoeveelheid pollen op de stigma's. 90
3.10.5 Nectar in de bloemen. 90
3.10.6 Vruchtzetting en zaadzetting. 96
3.10.7 Verschillende typen bestuiving. 96
3.11 Dactylorhiza majalis subsp.majalis. 98
3.11.1 Morfologie. 98
3.11.2 Dichtheid en populatieoppervlakte. 98
3.11.3 Insectenbezoek. 98
3.11.4 Hoeveelheid pollen op de stigma's. 101
3.11.5 Nectar in de bloemen. 101
3.11.6 Vruchtzetting en zaadzetting. 101
3.11.7 Verschillende typen bestuiving. 105
3.11.8 Vergelijking met Dactylorhiza maculata in de Mosbeek. 105
3.12 Pinguicula vulgaris. 105
3.12.1 Morfologie. 105
3.12.2 Dichtheid en populatieoppervlakte 107
3.12.3 Insectenbezoek. 107
3.12.4 Pollen op de stigma's 107
3.12.5 Nectar in de bloemen. 107
3.12.6 Vruchtzetting en zaadzetting. 107
3.12.7 Verschillende typen bestuiving. 110
3.13 Valeriana dioica 110
3.13.1 Morfologie. 110
3.13.2 Dichtheid en populatiegrootte. 110
3.13.3 Insectenbezoek. 110
3.13.4 Vruchtzetting en zaadzetting. 111
3.13.5 Verschillende typen bestuiving. 111
HOOFDSTUK 4. CONCLUSIES EN DISCUSSIE. 112
4.1 Algemeen 112
4.2 Phyteuma nigrum 112
4.3 Phyteuma spicatum 114
4.4 Campanula rotundifolia. 114
4.5 Pedicularis palustris 116

4.6 Pedicularis sylvatica 117
4.7 Rhinanthus angustifolius. 118
4.8 Rhinanthus minor. 119
4.9 Melandrium album. 120
4.10 Lychnis flos-cuculi. 121
4.11 Dactylorhiza majalis subsp.majalis. 122
4.12 Pinguicula vulgaris. 124
4.13 Valeriana dioica 125
4.14 Vergelijking van de soorten en algemene conclusie en discussie 125
HOOFDSTUK 5 SUGGESTIE'S VOOR VERDER ONDERZOEK. 135
LITERATUURLIJST 136

HOOFDSTUK 1. INLEIDING.

Mogelijke oorzaken voor het kleiner worden van een populatie zijn het suboptimaal worden van abiotische en/of biotische milieufactoren, bijvoorbeeld tot uiting komend in een slechte zaadzetting.De geringe omvang van de populatie kan gevolgen hebben voor de genetische structuur van die populatie (een kleine populatie heeft minder genetische variatie) maar ook voor de oecologie van die populatie (Van Donk,1986; Van Andel et al.,1988, Ouborg,1988). In dit onderzoek zal naar de bestuivingsoecologie van populaties worden gekeken.
Volgens Handel (1983) kan de grootte van de populatie (naast de dichtheid en de vorm) het gedrag van de bestuivers en het aantal pollenkorrels dat overgebracht wordt beïnvloeden. Handel zegt echter niet wat die invloed nu precies is. Wat betreft de invloed van de dichtheid van de bloemen is er wel enig onderzoek verricht. Volgens Heinrich (1979), Schaal (1980), Waddington and Heinrich (1982) en Kwak (1987) is het percentage bezochte bloemen ten opzichte van de totale hoeveelheid bloemen hoger op plaatsen met hoge dichtheden aan bloemen. Rathcke (1983) stelde een optimumkromme voor, waarbij er in het stijgende deel van de grafiek onvoldoende bloemen zijn voor de insecten en in het dalende deel van de grafiek te veel bloemen zijn om te bezoeken voor de insecten.
In dit onderzoek zal getracht worden een relatie te leggen tussen enerzijds de bestuiving en de populatiegrootte en anderzijds tussen de zaadzetting en de populatiegrootte. Met populatiegrootte wordt in dit verslag bedoeld: het aantal bloeiende bloemen in een populatie planten.

Vraagstelling: Is de grootte van de populatie van belang voor de bestuiving en de zaadzetting van die populatie?

De populatiegrootte wordt bepaald door de oppervlakte en de dichtheid van de planten. Daarom zal naast de populatiegrootte ook de dichtheid van de bloeiende bloemen in het onderzoek worden betrokken. De bestuiving is vrij lastig rechtstreeks te meten; daarom zal de hoeveelheid insectenbezoek worden bepaald. Er wordt echter wel een onderscheid gemaakt tussen bezoek dat zeker niet en bezoek dat waarschijnlijk wel met het stigma in aanraking komt.
We kunnen de vraagstelling onderverdelen in de volgende "deelvragen":

1. Wat is de invloed van populatiegrootte en dichtheid van de bloemen op de hoeveelheid bezoek?
2. Hoe vaak worden bloemen bezocht zonder dat het stigma aangeraakt wordt in populaties met verschillende grootte en dichtheden aan bloemen?
3. Hoeveel en wat voor pollen wordt er door de insecten op de stigmas gebracht in populaties met verschillende grootte en dichtheid aan bloemen?

Wanneer blijkt dat er een invloed is van populatiegrootte en dichtheid, kan verschil in nectaraanbod tussen grote en kleine populaties een mogelijke verklaring zijn.

4. Is er verschil in nectaraanbod tussen grote en kleine populaties en bij verschillende dichtheden aan bloemen?
5. Wat is de invloed van populatiegrootte en dichtheid op de zaadzetting en de vruchtzetting van de bloemen?

Daar de vruchtzetting soms andere trends laat zien dan de zaadzetting wordt ook de vruchtzetting in het onderzoek betrokken.

Enkele aspecten die de zaad- en vruchtzetting van de populaties sterk kunnen beïnvloeden zijn bij voorbeeld of zelfbestuiving mogelijk is in de te onderzoeken soort, of meerdere malen bestuiven effect heeft op de vrucht- en zaadzetting en of stuifmeel van andere plantensoorten effect heeft op de vrucht- en zaadzetting. Daarom werden nog enkele vragen gesteld:

6. Wat is de zaad- en vruchtzetting na:
   a. zelfbestuiving (autodepositie en kunstmatig)?
   b. kruisbestuiving?
   c. meerdere malen kruisbestuiving?
   d. depositie van stuifmeel van andere plantensoorten?

HOOFDSTUK 2 MATERIAAL EN METHODEN.

2.1 Algemeen.

De volgende soorten werden voor het onderzoek gekozen:

-Phyteuma nigrum F. W. Schmidt	Campanulaceae
-Phyteuma spicatum L.	
-Campanula rotundifolia L.	
-Pedicularis palustris L.	Scrophulariaceae
-Pedicularis sylvatica L.	
-Rhinanthus angustifolius C.C. Gmelin	
-Rhinanthus minor L.	
-Melandrium album (Miller) Garcke	Caryophyllaceae
-Lychnis flos-cuculi L.	
-Dactylorhiza majalis subsp.majalis Verm.	Orchidaceae
-Pinguicula vulgaris L.	Lentibulariaceae
-Valeriana dioica L.	Valerianaceae

Met behulp van gegevens van de Provinciale Planologische Dienst (PPD Assen), informatie van biologen (Biologisch Centrum) en Staatbosbeheer (SBB) werden standplaatsen van de hierboven genoemde soorten gelokaliseerd. De meeste van deze standplaatsen bevinden zich in het stroomdallandschap Drentsche A. Per soort werd voor zover mogelijk, een grote en een kleine groep planten gekozen.

De gehanteerde definitie van het begrip populatie is als volgt: Alle tot een soort behorende individuen, binnen een bepaald gebied vormen een populatie. Wat nu precies de grens is van een populatie is arbitrair. Soms wordt gesteld dat er sprake moet zijn van genetische isolatie tussen de groepen individuen, wil men spreken van meerdere populaties. Daar het in dit onderzoek noodzakelijk was grenzen te kunnen bepalen en genetische isolatie niet werd bepaald, werd besloten dat er sprake moest zijn van een bepaalde afstand tussen de groepen planten. Deze afstand werd op ongeveer 75 meter gesteld, met andere woorden in dit verslag spreek ik over 2 populaties als de afstand tussen de ene groep en de andere groep individuen van een soort meer dan 75 meter was.

In de gekozen populaties werden een aantal plots (vakken met een bepaalde grootte met verschillende dichtheden) uitgezet. In deze plots werden verschillende aspecten onderzocht, nl. de hoeveelheid insectenbezoek (deelvraag 1), hoevaak bloemen bezocht werden zonder dat de stigma's aangeraakt werden (deelvraag 2) en tenslotte de zaadzetting en de vruchtzetting (deelvraag 5). Deze aspecten werden in de gehele bloeiperiode van de populaties (voor zover mogelijk) een dag per week en elke week weer, in alle plots onderzocht (er van uitgaande dat men telkens andere bloemen onderzocht).

Tijdens de gehele periode waarin veldwerk werd verricht (mei t/m september 1987) werd de temperatuur en de luchtvochtigheid met behulp van een thermohygrograaf gemeten bij de boerderij van de SBB (Oudemolen).

2.2 Populatiegrootte en dichtheid.

De grootte van de bloem-populatie (aantal bloeiende bloemen) wordt bepaald door de dichtheid en de oppervlakte van de planten die de populatie vormen. De oppervlakte werd geschat. De dichtheid werd tijdens iedere waarnemingsdag in elk plot bepaald door het aantal bloeiende bloemen per 50 bloeistengels of assen te tellen. De dichtheid vande bloeiende bloemen in het plot werd berekend als volgt:

$$D = \frac{\text{gem. aantal bloeiende bloemen per as x aantal assen}}{\text{oppervlakte van het plot}}$$

De populatiegrootte werd als volgt berekend:

$$P = \frac{D}{\text{aantal plots}} \text{x populatie oppervlakte.}$$

Daarnaast werd in het geval van een duidelijk te onderscheiden vrouwelijk en mannelijk stadium van de bloemen geteld welk percentage van het totale aantal bloemen mannelijk of vrouwelijk was. Verder werd nog bepaald of er werd ingebroken in de bloemen (zichtbaar als een gaatje in de kelk of kroon) en zo ja, in welk percentage van de bloemen dit gebeurd was. Verder werd nog genoteerd in welk percentage van de bloemen er vliegen, mieren of kevertjes in of op de bloemen zaten.

2.3 Hoeveelheid insectenbezoek en hoeveelheid bezoek waarbij de stigma's niet aangeraakt werden (deelvraag 1 en 2).

Op de waarnemingsdagen werd de hoeveelheid insectenbezoek minimaal 3 keer per plot per dag een kwartier lang bijgehouden. Hierbij werd genoteerd welk soort insect de bloemen in het plot bezocht, of het insect klompjes pollen aan de poten had en zo ja, welke kleur deze klompjes hadden, in het geval van een hommel werd genoteerd of het een werkster of een koningin was, hoeveel bloemen (per bloei-as of bloei-stengel) het insect bezocht, of het al dan niet nectar stal (illegaal bezoek of inbraak), of het insect een vrouwelijke of een mannelijke bloem bezocht en tenminste eenmaal hoe het insect de bloemen bezocht. Indien de bezoeker niet werd herkend werd deze gevangen en op het lab. gedetermineerd.

Berekend werd hoe vaak een bloem in een plot per dag werd bezocht door de insecten:

$$y = \frac{x \,.\, 4/t \,.\, w}{D \,.\, Pl}$$

waarbij:

- x = totale hoeveelheid bezoek tijdens waarnemingskwartieren
- t = aantal kwartieren waargenomen
- w = werkdag insect in uren (voor alle typen insecten aangenomen: 10 uur)
- D = dichtheid plot
- Pl= plotgrootte

Indien mogelijk werd ook berekend hoe vaak een vrouwelijke bloem bezocht werd en hoevaak een bloem legaal (geen inbraak) werd bezocht. Voor x werd dan respectievelijk alleen het bezoek aan de vrouwelijke bloemen ingevuld of alleen het legale bezoek. Bij de berekening van het bezoek aan de vrouwelijke bloemen werd voor D het aantal vrouwelijke bloemen/m^2 ingevuld.

De hoeveelheden insectenbezoek werden uitgezet tegen de tijd (seizoen), de dichtheid van de bloemen in de verschillende plots (D) en tegen de populatiegrootte (P).

2.4 Hoeveelheid pollen op de stigma's (deelvraag 3).

Een of tweemaal in het bloeiseizoen van de soort werden stigma's verzameld van bloemen van verschillende standplaatsen in de populatie en van verschillende bloeistadia van de bloemen (10 per

standplaats per stadium). Deze stigma's werden meteen na het verwijderen uit de bloem, ieder afzonderlijk in een druppel saffranine/glycerine op een objectglas gelegd (saffranine kleurt het pollen rood zodat het tellen van pollen makkelijker gaat). De druppels werden bedekt met dekglaasjes en de preparaten werden in een afgesloten doos naar het lab. gebracht. Hier werd met behulp van een microscoop geteld hoeveel en wat voor pollen er zich op de stigma's bevond. Tevens werd er geteld hoeveel en wat voor korrels er zich "los" in het preparaat bevonden.

2.5 Nectar in de bloemen (deelvraag 4).

Op iedere waarnemingsdag werd op verschillende tijden de hoeveelheid nectar per bloem bepaald (n=10) door met een 2 µl pipet de nectar uit de bloem te zuigen en daarna te meten hoeveel millimeter er zich in het pipet bevond. De hoeveelheid (µl) kon dan als volgt worden berekend:

hoeveelheid = aantal mm x 2 / 31,8 (= lengte pipet).

De bloemen konden voorafgaand aan de meting normaal worden bezocht door de insecten (dit is van belang bij de interpretatie van de gevonden hoeveelheden).

De suikerconcentratie (sucrose) van de nectar werd bepaald m.b.v. een B & S - refractometer (minimaal 5 mm in een 2 µl pipet nodig). Indien mogelijk werd deze concentratie bepaald aan de hand van nectar van één bloem en anders werd nectar uit meerdere bloemen verzameld. De hoeveelheid nectar en de suikerconcentratie werd op meerdere plaatsen (verschillende bloemdichtheden) in de populatie en aan meerdere stadia in de bloei van de bloemen bepaald. Er werd geen zogenaamde temperatuurscorrectie toegepast omdat de fouten, die ontstaan door verschillen tussen de temparatuur van de omgeving en de temperatuur waarbij de refractometer geijkt is, te verwaarlozen zijn.

Bij het meten van de hoeveelheden nectar werd telkens ook het percentage bloemen met perforaties bepaald zodat het percentage inbraak ten opzichte van de tijd van de dag ook bepaald kon worden.

2.6 Vruchtzetting en zaadzetting (deelvraag 5).

Op de waarnemingsdagen werden in een aantal plots in de populatie 30 bloeiende en waarschijnlijk receptieve bloemen gemerkt met verf (Talens hobbycolor). Deze bloemen konden dus bestoven worden door de insecten. Dit type bestuiving zal ik verder insectenbestuiving noemen. Na een aantal weken werden de zaaddozen verzameld en werd het aantal niet tot zaden ontwikkelde ovula en het aantal zaden per bloem geteld. Hieruit werd het volgende berekend:

1. $$\frac{\text{Het aantal bloemen dat zaad bevatte} \times 100}{\text{aantal onderzochte bloemen}}$$
   Dit is het percentage vruchtzetting.
2. Het gemiddelde aantal zaden per bloem (dit wordt verder niet behandeld in de resultaten).
3. Per bloem: $$\frac{\text{Het aantal zaden} \times 100}{\text{aantal zaden + niet ontwikkelde ovula}}$$
   Hieruit werd het gemiddelde bepaald (= percentage zaadzetting).

Om te weten te komen of de vruchtzetting en de zaadzetting optimaal was werden nog 30 bloemen gemerkt (andere kleur verf) en bestoven met stuifmeel van andere planten in dezelfde populatie. Dit type bestuiving zal verder insectenbestuiving + kunstmatige

bestuiving worden genoemd. Ook de zaaddozen van deze bloemen werden verzameld. De berekeningen gebeurden op dezelfde manier als bij insectenbestuiving. Verder werd nog het totaal aantal ovula in de bloemen bepaald.
De vruchtzetting en de zaadzetting werden net als de hoeveelheid insectenbezoek uitgezet tegen de tijd, de dichtheid van de bloemen en de populatiegrootte (het aantal bloemen).

2.7 Verschillende typen bestuiving (deelvraag 6).
Bij iedere soort werden een aantal planten, bloeiaren of bloeistengels waarvan de bloemen nog in knop waren omgeven door een netje van vitrage (gekooid), op een zodanige wijze dat de bloemen niet door insecten bezocht konden worden. Als de bloemen open waren werden ze met verf op de kelk gemerkt en op verschillende manieren (per kooi 1 manier) verder behandeld:

Type 1: Nietsdoen (= Zelfbestuiving)
Type 2: De bloemen werden bestoven met stuifmeel van dezelfde plant (= Kunstmatige zelfbestuiving)
Type 3: De bloemen werden bestoven met stuifmeel van andere planten in dezelfde populatie (= Kruisbestuiving)
Type 4: De bloemen werden op 1 dag meerdere malen bestoven met stuifmeel van andere planten in dezelfde populatie (tussentijd meer dan 1 uur)(= meerdere malen bestoven)
Type 5: De bloemen werden eerst bestoven met stuifmeel van een andere soort (een soort die in of vlakbij de te onderzoeken populatie voorkwam en die (mogelijk) bezocht werd door dezelfde insectensoorten als die de te onderzoeken soort bezochten) en daarna met soorteigen stuifmeel (=vreemd polleneffect).

2.8 Soort-afhankelijke aspecten.
Daar het voor de interpretatie van belang kan zijn, zal voor iedere soort een korte beschrijving van de morfologie van de plant en vooral van de bloem gegeven worden. Bij een aantal soorten werd bovendien de receptiviteit van het stigma en de fertiliteit van het pollen in verschillende bloeistadia bepaald.
De receptiviteit van het pollen werd bepaald door de stamper in een 10% waterstof-peroxide-oplossing te dompelen en meteen daarna de mate van gasontwikkeling te bepalen (in Stelleman, 1982). Hierbij werd een schaal gehanteerd van 0 tot 10. De fertiliteit van het pollen werd bepaald door het met eosine te kleuren. Er werd een steekproef genomen uit meerdere helmhokken van een bepaald bloeistadium en dit werd op kleur beoordeeld. Niet gekleurd pollen was niet fertiel, gekleurd was fertiel. Berekend werd het percentage fertiel pollen (methode volgens M. Kwak).
Verder werd de bloeiduur per bloem bepaald door bloemen in het knopstadium te merken en daarna telkens het bloeiverloop te noteren.

2.9 Materiaal en methoden per soort.
In deze paragraaf zal ik de gekozen populaties per soort noemen en aspecten die bij 1 bepaalde soort onderzocht zijn behandelen. De genoemde standplaatsen in het stroomdallandschap Drentsche A zijn aangegeven op de kaart in figuur 1.

Phyteuma nigrum:

populaties: groot: bij de boerderij van de SBB in Oudemolen (fig.1: no.1)
klein: op de Noordes bij Anderen (fig.1: no.2)

In de grote populatie werden 4 plots uitgezet:
2 plots met een vrij lage dichtheid aan bloeiaren tussen de weg naar de boerderij en de Drentsche A (plot 3 en 4) en 2 plots in het weilandje naast de boerderij waar plot 1 een hoge dichtheid en plot 2 een lage dichtheid aan bloeiaren had.
Naast de bovengenoemde aspecten werd nog het aantal bloemen per aar bepaald. Dit gebeurde aan planten in de kas (februari 1988) bij het Biologisch Centrum.

Phyteuma spicatum:

Er was geen populatie op redelijke afstand beschikbaar. Daarom werd gebruik gemaakt van een populatie in de buitentuin van Hortus de Wolff. Hier werden 2 plots uitgezet, 1 in de buurt van de vijver bij huis de Wolff (plot 2) en 1 op een stuk grasland in het bos (plot 1). Opgemerkt moet worden dat niet helemaal zeker is dat hier sprake is van P.spicatum (de bloemen waren wel geelwit maar hier en daar stonden er ook licht-lila bloemen).

Campanula rotundifolia:

populaties: groot: langs de weg van Rolde naar Gieten (plots in de buurt van Anderen) (fig.1: no.5)
klein: langs het fietspad van Gasteren naar Schipborg (fig.1: no.9)

In de grote populatie (Rolde) werden vlakbij het viaduct (E 15) 2 plots uitgezet met verschillende dichtheden. In de kleine populatie werd 1 plot uitgezet.

Pedicularis palustris:

populaties: groot: Kappersbulten (fig.1: no.4).
Er was geen kleine populatie in de buurt aanwezig (de populatie bij het Zuidlaardermeer viel onder de categorie groot).

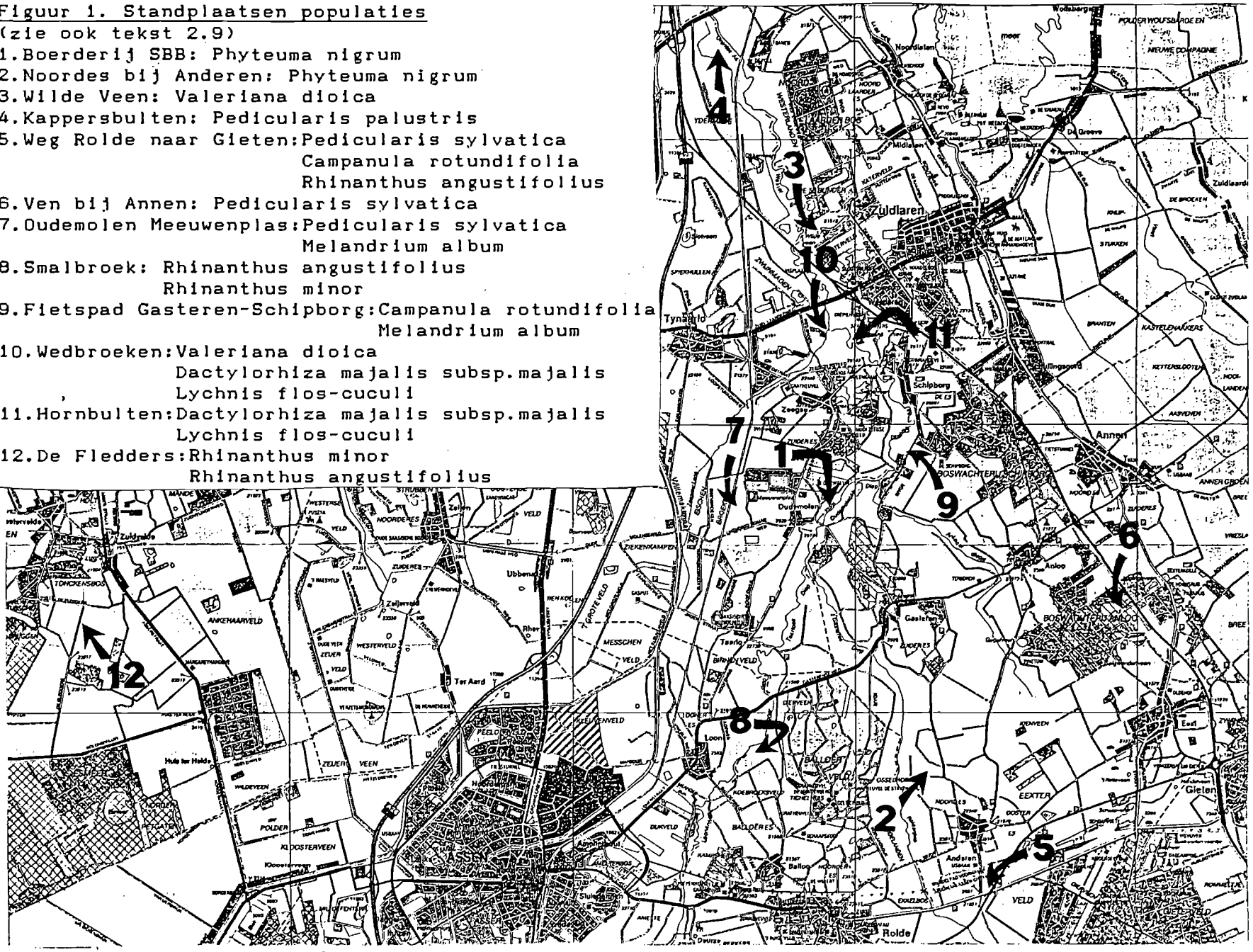
In de grote populatie werden 4 plots uitgezet: 2 aan de rand van de populatie en 2 in het midden met verschillende dichtheden:

1. rand populatie, hoge dichtheid
2. midden populatie, lage dichtheid
3. midden populatie, hoge dichtheid
4. rand populatie, lage dichtheid

Naast bovengenoemde aspecten werd bovendien de zaadzetting en de vruchtzetting na bezoek van een bepaald insectensoort gemeten. Hiervoor werden (nog niet bloeiende) bloemen met vitrage omhuld. Tijdens de waarnemeingen werd de omhulling eraf gehaald en werden de bloemen die bezocht werden gemerkt met een verfstip. Voor ieder soort insect werd een andere kleur verf gebruikt. Na een aantal weken werden de gemerkte zaaddozen verzameld. Daarnaast werd het aantal bloemen per minuut waarmee de verschillende insectensoorten de bloemen bezochten bepaald zodat de waarde van het bezoek van een bepaald soort insect kon worden bepaald (bij snel bezoek kunnen meer bloemen bestoven worden).

Figuur 1. Standplaatsen populaties
(zie ook tekst 2.9)

1. Boerderij SBB: Phyteuma nigrum
2. Noordes bij Anderen: Phyteuma nigrum
3. Wilde Veen: Valeriana dioica
4. Kappersbulten: Pedicularis palustris
5. Weg Rolde naar Gieten: Pedicularis sylvatica
   Campanula rotundifolia
   Rhinanthus angustifolius
6. Ven bij Annen: Pedicularis sylvatica
7. Oudemolen Meeuwenplas: Pedicularis sylvatica
   Melandrium album
8. Smalbroek: Rhinanthus angustifolius
   Rhinanthus minor
9. Fietspad Gasteren-Schipborg: Campanula rotundifolia
   Melandrium album
10. Wedbroeken: Valeriana dioica
    Dactylorhiza majalis subsp. majalis
    Lychnis flos-cuculi
11. Hornbulten: Dactylorhiza majalis subsp. majalis
    Lychnis flos-cuculi
12. De Fledders: Rhinanthus minor
    Rhinanthus angustifolius



Bovendien werd de nectarproductie van gekooide en dus niet bezochte bloemen gemeten.

Pedicularis sylvatica:

populaties: groot: langs het zandpad langs de E15 bij Anderen, waar de E15 de weg van Rolde naar Gieten kruist (viaduct) (fig.1: no.5).

klein: 1. langs de spoorlijn vlakbij de Meeuwenplas bij Oudemolen (fig.1: no.7).

2. bij een ven in het bos bij Annen ten westen van de snelweg van Annen naar Gieten (fig.1: no.6).

In de grote populatie werden 4 plots uitgezet:
1. rand populatie, lage dichtheid
2. midden " , " "
3. " " , hoge "
4. rand " , hoge "

In de kleine populatie 1. werd alleen de zaad- en vrucht-zetting na insectenbestuiving bepaald.

In de kleine populatie 2. werd alleen de zaadzetting en de vruchtzetting na insectenbestuiving en de hoeveelheid pollen op stigma's bepaald.

Rhinanthus angustifolius:

populaties: groot: Smalbroek, bij het Loonerdiep, halverwege het fietspad van Taarlo naar Balloo (fig.1: no.8).

klein: bij het viaduct langs de weg van Rolde naar Gieten bij de E 15 (fig.1: no.5).

In de grote populatie werden 5 plots uitgezet:
1. zeer hoge dichtheid, met R. minor
2. zeer hoge dichtheid
3. hoge dichtheid
4. middelmatige dichtheid
5. lage dichtheid

Plot 1 en 2 lagen dicht bij elkaar en in een ander perceel dan 3, 4 en 5.

In de kleine populatie werden 2 plots uitgezet:
1. hoge dichtheid,
2. lage dichtheid.

Van de bloemen in een andere kleine populatie (Fledders; zie R. minor) werd de hoeveelheid pollen op de stigma's bepaald (fig.1: no.12).

Rhinanthus minor:

2 populaties: ongeveer even groot:

1. Bij het Loonerdiep halverwege het fietspad van Taarlo naar Balloo. R. minor stond hier tussen R. angustifolius planten. Plot 1 van R. angustifolius werd gebruikt voor de waarnemingen aan R. minor (fig.1: no.8).
2. Langs de Fledders tussen Norg en het Fochteloerveen (fig.1: no.12). Hier werden 3 plots uitgezet:
   1. lage dichtheid,
   2. hoge dichtheid,
   3. hoge dichtheid, vlakbij lupine.

Melandrium album:

populaties: groot: langs een sloot bij de Meeuwenplas

en de spoorlijn bij Oudemolen (fig.1: no.7).

klein: langs het zandpad van Schipborg naar Gasteren (fig.1: no.9).

In de grote populatie (Oudemolen) werden 3 plots uitgezet:

1. lage dichtheid, veel vrouwelijke bloemen
2. hoge dichtheid, veel mannelijke bloemen
3. hoge dichtheid, veel vrouwelijke bloemen

De kleine populatie werd in z'n geheel als 1 plot beschouwd.

Melandrium album bloeit 's nachts en bij bewolkt weer ook overdag. Waarnemingen werden 's nachts (van schemering tot ongeveer 4 uur 's nachts) en daarnaast (indien mogelijk) overdag gedaan. Als werkdag van de nachtelijke bezoekers in de periode waarin M. album bloeide werd 8 uur aangenomen.

Lychnis flos-cuculi:

populaties: groot: Bij Hornbulten (bij Meander) bij Schipborg (fig.1: no.11).
Er zijn 4 plots uitgezet:
1 en 2: aan de rand van de populatie met een lage dichtheid;
3: midden populatie, hoge dichtheid;
4: midden populatie, lage dichtheid.

klein: Een kleine populatie was gekozen aan de andere kant van de Drentsche A (Wedbroeken) maar wegens tijdgebrek is hier geen onderzoek aan verricht (fig.1: no.10).

Naast de bovengenoemde aspecten werd de nectarproductie in gekooide bloemen bepaald.

Dactylorhiza majalis subsp.majalis:

populaties: groot: Hornbulten bij Schipborg (fig.1: no.11).

klein: Deze was gekozen aan de andere kant van de Drentsche A maar wegens tijdgebrek is hier geen onderzoek aan verricht (fig.1: no.10).

In de grote populatie zijn 4 plots uitgezet:

1. bij het bos, hoge dichtheid,
2. bij het bos, lage dichtheid,
3. in de meander, zeer hoge dichtheid,
4. in de meander, lage dichtheid.

Naast het tellen van zaden in de bloemen werd bij de zaadzetting telkens ook bepaald in hoeveel zaden zich embryos bevonden (te zien als een duidelijke stip). Het tellen van niet tot zaden ontwikkelde embryos was hier niet mogelijk.

Bij deze soort werd in de plots ook geteld hoe vaak pollinia op het stigma aanwezig waren en hoevaak pollinia uit de bloemen verdwenen waren.

De verschillende typen bestuiving (zelf, kruis enz.) zijn onderzocht in bloemen in de tuin van Hortus de Wolff.

Pinguicula vulgaris:

Deze soort komt niet voor in het stroomdallandschap Drentsche A. Enkele aspecten zijn onderzocht in een gebied van het Overijssels Landschap (Mosbeek) bij Ootmarsum (redelijk grote populatie). Daar hier ook Rhinanthus angustifolius, Pedicularis sylvatica en een orchideensoort voorkwam, werden deze soorten in dit gebied ook onderzocht. De orchideensoort was geen Dactylorhiza majalis subsp.majalis maar D. maculata.
Er werden 4 plots uitgezet:

1. met Pinguicula vulgaris en Dactylorhiza maculata,
2. met Pedicularis sylvatica en Dactylorhiza maculata,
3. met Pinguicula vulgaris en Dactylorhiza maculata,
4. met Rhinanthus angustifolius en Dactylorhiza maculata.

Ter vergelijking is enig onderzoek verricht aan een plot in de tuin van Hortus de Wolff. Bovendien is enig onderzoek gedaan aan Pinguicula grandiflora in de tuin van Hortus de Wolff.

Valeriana dioica:

redelijk grote populatie:

Bij de Drentsche A langs de Wedbroeken bij Tynaarlo (fig.1: no.11).
Hier werden 2 plots uitgezet:

1. hoge dichtheid;
2. lage dichtheid.

Een andere, ongeveer even grote populatie lag bij het Wilde Veen bij Zuidlaren (fig.1: no.3). Van deze populatie is alleen de grootte en de verhouding mannelijke en vrouwelijke bloemen bepaald.

2.10 Verwerking van de gegevens.

De getallen werden, voor zover mogelijk, getest met ANOVA (one way). Lineaire regressie werd gebruikt om relaties te vinden tussen variabelen. Correlaties en de "fit" van de lijnen werd bepaald met behulp van de lineaire correlatie-coefficient r. Voor alle statistische bewerkingen werd gesteld dat iets significant zou zijn als de betrouwbaarheid 95% was.

HOOFDSTUK 3 RESULTATEN.

3.1 Algemeen.

De weersomstandigheden waren in de gehele onderzoeksperiode vrij slecht: veel regen, weinig zon en over het algemeen een lagere temperatuur dan normaal. De grafieken van de luchtvochtigheid en de temperatuur worden hier niet gegeven; gegevens hierover worden vermeld in de rest van de resultaten als dit de gegevens mogelijk sterk beinvloed heeft.

3.2 Phyteuma nigrum.

3.2.1 Morfologie.

De bloeiende plant is ongeveer 50 cm hoog en heeft ongeveer 4 bloei-aren. De langwerpige bloei-aren bevatten gemiddeld 45 (n=10) donkerblauwe bloemen. Tijdens de bloei van een bloem zijn meerdere stadia te onderscheiden (zie figuur 2). Na het knopstadium (a) laten de 5 kroonbladeren aan de basis van de bloem los (b). De meeldraden, die in de bloem tegen de stijl aangedrukt zitten, openen zich naar de stijl toe zodat de stijl vol komt te zitten met pollen (Hess,1983). In het volgende stadium (c) groeit de stijl boven uit de kroon en de kroonbladeren gaan verder los van elkaar. Aan de bovenkant zitten ze echter nog steeds tegen elkaar aan. In het volgende stadium (d) ontvouwt het stigma zich. Daarna wijken de kroonbladeren van de stijl (e) en tenslotte krullen de 2 lobben van het stigma zo ver om dat ze de stijl raken (f). Een bloei-aar bevat ongeveer 10 tegelijkertijd bloeiende bloemen waarvan de meeste in een vrouwelijk stadium zijn. De bloeitijd van 1 bloem is niet precies bepaald maar is in ieder geval minder dan 7 dagen en wordt geschat op 2 dagen.

3.2.2.Dichtheid en populatie-oppervlakte.

Populatie Oudemolen: In plot 1 is de dichtheid van bloei-aren (bloeiend en niet bloeiend) het hoogst. De dichtheid van de bloeiende bloemen is signifcant hoger op de eerste waarnemingsdatum (in de verschillende plots varierend van 105,67 tot 422,99 bloemen/m^2), zie ook figuur 3. Een week na 18/6 was de populatie geheel uitgebloeid. De tijd dat de planten bloeiden voorafgaand aan 11/6 wordt geschat op hoogstens 2 weken en waarschijnlijk 10 dagen zodat de populatie in totaal ongeveer 3 weken bloeide (begin juni). Dit betekent dat de eerste waarnemingsdatum waarschijnlijk op de top van de bloei was. Op de eerste waarnemingsdag was de dichtheid aan bloeiende bloemen het hoogst in plot 1, iets lager in plot 2 en weer lager in plot 4 en 2.

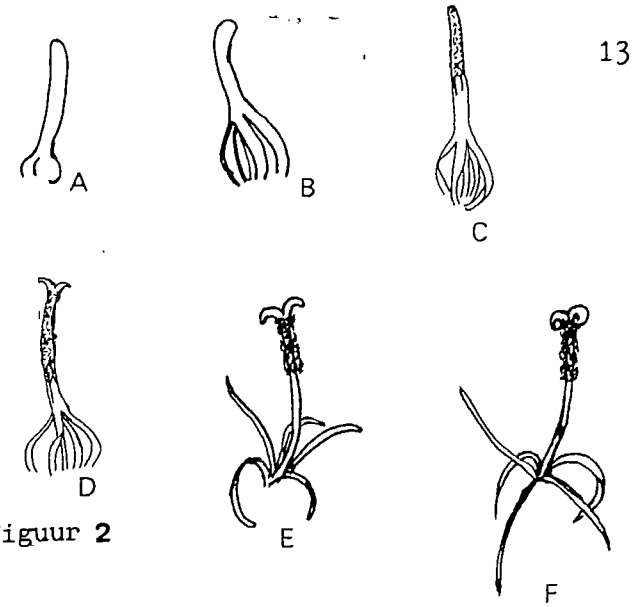
Populatie Noord-Es: Op 18/6 was de dichtheid van de bloeiende bloemen in het plot 2,33 bloemen/m^2. Deze populatie bestond uit 8 planten met in totaal 15 bloei-aren.

Het percentage vrouwelijke bloemen in de populatie bij Oudemolen is op alle data en in alle plots ongeveer 85 % van alle bloeiende bloemen.

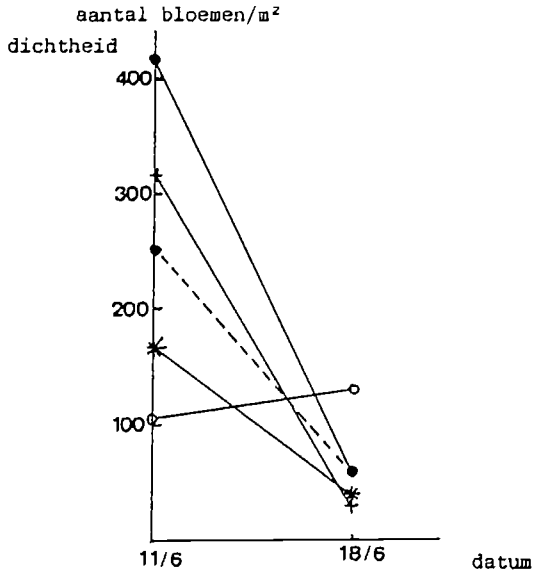
De oppervlakte van de populatie in Oudemolen bedraagt ongeveer 100 m^2 en die van de populatie op de Noord-Es ongeveer 5 m^2.

3.2.3 Insectenbezoek.

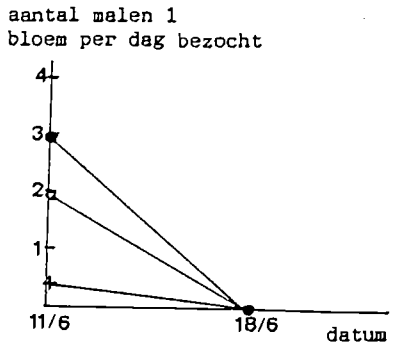
De bloemen worden bezocht door hommels. De hoeveelheid insectenbezoek aan de plots in Oudemolen is op 11/6 (1 bloem 3,78 maal bezocht per dag) hoger dan op 18/6 (0 x bezocht). Zie ook figuur 4. De verschillen zijn echter niet significant. De



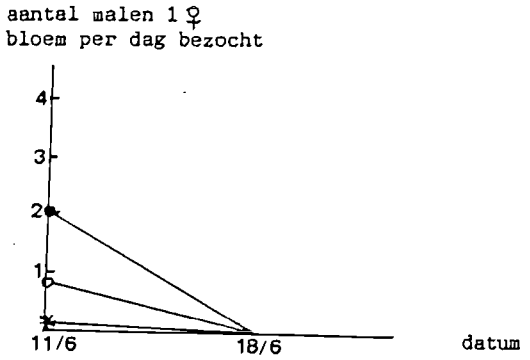
figuur 2



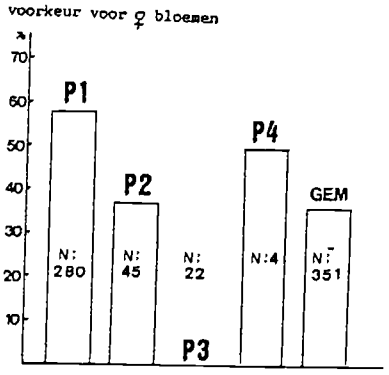
figuur 3



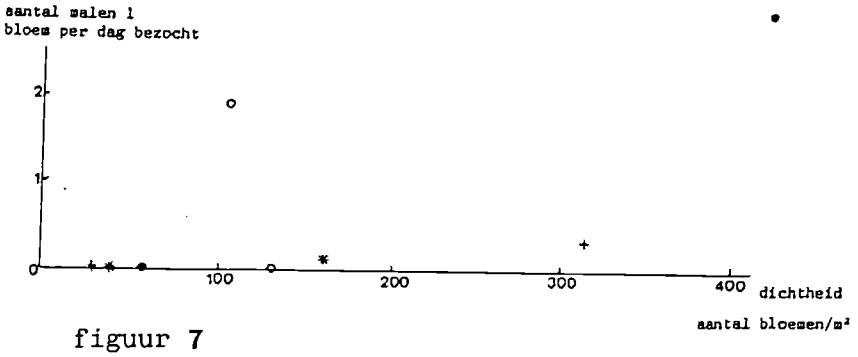
figuur 4



figuur 5



figuur 6



figuur 7

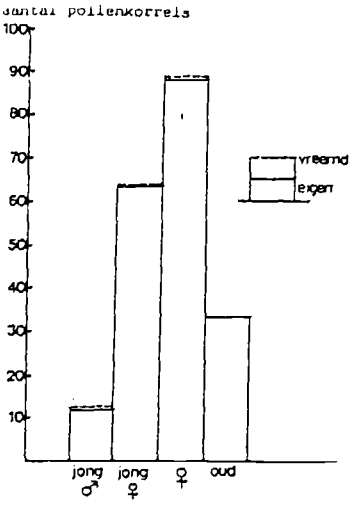
Fig.2 Stadia van de bloemen van P. nigrum (zie ook tekst).
Fig.3 Dichtheid van de bloemen van P. nigrum op verschillende data. • =plot 1, o =plot 2, + =plot 3, ✱ =plot 4, ---=gemiddeld. Data significant verschillend, plots niet.
Fig.4 Het aantal malen dat de bloemen van P. nigrum zijn bezocht op de verschillende data; legenda zie fig.3. Alle verschillen zijn niet significant.
Fig.5 Aantal malen dat de ♀ bloemen van P. nigrum zijn bezocht op de verschillende data; legenda zie fig.3. Alle verschillen zijn niet significant.
Fig.6 Voorkeur van de insecten voor bloemen van P. nigrum; 100%=totale bezoek aan een plot, P1=plot1, P2=plot2, P3=plot3, P4=plot4, GEM=gemiddeld.
Fig.7 Het aantal malen dat een bloem van P. nigrum per dag werd bezocht t.o.v. de dichtheid; legenda zie fig.3.

weersomstandigheden waren op 18/6 zeer slecht (veel regen). Het aantal malen dat 1 bloem op de waarnemingsdag bezocht werd was het hoogst in het plot met de hoogste dichtheid (plot 1; echter niet significant). Het aantal malen dat een vrouwelijke bloem op de waarnemingsdag werd bezocht is in ieder plot lager (hoogst 2,63 maal) dan het bezoek aan vrouwelijke en mannelijke bloemen, het plot met de hoogste dichtheid behoudt echter wel de hoogste waarde (zie figuur 5). De waarden van de plots waren echter weer niet significant verschillend. Aan het plot op de Noord-Es zijn wegens tijdgebrek geen waarnemingen verricht.
De plots in Oudemolen werden tijdens de waarnemingen alleen bezocht door Bombus pratorum-werksters. Op 11/6 bezocht deze soort minder vrouwelijke bloemen (85%-36%) en meer mannelijke bloemen dan er verhoudingsgewijs aanwezig waren en deze soort had dus een voorkeur voor mannelijke bloemen (zie figuur 6). B. pratorum foerageerde op nectar en/of pollen. Nectardrinken gebeurde door de tong aan de zijkant van de bloem, tussen de kroonbladeren door, naar de basis van de bloem te steken. Bij pollen- verzamelende hommels werden zwarte, witte of paarse pollenklompjes waargenomen (het pollen van P. nigrum is paarsbruin (aubergine)). Naast weidehommels werden ook nog andere insecten op de bloemen waargenomen. Deze bezochten de bloemen echter niet of nauwelijks; meestal zaten ze vele minuten achtereen op 1 bloem of op 1 aar en foerageerden niet. Deze insecten waren voornamelijk vliegen (o.a.Rhingia) en soldaatjes. Bij plot 3 en 4 werden veel mieren op de bloemen waargenomen. Deze laatste foerageerden waarschijnlijk op nectar.
Het aantal malen dat een bloem bezocht werd ten op zichte van de dichtheid van bloeiende bloemen is weergegeven in figuur 7. Er is een positieve (echter niet significante) correlatie tussen deze 2 variabelen: $y = 0{,}0987 + 0{,}0043x$. Daar maar 1 populatie onderzocht is, wordt hier geen relatie gelegd tussen populatie-grootte (het aantal bloeiende bloemen in een populatie planten) en insectenbezoek.

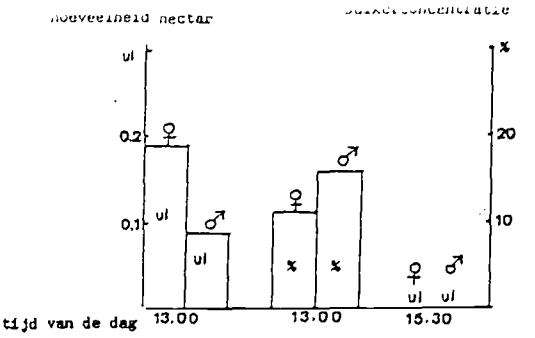
3.2.4. Hoeveelheid pollen op de stigma's.
Ook dit onderdeel is alleen onderzocht in Oudemolen. Het pollen op de stigma's bestaat bijna geheel uit Phyteuma-pollen. Het niet-Phyteuma pollen (4 korrels) is voornamelijk afkomstig van Composieten. De hoeveelheid pollen op het stigma is in het mannelijke stadium het laagst (12,2 korrels/stigma; sd: 20,7 ,n=5) en in het vrouwelijke stadium bevindt er zich significant meer en het meeste pollen (87,8 korrels/stigma; sd: 65,5 ,n=6) op het stigma. Pollen dat zich los in het preparaat bevond werd hier niet meegerekend omdat dit waarschijnlijk voornamelijk pollen van de stijl zelf was (zie ook figuur 8).

3.2.5 Nectar in de bloemen.
Er zijn alleen metingen verricht op 11/6 in Oudemolen. De resultaten staan in figuur 9. De hoeveelheid nectar is op 13.00 uur (0,19 µl; sd: 0,25) significant verschillend van die op 15.30 uur (0,00 µl).De hoeveelheid in vrouwelijke bloemen is hoger, maar niet significant verschillend, als in mannelijke bloemen. De suikerconcentratie is in mannelijke bloemen (16,00 %) significant hoger dan in vrouwelijke bloemen (12,50 %; sd: 0,70). Voor alle getallen geldt n=10.

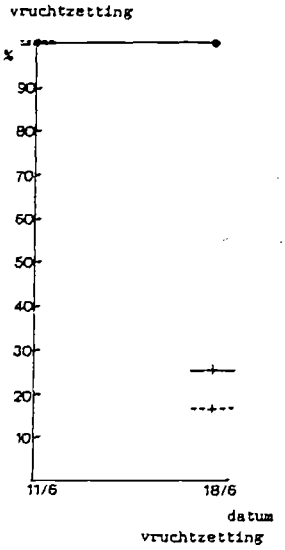
3.2.6 Vruchtzetting en zaadzetting na insectenbestuivingen.
Dit onderdeel is zowel in Oudemolen als op de Noord-Es onderzocht. De Noord-Es werd echter gemaaid voordat de gemerkte



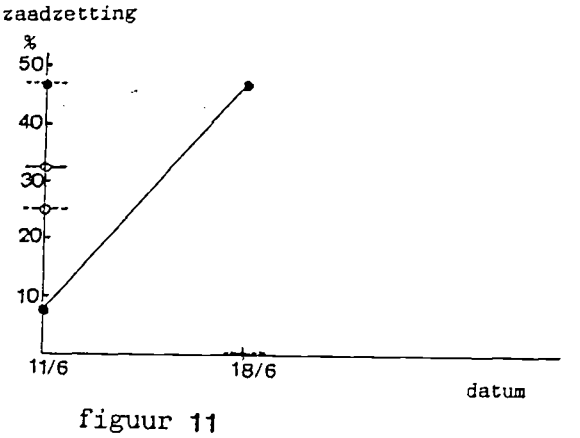
figuur 8



figuur 9



figuur 10



figuur 11

figuur 12

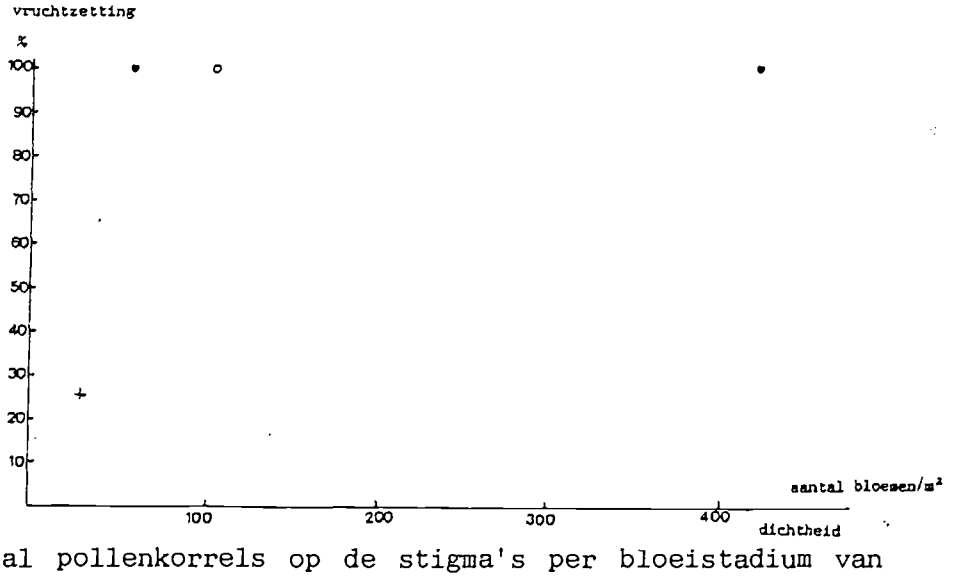


Fig.8 Aantal pollenkorrels op de stigma's per bloeistadium van P.nigrum. Eigen pollen is van P.nigrum, vreemd is andersoortig pollen. Verschil tussen jong ♂ en ♀ is significant.

Fig.9 Hoeveelheid nectar en de suikerconcentratie van de nectar in de bloemen van P.nigrum t.o.v. de tijd van de dag. Verschil tussen de hoeveelheden in bloemen op 13 en 15.30 uur zijn significant verschillend en de percentages zijn ook significant verschillend.

Fig.10 De vruchtzetting in de bloemen van P.nigrum; ● =plot 1, O=plot 2, +=plot 3, ✱ =plot 4, ____ = na insectenbestuiving, --- = na insectenbestuiving+kunstmatige bestuiving. De verschillen zijn niet significant.

Fig.11 De zaadzetting in de bloemen van P.nigrum; legenda zie fig.10. Alleen het verschil op 11/6 tussen insecten en + kunstmatige bestuiving is significant.

Fig.12 De vruchtzetting in de bloemen van P.nigrum na mogelijke insectenbestuiving t.o.v. de dichtheid van de bloemen; legenda zie fig.10.

bloemen verzameld konden worden.
Het aantal ovula in de bloemen is gemiddeld 21,00 (sd: 10,82 ,n=3) en maximaal 30. De gemerkte bloemen van Phyteuma zijn na ongeveer 3 weken verzameld. Een groot aantal van de zaaddozen was toen al open (geschat wordt dat de zaden 1 of 2 weken na bestuiving verzameld hadden moeten worden).
De vruchtzetting is in plot 1 en 2 bij zowel insectenbestuiving als die + kunstmatige bestuiving 100 % (zie figuur 10). In plot 3 is de vruchtzetting lager (25 %; n=4) dan in plot 1 en 2.
De zaadzetting van de bloemen in plot 1 is op 11/6 (7,7 %; sd:3,8 ,n=23) lager dan op 18/6 (46,7 %; sd:33,0 ,n=8) en is ook lager dan de zaadzetting van de bloemen in plot 2 (32,5 %; sd:18,9 ,n=4). Zie ook figuur 11. Wanneer de bloemen daarnaast ook nog kunstmatig bestoven worden neemt de zaadzetting significant toe in plot 1 (46,7 %; sd:15,3 ,n=20); in plot 2 blijft deze ongeveer gelijk.
Er is een positieve, maar niet significante, correlatie tussen de vruchtzetting en de dichtheid en een negatieve, maar niet significante, correlatie tussen de zaadzetting en de dichtheid van bloeiende bloemen (zie de figuren 12 en 13) De relatie populatiegrootte en zaadzetting of vruchtzetting is niet bekeken; er zijn alleen gegevens van 1 populatie beschikbaar.

3.2.7 Verschillende typen bestuiving.

De bloemen van P. nigrum kunnen zichzelf bestuiven. De vruchtzetting na kunstmatige zelfbestuiving neemt in vergelijking met zelfbestuiving (86 %) niet toe.
Na kruisbestuiving neemt de vruchtzetting nauwelijks toe (88 %). Meerdere malen bestuiving doet de vruchtzetting stijgen tot 100 %. Vreemd stuifmeel (Lychnis-pollen) heeft een negatief effect op de vruchtzetting (daling tot 83 %). Zie ook figuur 14. De vruchtzetting na insectenbestuiving is in vergelijking met de andere typen bestuiving zeer hoog (100 %).
Wanneer het eigen stuifmeel op de stempel gebracht wordt neemt de zaadzetting iets toe (van 10,0 (sd:14,6 ,n=86) naar 11,5 % (sd:23,6 ,n=24)). Als pollen genomen wordt van andere planten neemt de zaadzetting sterk toe (tot 34,4 %; sd:24,0 ,n=24); wordt meerdere malen bestoven (2 x) dan neemt de zaadzetting nog meer toe (64,0 %; sd:31,4 ,n=5; niet significant verschillend met kruisbestuiving). Wanneer de bloemen eerst bestoven worden met Lychnis-pollen en daarna kruis bestoven dan neemt de zaadzetting ten opzichte van kruisbestuiving af (27,1 %; sd:32,3 ,n=14; niet significant). De zaadzetting is na zelfbestuiving significant lager en meerdere malen bestuiven is significant hoger dan na insectenbestuiving (zie ook figuur 15).

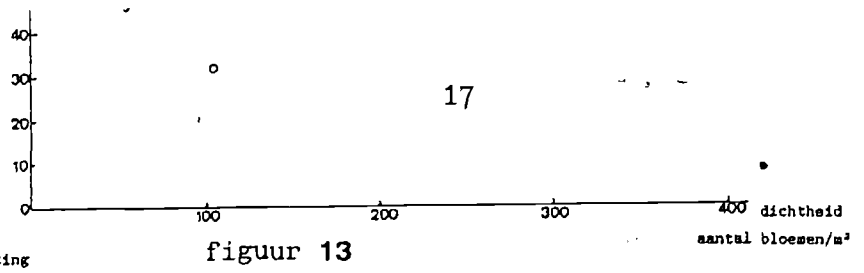
3.3 Phyteuma spicatum.

3.3.1 Morfologie.

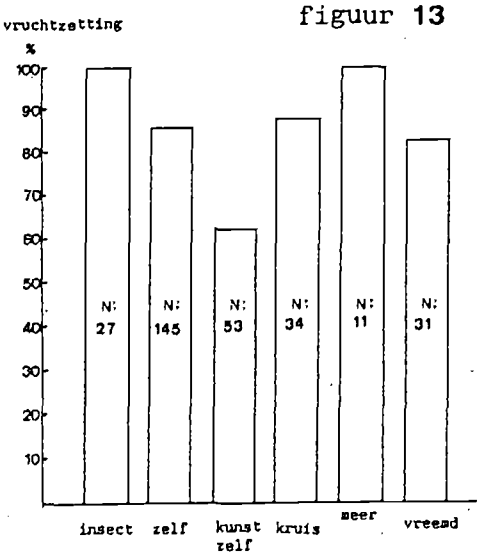
Voor een groot deel is de morfologie van de plant vergelijkbaar met die van P. nigrum. De plant is iets hoger (ongeveer 90 cm hoog), de aar is iets langer en bevat meer bloemen (ongeveer 100 (schatting)) en de bloemen zijn niet donkerblauw maar geelwit. De verschillende stadia van de bloemen zijn geheel vergelijkbaar met die van P. nigrum. De bloemen bloeien minder dan 5 dagen en waarschijnlijk ongeveer 2 dagen.

3.3.2 Dichtheid en populatie-oppervlakte.

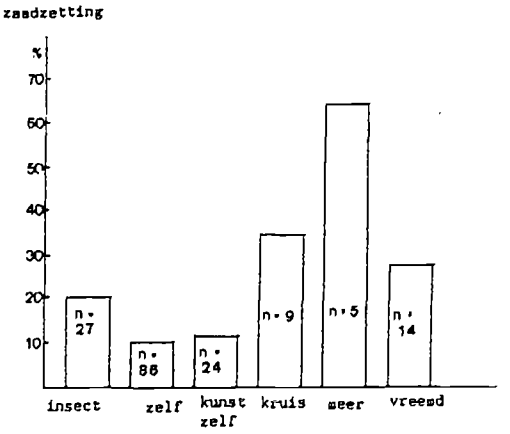
Het aantal planten in plot 2 is groter dan in plot 1; de dichtheid van bloeiende bloemen is ook groter in plot 2 en op



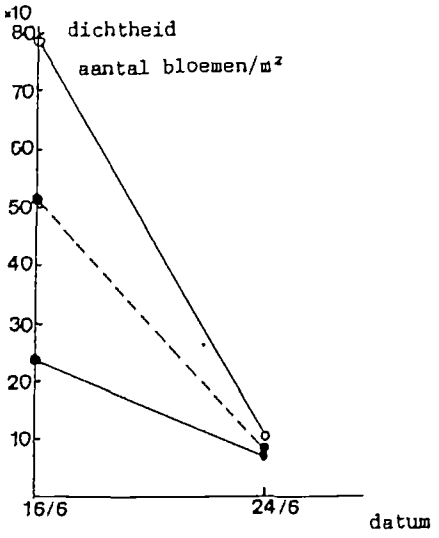
figuur 13



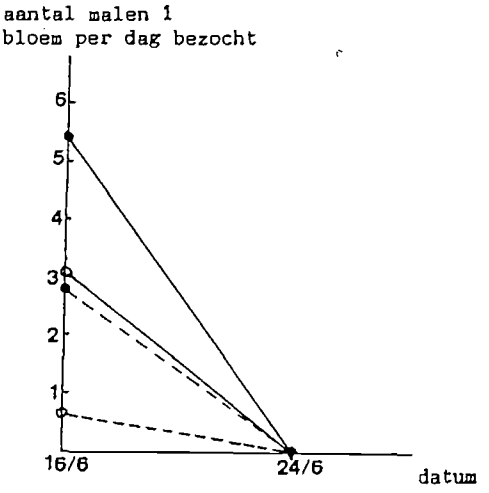
figuur 14



figuur 15



figuur 16



figuur 17

Fig.13 De zaadzetting in de bloemen van P.nigrum na mogelijke insectenbestuiving t.o.v. de dichtheid van de bloemen, legenda zie fig.10.

fig.14 De vruchtzetting na verschillende typen bestuiving van de bloemen van P.nigrum. insect=mogelijke insectenbestuiving, zelf= zelfbestuiving, kunst zelf=kunstmatige zelfbestuiving, kruis= kruisbestuiving, meer=2 maal kruisbestuiven, vreemd= kruisbestuiving na bestuiving met Lychnis-pollen.

Fig.15 De zaadzetting na verschillende typen bestuiving in de bloemen van P.nigrum; legenda zie fig.14. Significant verschillen zijn insect en (kunst) zelf of meer, zelf en kruis of meer of vreemd, kunst zelf en meer of vreemd.

Fig.16 De dichtheid van de bloemen van P.spicatum op verschillende data. ● =plot 1, ○ =plot 2, --●--=gemiddeld. De verschillen zijn niet significant.

Fig.17 Het aantal malen dat een bloem van P.spicatum wordt bezocht op de verschillende data, ● =plot 1, ○ =plot2, ---=alleen bezoek aan ♀ bloemen. Alle verschillen zijn niet significant.

16/6 (2356,44 bloemen/m²) meer dan op 24/6 (312 bloemen/m²). Zie ook figuur 16. Het percentage vrouwelijke bloemen ligt tussen de 62 en 87 % en is het hoogst op 24/6. De verschillen zijn echter niet significant. De populatie bloeide al ongeveer 10 dagen voor 16/6 en de totale bloeiduur is dan ongeveer 2,5 weken (juni). De populatie-oppervlakte is ongeveer 35 m².

3.3.3 Insectenbezoek.

Het plot met de laagste dichtheid (plot 1) wordt het meest bezocht (5,33 maal per bloem per dag; zie figuur 17). Dit geldt ook als het bezoek an de vrouwelijke bloemen wordt bekeken (2,8 maal). Op 24/6 waren de weersomstandigheden zeer slecht en werden de bloemen niet bezocht (althans niet tijdens de waarnemingen). Alle genoemde verschillen zijn niet significant. Op 16/6 werden de bloemen alleen bezocht door B.pratorum, B.pascuorum en B.terrestris. Voor de verdeling van het bezoek zie figuur 18. B. pratorum is in deze populatie de belangrijkste bezoeker. Alle hommelsoorten foerageren voornamelijk op nectar en soms op nectar en pollen. Ongeveer de helft van de bezoekers had pollenklompjes bij zich. De kleur van deze pollenklompjes was lichtgeel tot geelwit (het pollen van P. spicatum heeft dezelfde kleur). De hommels bezochten de bloemen op dezelfde manier als dat bij P.nigrum gebeurde. De insecten hadden geen voorkeur voor vrouwelijke of mannelijke bloemen (zie figuur 19). Soldaatjes, vliegen of mieren werden niet of nauwelijks op deze soort waargenomen.

Het aantal malen dat een bloem bezocht werd ten opzichte van de dichtheid van bloeiende bloemen is weergegeven in figuur 20. Er is een positieve, niet significante correlatie tussen deze twee: $y = 1.0526 + 0,035\ x$.

3.3.4 Hoeveelheid pollen op de stigma's.

Niet onderzocht.

3.3.5 Nectar in de bloemen.

Dit is alleen gemeten op 16/6. De hoeveelheid nectar is 's morgens hoger (gem. 0,06 µl; sd:0,18 ,n=40) dan 's middags (0,00 µl; sd:0,00 ,n=40) en is in mannelijke bloemen (gem.0,06 µl; sd:0,18 ,n=40) hoger dan in vrouwelijke bloemen (gem. 0,00; sd:0,00 ,n=40). Er is maar 1 suikerconcentratiemeting nl. 12 % (zie ook figuur 21).

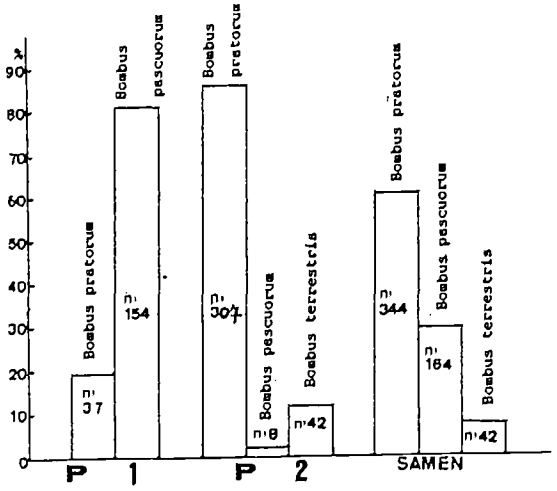
3.3.6 Vruchtzetting en zaadzetting na insectenbestuivingen.

De gemerkte bloemen werden na ongeveer 3 weken verzameld. Net als bij P. nigrum was dit te laat.

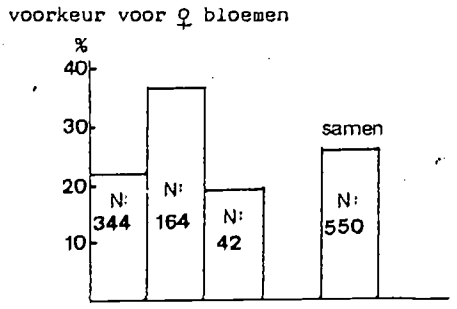
De vruchtzetting was zowel na insectenbestuiving als na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving 100 %.

De zaadzetting na bestuiving op 16/6 is in plot 2 significant hoger (>19,4 %; sd:22,9 ,n=29) dan in plot 1 (>3,6 %; sd:5,1 ,n=2). De zaadzetting na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving is ook hoger dan in plot 2 en is in beide plots hoger dan na alleen insectenbestuiving (plot 1:>12,7 %; sd:19,0 ,n=9; plot 2:>15,6 %; sd:15,2 ,n=11). De zaadzetting op 24/6 (insectenbestuiving: plot 2: >30,8 %; sd:39,4 ,n=8; plot 1 geen gegevens; insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving: plot 1: 5,9 %; sd:5,5 , n=3; plot 2: 50,7 %; sd:33,2 ,n=5) is gelijk, hoger of lager dan op 16/6.

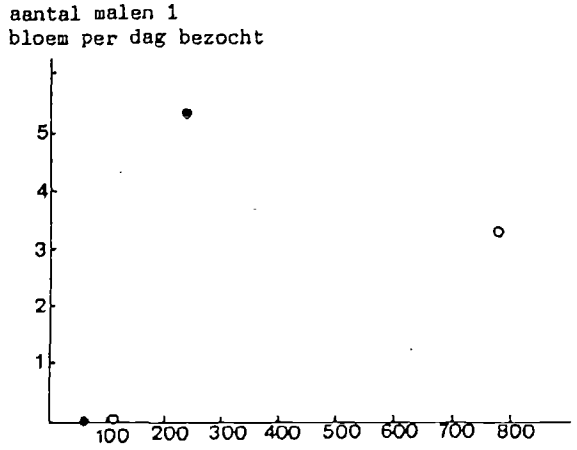
Er is een negatieve (maar niet significante) correlatie tussen de dichtheid van bloeiende bloemen en de zaadzetting (zie figuur 22) en er is geen correlatie tussen het insectenbezoek en de



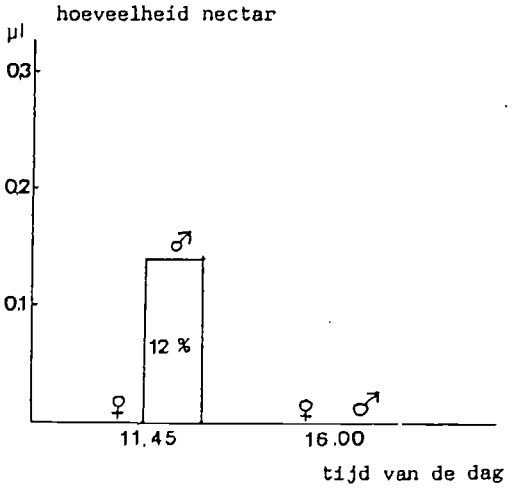
figuur 18



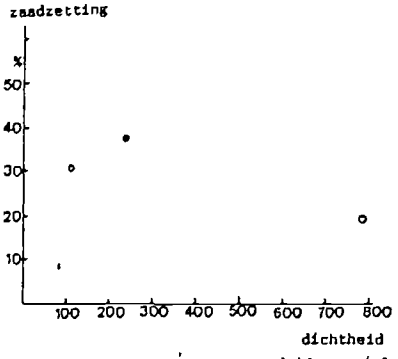
figuur 19



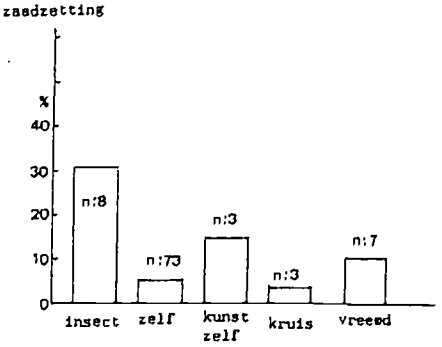
figuur 20



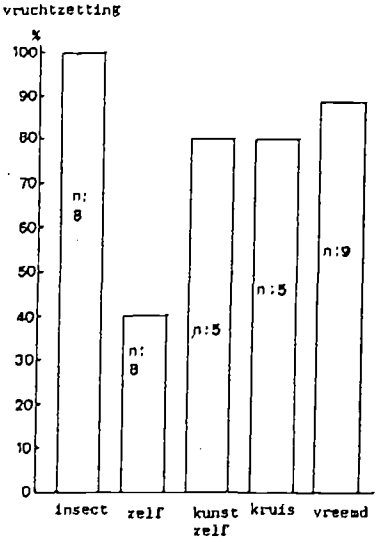
figuur 21



figuur 22



figuur 23



figuur 24

Fig.18 Verdeling van het bezoek aan P.spicatum. P1=plot 1, P2=plot 2.
Fig.19 Voorkeur van de insecten voor de bloemen. 1=B.pratorum, 2=B.pascuorum,3=B.terrestris. 100%=totale bezoek aan de bloemen.
Fig.20 Aantal malen dat een bloem van P.spicatum bezocht wordt per dag t.o.v. de dichtheid van de bloemen, legenda zie fig.17.
Fig.21 De hoeveelheid nectar en de suikerconcentratie van de nectar in de bloemen van P.spicatum t.o.v. de tijd van de dag. ♀=vrouwelijke bloemen en ♂=mannelijke bloemen.
Fig.22 De zaadzetting in de bloemen van P.spicatum t.o.v. de dichtheid van de bloemen, legenda zie fig.17.
Fig.23 De vruchtzetting in de bloemen van P.spicatum na verschillende typen bestuiving; legenda als bij fig.14, vreemd= Plantago-pollen.
Fig.24 De zaadzetting in de bloemen van P.spicatum na verschillende typen bestuiving; legenda zie fig.23; significant verschillend zijn insect en zelf, vreemd en zelf.

zaadzetting.

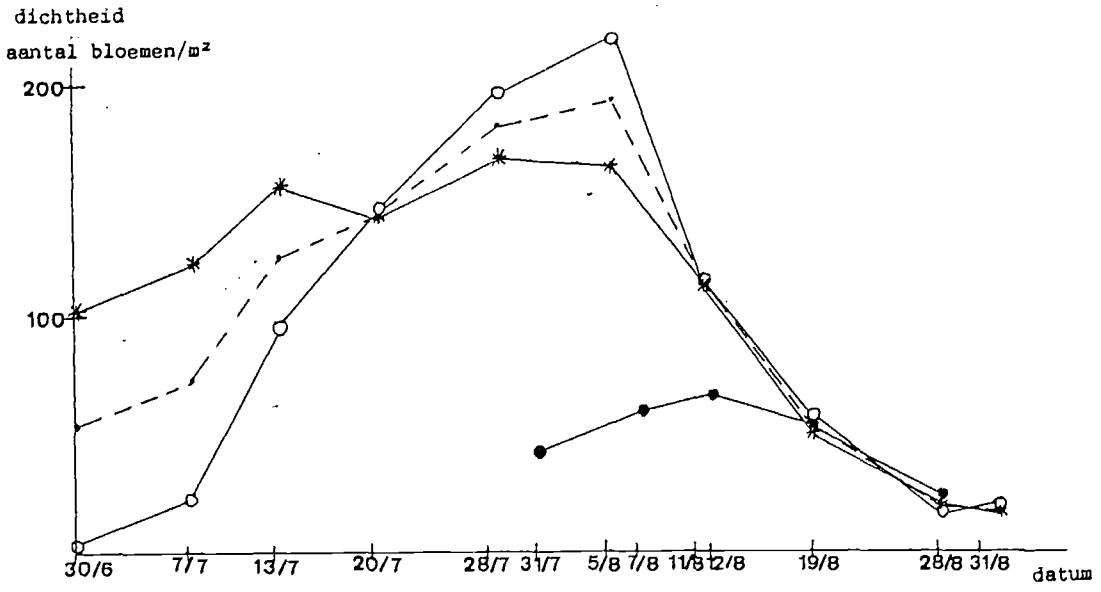
3.3.7 Verschillende typen bestuiving.
Zie figuur 23 en 24. De proefgrootte is zeer klein. De bloemen van P. spicatum kunnen zichzelf bestuiven. De vruchtzetting neemt toe na kunstmatige bestuiving (van 40 % (n=80) naar 80 % (n=5)) of kruisbestuiving (80 %, n=5). Kruisbestuiving na bestuiving met vreemd pollen (Plantago lanceolata-pollen) doet dit percentage nog iets stijgen. Insectenbestuiving levert echter het hoogst % vruchtzetting.
De zaadzetting neemt significant toe (t.o.v. zelfbestuiving) wanneer de bestuiving plaatsvindt door insecten of door pollen van Plantago lanceolata (stond in de populatie) op het stigma te brengen en daarna kruisbestuiving toe te passen. Insectenbestuiving levert de hoogste zaadzetting (30,8 %; sd:39,4). Kruisbestuiving levert een zeer lage zaadzetting (meer dan 3,6 %; sd:3,6).

3.4 Campanula rotundifolia.

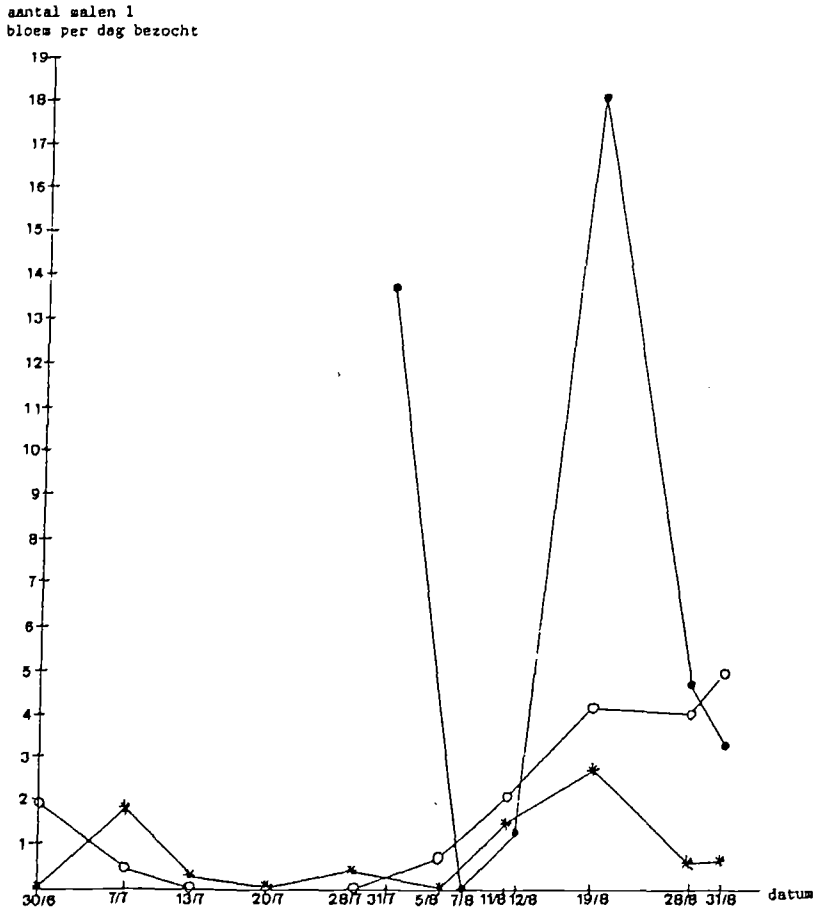
3.4.1 Morfologie.
De ongeveer 30 cm hoge bloeistengels hebben 1 tot 3 blauwe, meestal hangende, klokvormige bloemen, die elk 6 tot 7 dagen bloeien. Het stuifmeel komt in het knopstadium, net als bij Phyteuma, tegen de stijl aan. Als de bloem open gaat, verwelken de meeldraden, de stijl wordt iets langer en in het laatste stadium ontvouwen de 3 stigmalobben zich. Tenslotte krullen de stigmalobben zover om dat ze de stijl raken.

3.4.2 Dichtheden en populatie-oppervlakte.
De grote populatie bij Rolde bloeit langer (iets meer dan 2 maanden; juli en augustus) dan de kleine populatie bij Schipborg (iets meer dan 1 maand;augustus). Zie ook figuur 25. Hoewel de dichtheid van de bloemen in de plots bij Rolde op 30/6 (toen de plots werden uitgezet) sterk verschilde (101 en 5,5 bloemen/m²) was er vanaf 20/7 weinig verschil meer tussen de plots. De grootste dichtheid van de bloemen was in de populatie bij Rolde rond 31/7 (195,0 bloemen/m²) en in de populatie bij Schipborg rond 12/8 (64,0 bloemen/m²). De dichtheid van de populatie bij Schipborg was tot 19/8 veel lager dan die in de populatie bij Rolde. De dichtheden van de populaties zijn echter niet significant verschillend. Het percentage vrouwelijke bloemen ligt in beide populaties rond de 50 %. De oppervlakte van de populatie bij Rolde wordt geschat op 2000 m² en die van Schipborg op 6 m².

3.4.2 Insectenbezoek.
De bloemen worden voornamelijk door zweefvliegen en kleine bijtjes bezocht. De plots in Rolde worden beide ongeveer evenveel door de insecten bezocht en dit bezoek heeft de neiging toe te nemen aan het eind van het bloeiseizoen (zie figuur 26). De kleine populatie bij Schipborg wordt significant meer bezocht (maximaal 16,2 maal per bloem per dag) dan de grote populatie bij Rolde (maximaal 5,97 maal per bloem per dag). De hoeveelheid insectenbezoek aan de populatie bij Schipborg is bovendien erg variabel (ene maal 0, andere maal heel hoog). Het aantal malen dat een vrouwelijke bloem bezocht wordt levert eenzelfde beeld als het bezoek aan vrouwelijke en mannelijke bloemen (zie figuur 27, hoogste waarde Schipborg 18,1; Rolde 4,1). De insecten die de bloemen bezoeken bij Rolde zijn voornamelijk Apis mellifera en Halictus spec. en bij Schipborg voornamelijk Syrphys ribesii



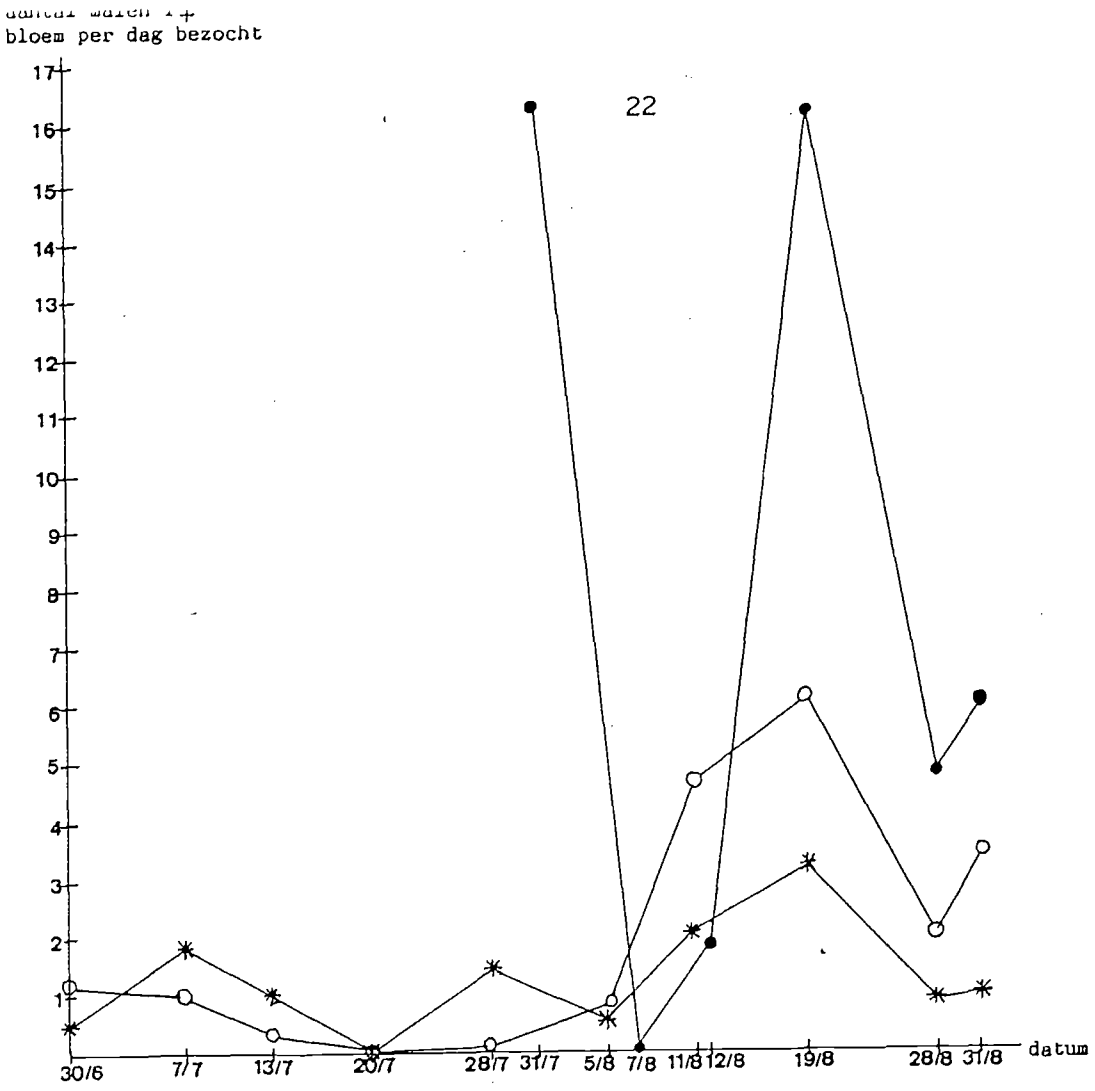
figuur 25



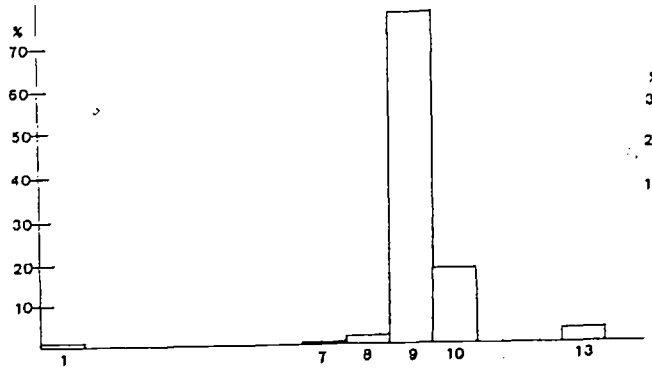
figuur 26

Fig.25 De dichtheid van de bloemen van C.rotundifolia in de populaties bij Rolde en Schipborg op de verschillende data. ✳=plot 1 Rolde, ○=plot 2 Rolde, ●=plot Schipborg. De verschillen zijn niet significant.

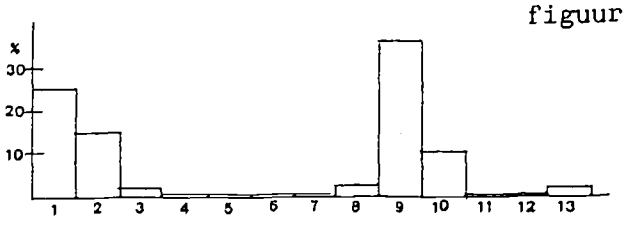
Fig.26 Het aantal malen dat een bloem van C.rotundifolia per dag wordt bezocht ten opzichte van de datum; legenda zie fig.25. De gemiddelde waarden van de populatie Rolde zijn significant verschillend van die van de populatie bij Schipborg.



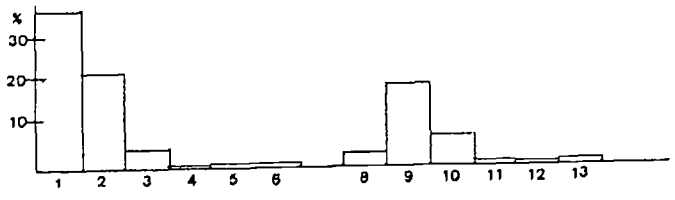
figuur 27



figuur 28

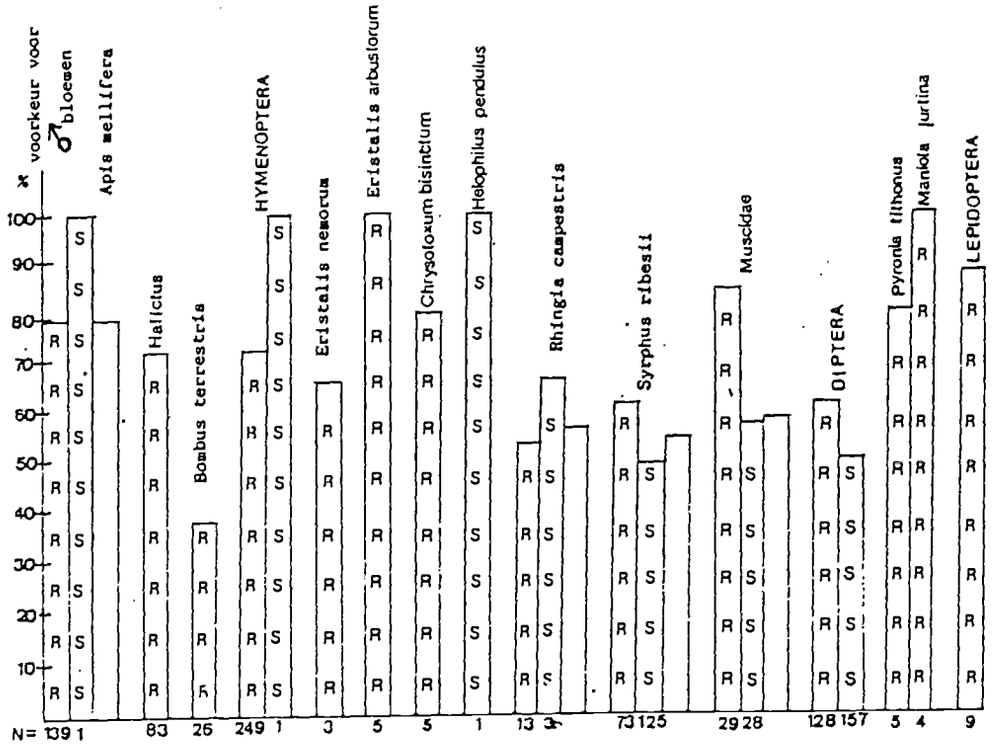


figuur 30

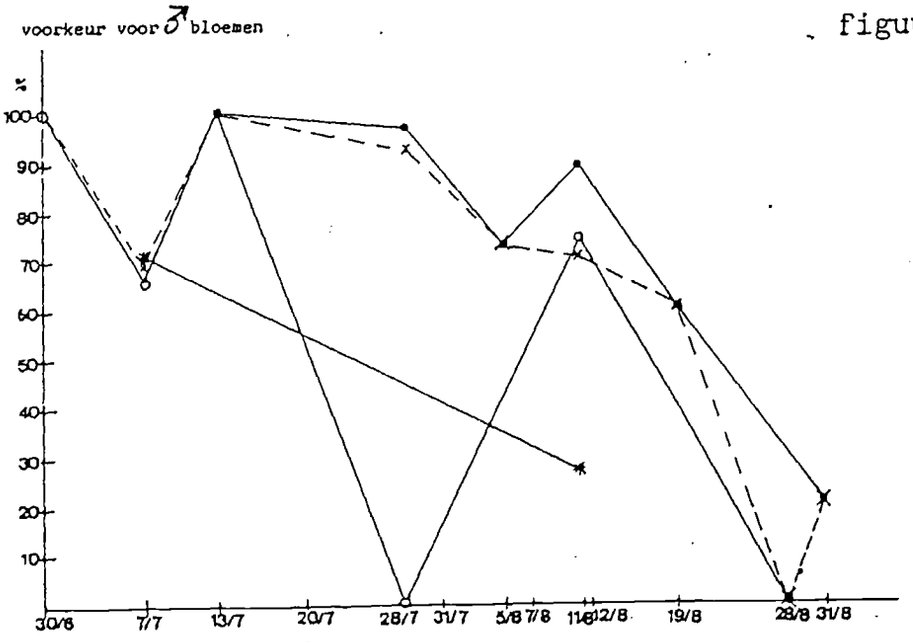


figuur 29

Fig.27 Het aantal malen dat een vrouwelijke bloem van C.rotundifolia per dag wordt bezocht in de verschillende populaties en plots. Legenda zie fig.25. De gemiddelden van de populatie in Rolde zijn significant verschillend van die van de populatie bij Schipborg.
Fig.28 Verdeling van het bezoek aan C.rotundifolia in de populatie bij Schipborg.
1=Apis mellifera, 2=Halictus spec., 3=Bombus terrestris, 4=Eristalis nemorum, 5=Eristalis arbustorum, 6=Chrysotoxum bisinctum, 7=Helophilus pendulus, 8=Rhingia campestris, 9=Syrphys ribesii, 10=Muscidae, 11=Pyronia tithonus, 12=Maniola jurtina, 13=overige (vliegen).
Fig.29 Verdeling van het bezoek aan C.rotundifolia in de populatie bij Rolde; legenda zie fig.28.
Fig.30 Verdeling van het bezoek aan C.rotundifolia in de populaties samen



figuur 31



figuur 32

Fig.31 Voorkeur voor de mannelijke bloemen van de bezoekers van C.rotundifolia gedurende de gehele waarnemingsperiode. Uitgezet is het percentage bezochte bloemen wat mannelijk was; 100 %= totale bezoek aan de bloemen. R=populatie Rolde, S=populatie Schipborg, niets vermeld= populaties samen;
n=aantal waarnemingen.
Fig.32 Voorkeur van de Hymenoptera voor de mannelijke bloemen van C.rotundifolia op de verschillende data; legenda zie fig.25. Uitgezet is het percentage bezochte bloemen wat mannelijk was; 100%=totale bezoek aan de bloemen.

(zie figuur 28, 29 en 30). De bezoekende insecten foerageerden voornamelijk op pollen. Af en toe kroop een insect even in een bloem en of het al dan niet nectar dronk was, door de bouw van de bloem, niet goed te zien. Soms bezochten de insecten de bloemen van duizendbad, die in de populatie stond (Rolde). De Hymenoptera en de Lepidoptera hadden een voorkeur voor mannelijke bloemen, de Diptera hadden nauwelijks voorkeur (zie figuur 31). De voorkeur voor mannelijke bloemen neemt af in de loop van het bloeiseizoen (zie figuur 32).
Het aantal malen dat een bloem bezocht is ten opzichte van de dichtheid van de bloeiende bloemen is uitgezet in figuur 33. Zowel in de populatie bij Rolde als bij Schipborg is er een negatieve, maar niet significante correlatie tussen het aantal malen dat een bloem bezocht is t.o.v. de dichtheid. In de populatie bij Rolde is er een significante, negatieve corelatie tussen het aantal malen dat een vrouwelijke bloem bezocht is en de dichtheid ($y=2,5992 - 0,0129x$). Deze correlatie is ook negatief, maar niet significant, in de populatie bij Schipborg of wanneer de gegevens van beide populaties bij elkaar worden genomen. Bij deze soort werd ook nog het aantal bezoekers ten opzichte van de dichtheid uitgezet. Dit levert een positieve correlatie in de populatie bij Rolde op en een negatieve correlatie bij Schipborg of beide populaties samen op (zie figuur 35). Er is een negatieve correlatie tussen zowel het aantal malen dat een bloem of een vrouwelijke bloem wordt bezocht en de populatiegrootte als het aantal bezoekers en de populatiegrootte (zie figuur 34 en 36). Al deze correlaties zijn echter weer niet significant.
Er werden regelmatig kleine kevertjes (soort(en) onbekend) in de bloemen gevonden, die meestal in de basis van de bloem zaten. Wat dit betreft is er geen verschil tussen de populaties (zie figuur 37). De kevertjes zaten nooit op de stijl en aten niet van het pollen. Wat ze wel deden was niet duidelijk.

3.4.4 Hoeveelheid pollen op de stigma's.

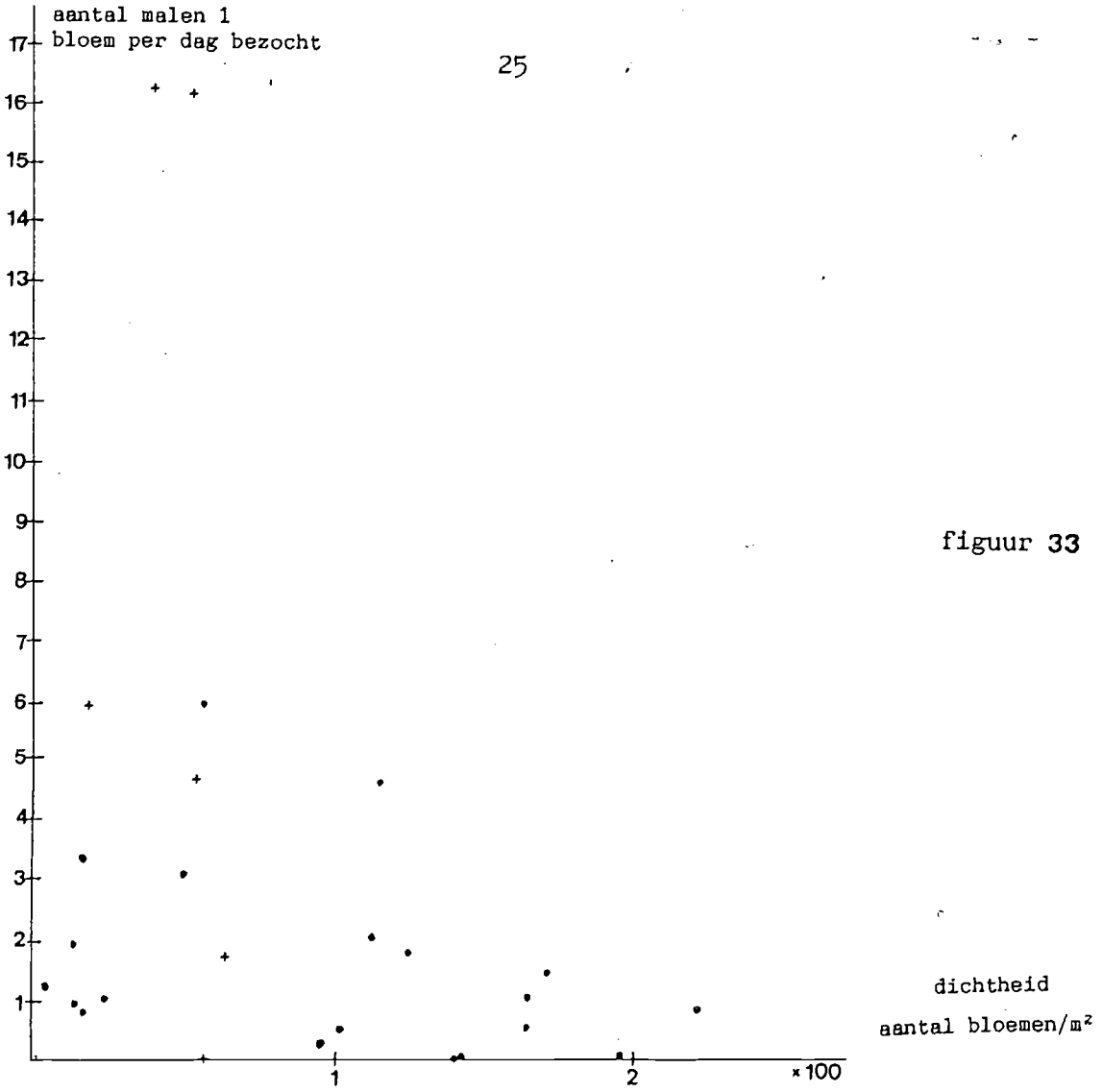
De resultaten zijn uitgezet in figuur 38. Op 25/6 (begin bloeiseizoen) wordt er iets meer pollen (hoogst 256,3 korrels/stigma; sd:126,6 ,n=8) op de stigma's gevonden dan op 20/7 (hoogst 209,0 korrels/stigma; sd:97,2 ,n=10). Er is significant meer Campanula pollen op de stigma's van oude, vrouwelijke bloemen (256,3 korrels/stigma;sd:126,6 ,n=8) dan op de stigma's van jonge, vrouwelijke bloemen (163,3 korrels/ stigma; sd:79,2 ,n=6). Er bevindt zich nauwelijks pollen van andere plantensoorten op de stigma's (0,2 korrels/stigma; sd:0,4 ,n=10). Het pollen van andere plantensoorten was afkomstig van Composieten, waarschijnlijk van Achillea millefolium, dat veel in de populatie bij Rolde stond. Het pollen naast de stigma's in de preparaten wordt hier niet beschouwd, daar dit voornamelijk afkomstig zal zijn van de eigen stijlen.

3.4.5 Nectar in de bloemen.

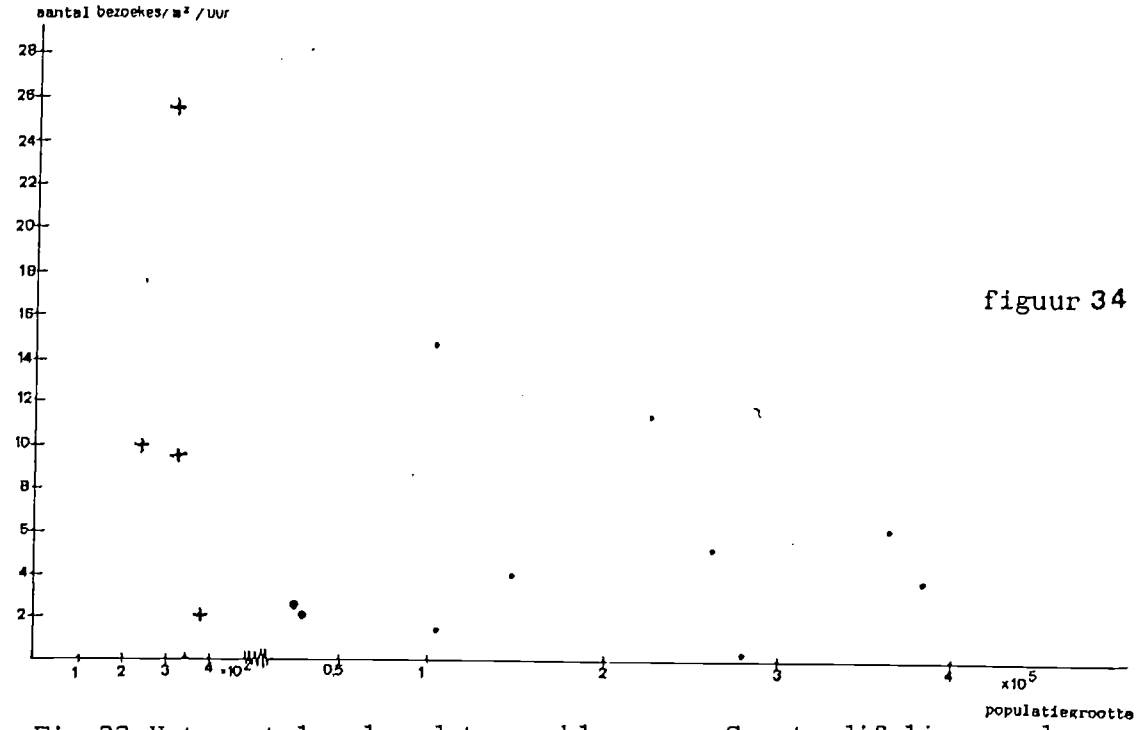
Hoewel regelmatig alle stadia van de bloemen onderzocht werden op nectar is nooit nectar in de bloemen gevonden.

3.4.6 Zaadzetting en vruchtzetting.

De gemerkte bloemen werden na ongeveer 2 weken verzameld. Het maximale aantal ovula dat in de bloemen gevonden is, is 152. Het gemiddelde aantal is 61,17 (n=10 data). Het gemiddeld aantal ovula verschilt niet significant in de bloemen die op verschillende data bloeiden (zie figuur 39). De vruchtzetting

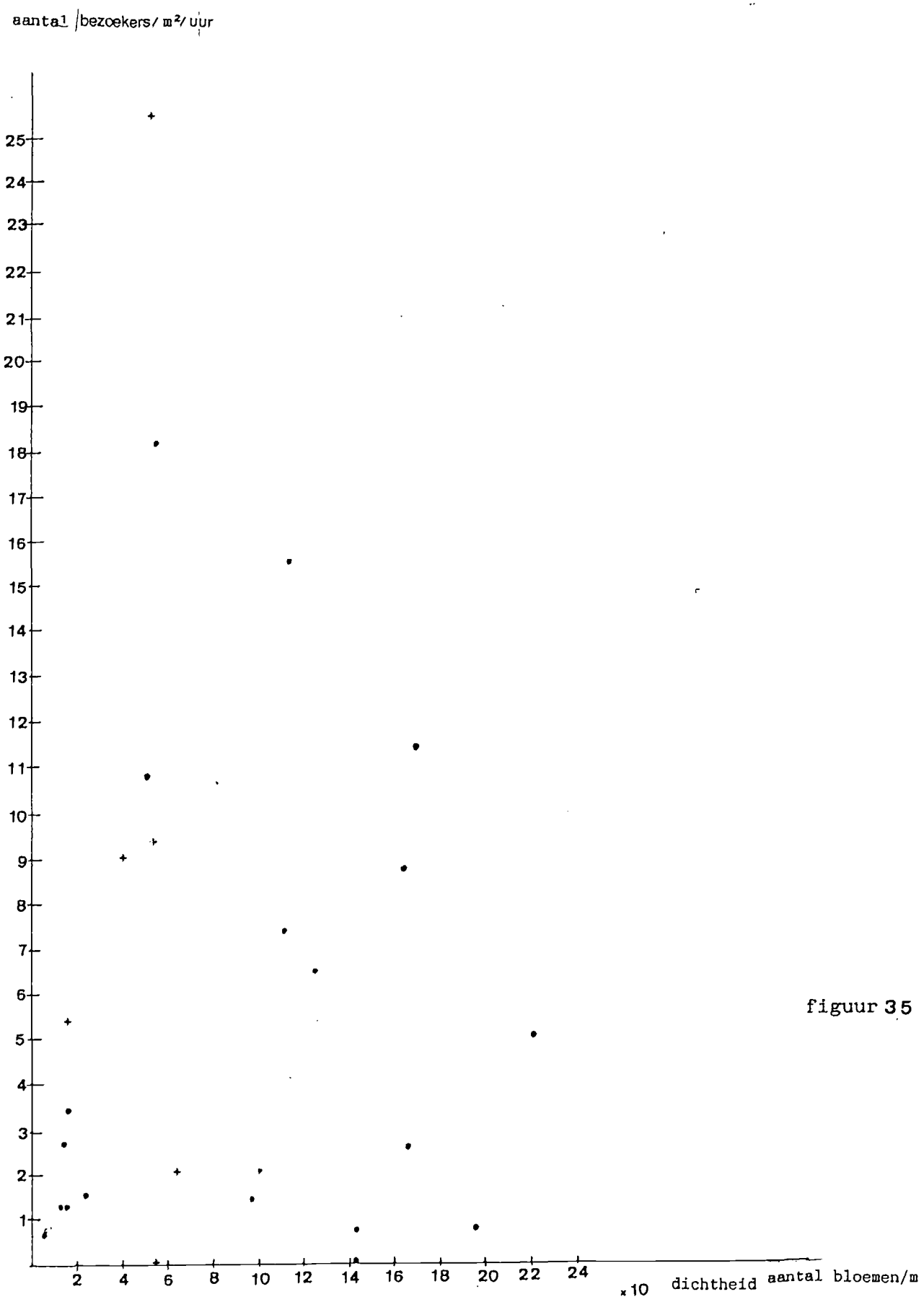


figuur 33



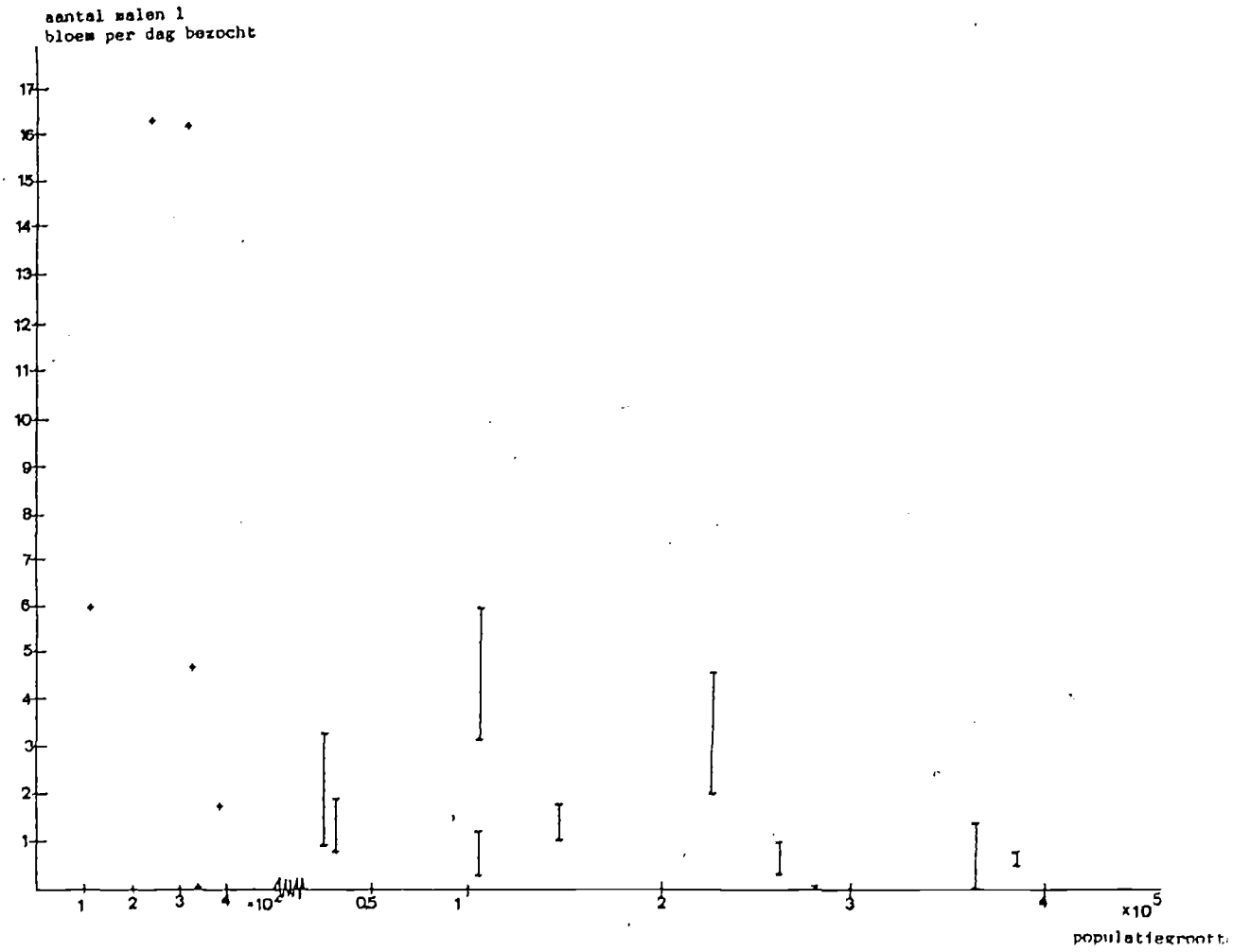
figuur 34

Fig.33 Het aantal malen dat een bloem van C.rotundifolia per dag is bezocht ten opzichte van de dichtheid van de bloemen. +=populatie Schipborg, ● =populatie Rolde.
Fig.34 De hoeveelheid bezoekers aan de bloemen van C.rotundifolia t.o.v. de populatiegrootte; legenda zie fig.33.

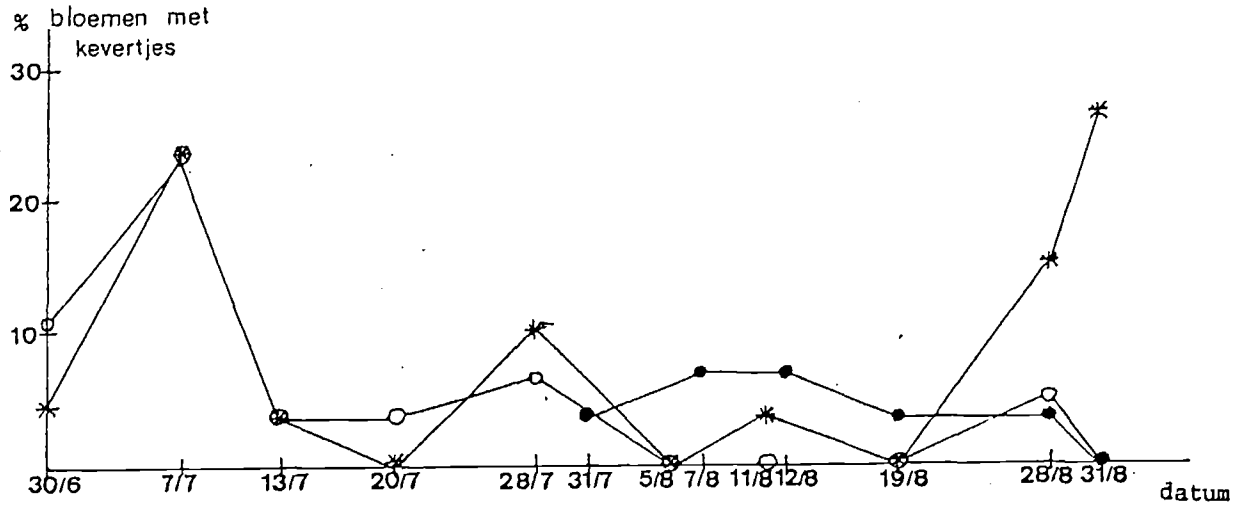


figuur 35

Fig.35 De hoeveelheid bezoekers aan de bloemen van C.rotundifolia t.o.v. de dichtheid van de bloemen; legenda zie fig.33.

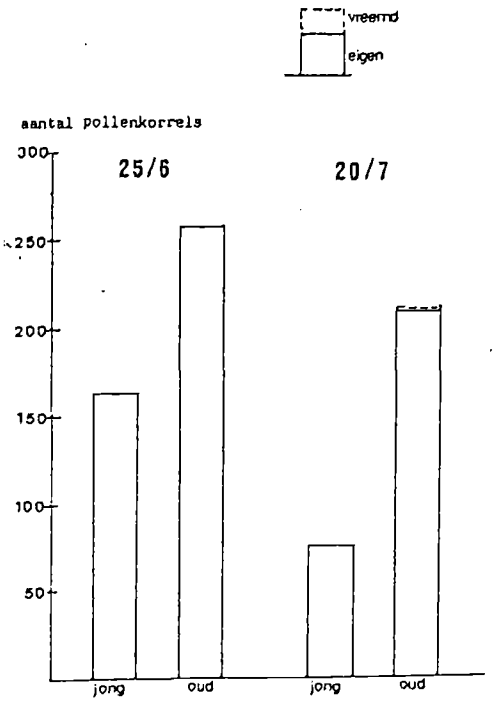


figuur 36

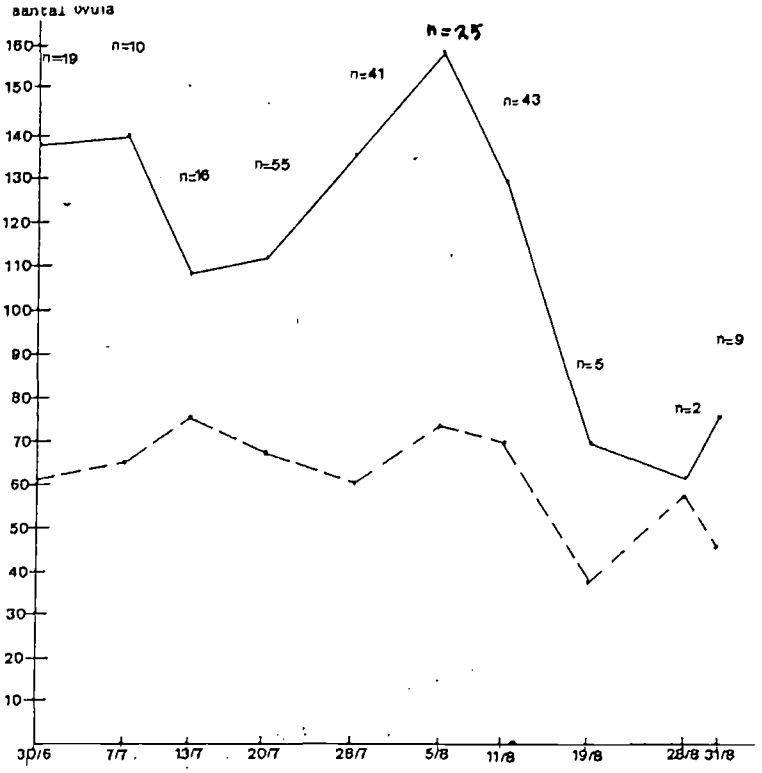


figuur 37

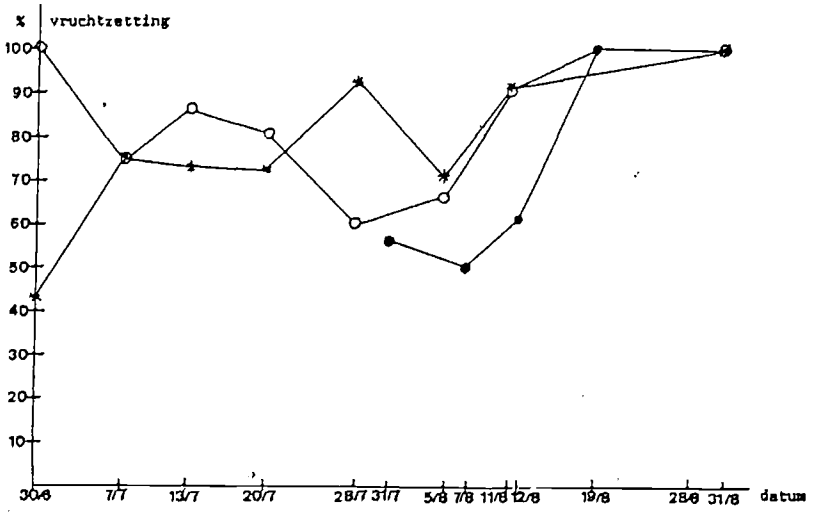
Fig.36 Het aantal malen dat een bloem van C.rotundifolia is bezocht per dag t.o.v. de populatiegrootte; legenda zie fig.33.
Fig.37 Het percentage bloemen van C.rotundifolia met kevertjes in de bloemen; legenda zie fig.25. De verschillen tussen de populaties of plots zijn niet significant.



figuur 38



figuur 39



figuur 40

Fig.38 De hoeveelheid pollenkorrels op de stigma's van verschillende stadia van de bloemen van C.rotundifolia op 25/6 en 20/7. Eigen pollen is van C.rotundifolia, vreemd pollen is andersoortig pollen. De verschillen tussen de stadia op 20/7 zijn significant.

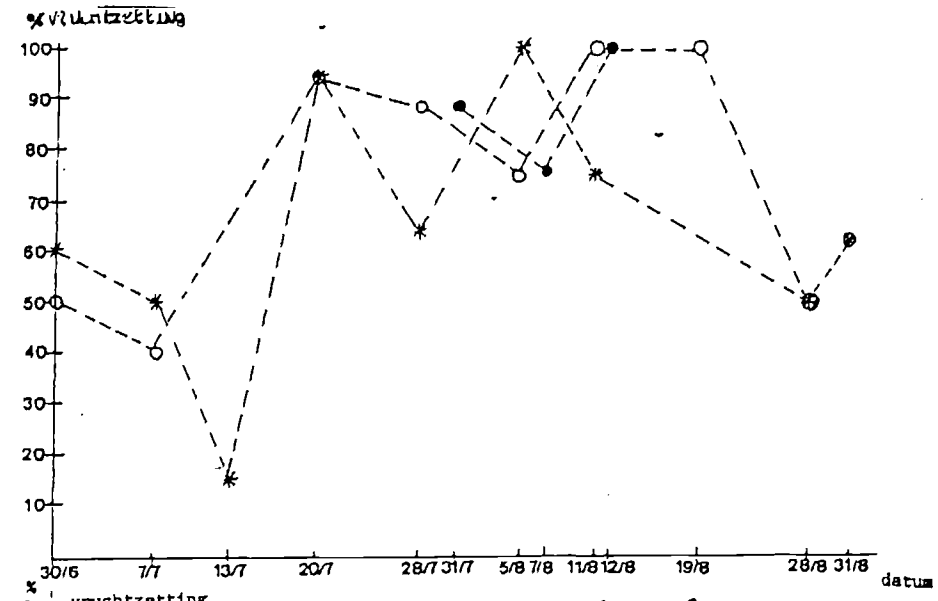
Fig.39 Het aantal ovula in de bloemen van C.rotundifolia op de verschillende data (alle populaties gemiddeld); _____=maximum hoeveelheid/bloem, ---=gemiddeld aantal ovula/bloem. De verschillen tussen de data zijn niet significant.

Fig.40 De vruchtzetting van de bloemen van C.rotundifolia na insectenbestuiving in de verschillende populaties en plots; legenda zie fig.25. Alle verschillen zijn niet significant.

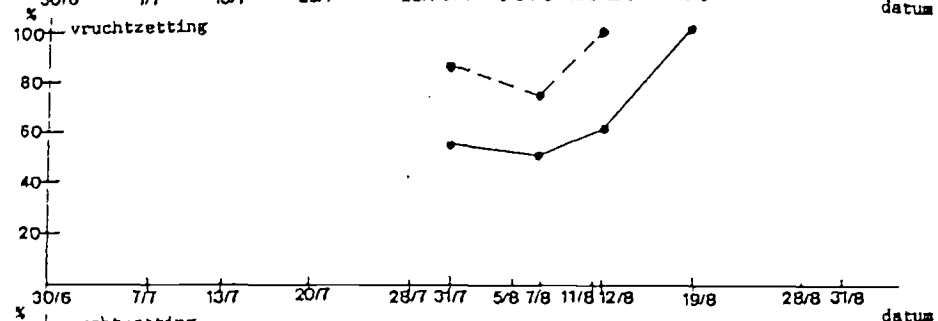
na insectenbestuiving is niet significant verschillend in de verschillende populaties en plots (zie figuur 40) en ligt rond de 80 % . De zaadzetting in de bloemen na insectenbestuiving is op 31/7 (Schipborg:7,3 %, sd:9,4 ,n=9; Rolde: 30,5 %, sd:31,7 ,n=5 en 40,9 %, sd:35,2 ,n=14) en 12/8 (Schipborg: 18,8 %, sd:22,9 ,n=13; Rolde: 52,1 %, sd:20,0 ,n=12 en 63,6 %, sd:32,0 ,n=11) is significant hoger in de populatie bij Rolde in vergelijking met Schipborg (zie figuur 45). De zaadzetting na na insectenbestuiving neemt toe naarmate verder in het bloeiseizoen (plot 1 Rolde significant).De vruchtzetting na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving is niet significant verschillend in de verschillende populaties en plots (zie figuur 41; rond de 70 %). De zaadzetting na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving is significant verschillend op de verschillende data in de populatie bij Rolde (zie figuur 46). De zaadzetting na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving is niet verschillend tussen de populaties. De vruchtzetting na beide typen bestuivingen is alleen verschillend in Rolde op 7/7 (van 75 naar 45 %) en 20/7 (van 77 naar 94 %). Zie figuur 42, 43 en 44. De zaadzetting na bestuiving op 30/6 neemt in plot 1 bij Rolde significant toe als naast mogelijke insectenbestuiving de bloemen kunstmatig bestoven worden (van 12,12 %, n=21 naar 38,85 %, n=20). Dit geldt ook voor het plot bij Schipborg op 31/7, 7/8 en 12/8. Op de andere data neemt de zaadzetting na mogelijke insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving niet of niet significant toe. Zie ook figuur 47, 48 en 49.
Er is een significante negatieve correlatie tussen de vruchtzetting en de dichtheid (y=94,7144-0,1272x) in de populatie in Rolde. De correlatie tussen de vruchtzetting en de dichtheid in Schipborg is positief, maar niet significant.Er is een positieve maar niet significante correlatie tussen de zaadzetting en de dichtheid of de populatiegrootte en de vruchtzetting en de populatiegrootte in de populatie bij Schipborg. Wanneer de populaties samen bekeken worden is er een positieve maar niet significante correlatie tussen de vruchtzetting of de zaadzetting met de populatiegrootte en een negatieve, maar niet significante correlatie tussen de vruchtzetting of de zaadzetting en de dichtheid.Er is een negatieve, maar ook niet significante correlatie tussen de vruchtzetting of de zaadzetting en de populatiegrootte van de populatie bij Rolde en de zaadzetting en de dichtheid in de populatie bij Rolde. Zie ook de figuren 50, 51, 52 en 53.
Er is geen correlatie tussen het insectenbezoek aan de bloemen of alleen de mannelijke bloemen en de zaadzetting. In juni was er echter een trend naar een negatieve correlatie tussen de variabelen en in juli een trend naar een positieve correlatie. De zaden werden in de populatie bij Rolde voor een deel opgevreten door insecten (larven van vliegen). Het percentage vruchten dat was aangetast door vraat nam af in de loop van het bloeiseizoen (zie figuur 54) (hoogste waarde was 43,75% van de vruchten).

3.4.7 Verschillende typen bestuiving.

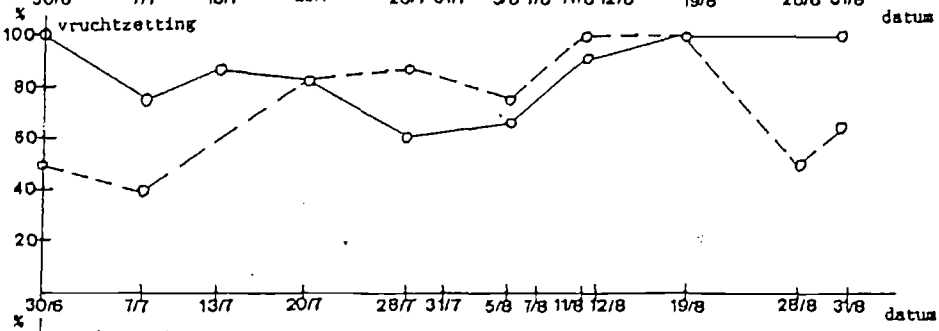
Zelfbestuiving (al dan niet kunstmatig) is mogelijk in C. rotundifolia. De vruchtzetting na natuurlijke zelfbestuiving is vrijwel gelijk aan die na kunstmatige zelfbestuiving (12,0% ; n=25 en n=50). De vruchtzetting na kruisbestuiving en meerdere malen bestuiven is vrijwel gelijk (76,9 en 75,0% ; n=13 en n=4) en vele malen als na zelfbestuiving. Bestuiving met vreemd pollen (duizendblad) heeft een negatief effect op de vruchtzetting



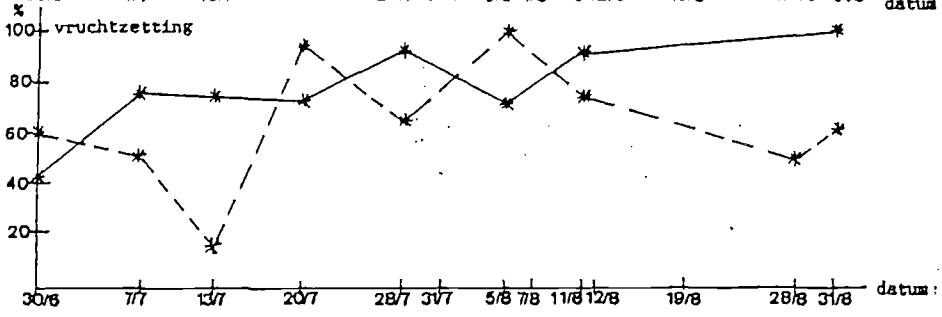
figuur 41



figuur 42

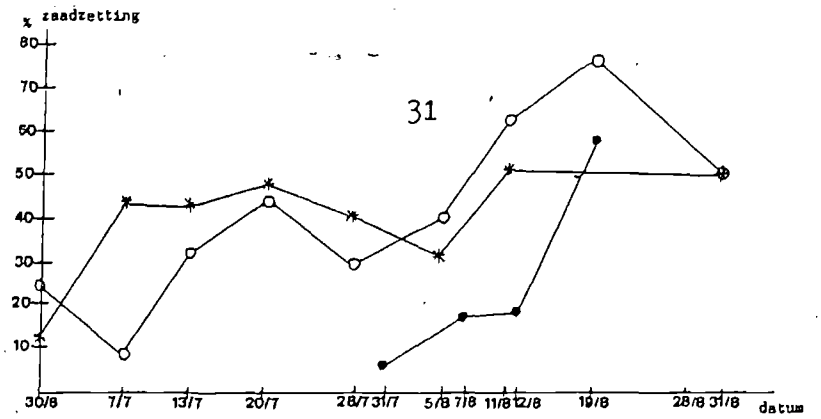


figuur 43

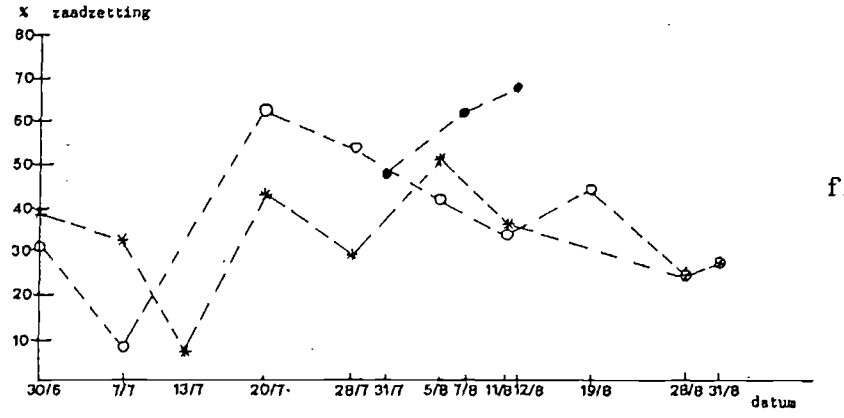


figuur 44

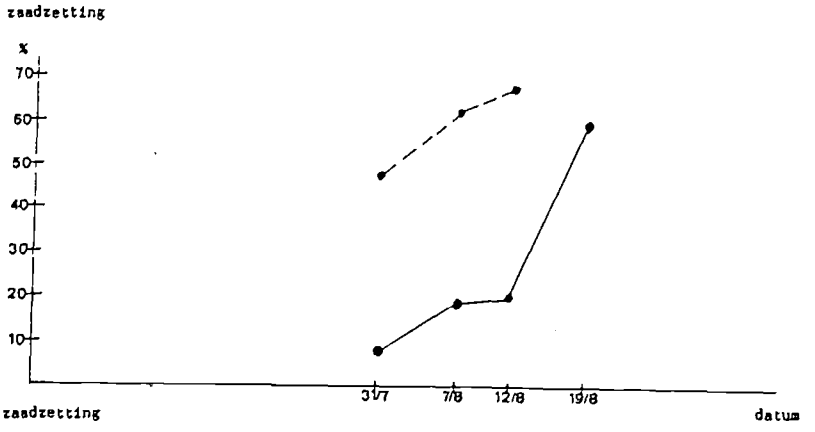
Fig.41 De vruchtzetting na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving in de bloemen van C.rotundifolia; legenda zie fig.25. De verschillen zijn niet significant.
Fig.42 De vruchtzetting in de bloemen van C.rotundifolia in de populatie bij Schipborg. __ = na insectenbestuiving; ---= na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving. De verschillen zijn niet significant.
Fig.43 De vruchtzetting in de bloemen van C.rotundifolia in de populatie bij Rolde, plot 2; legenda zie fig.42. Op 7/7 en 20/7 zijn de verschillen tussen de beide typen bestuiving significant.
Fig.44 De vruchtzetting in de bloemen van C.rotundifolia in de populatie bij Rolde, plot 1; legenda zie fig.42. Alle verschillen zijn niet significant.



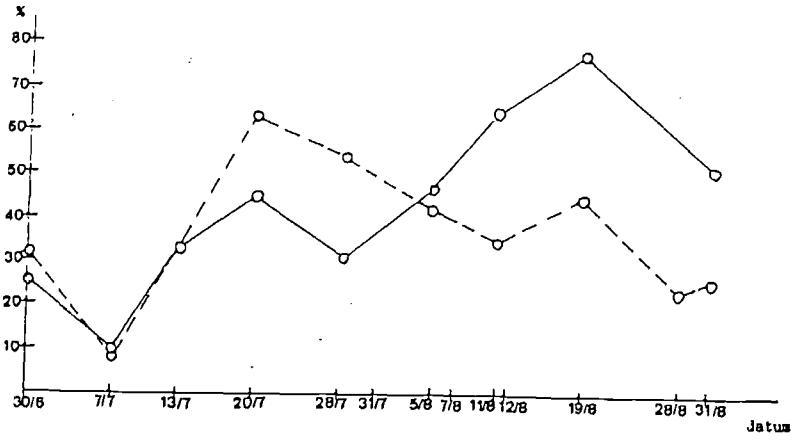
figuur 45



figuur 46

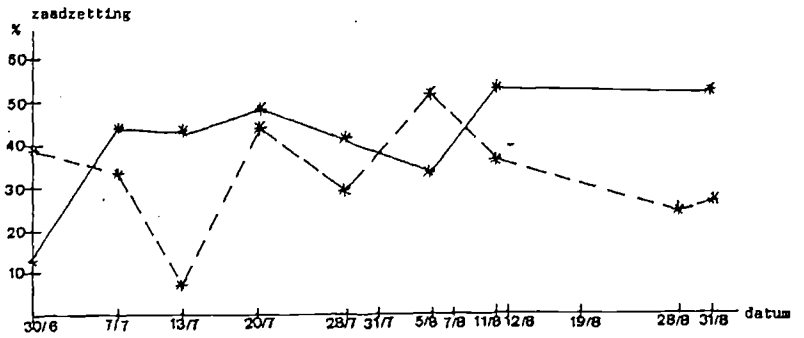


figuur 47

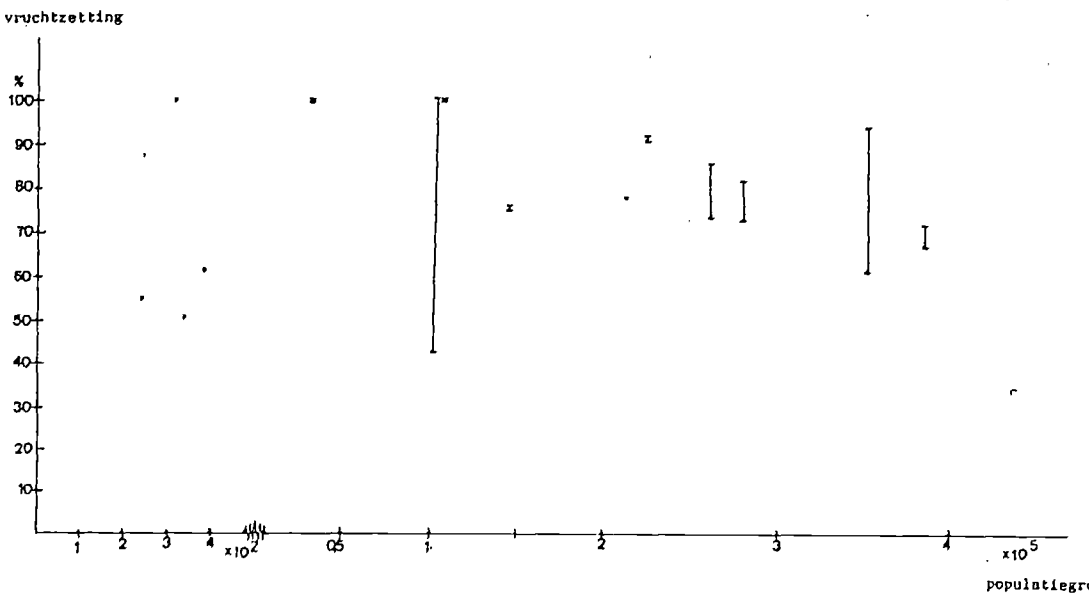


figuur 48

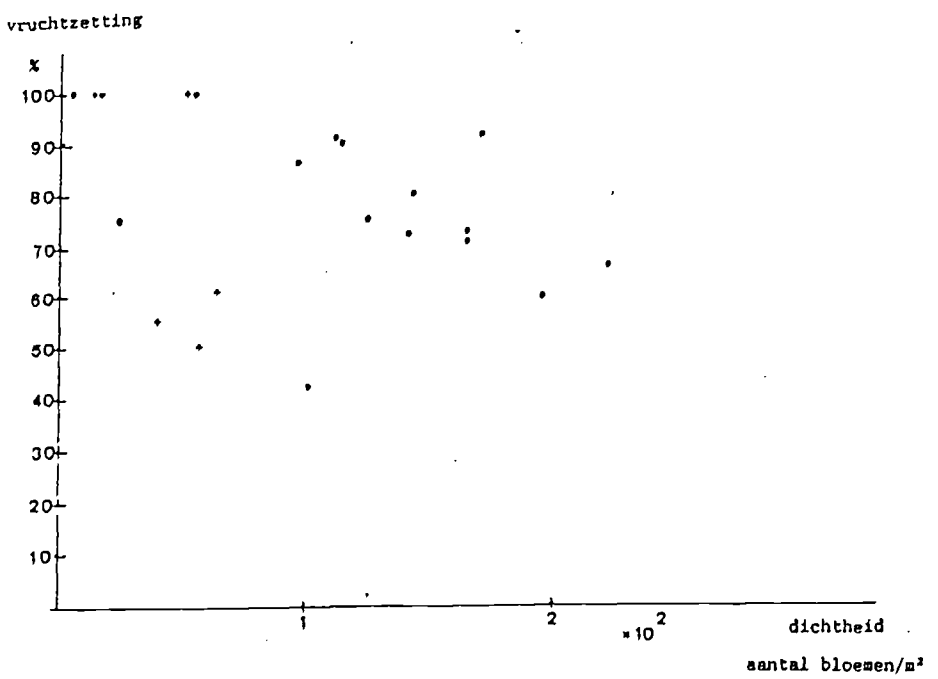
Fig.45 De zaadzetting na insectenbestuiving in de bloemen van C.rotundifolia; legenda zie fig.25. De waarden op de verschillende data zijn in de populatie bij Rolde in plot 1 verschillend.
Fig.46 De zaadzetting na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving in de bloemen van C.rotundifolia; legenda zie fig.25. De waarden op de verschillende data in de plots bij Rolde zijn significant verschillend.
Fig.47 De zaadzetting in de bloemen van C.rotundifolia in de populatie bij Schipborg. Legenda zie figuur 42. Op alle data zijn de verschillende 2 typen bestuiving significant verschillend.
Fig.48 De zaadzetting in de bloemen van C.rotundifolia in de populatie bij Rolde, plot 2; legenda zie fig.42. Alle verschillen zijn niet significant.



figuur 49

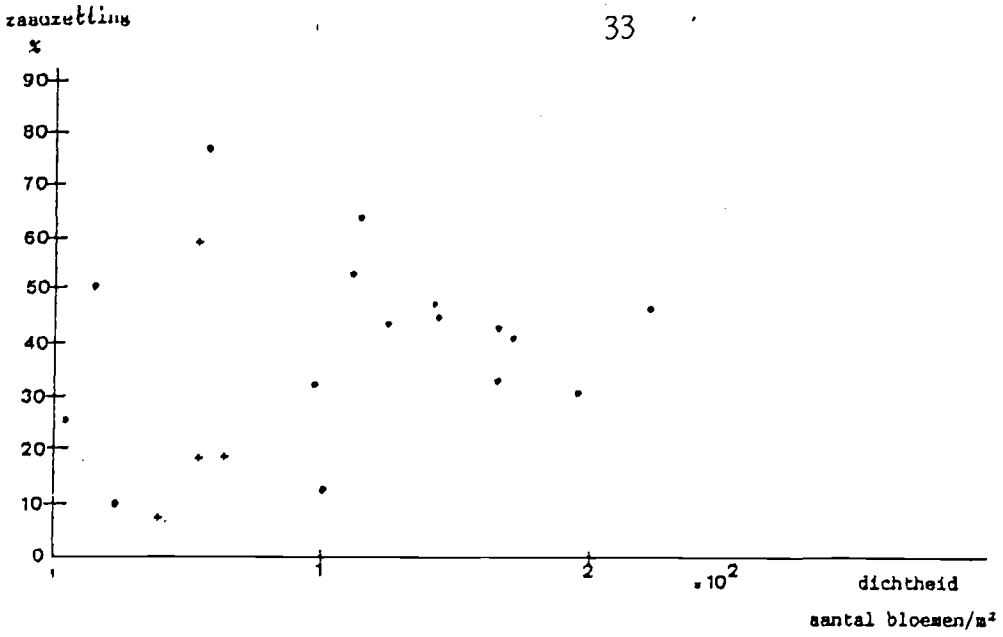


figuur 50

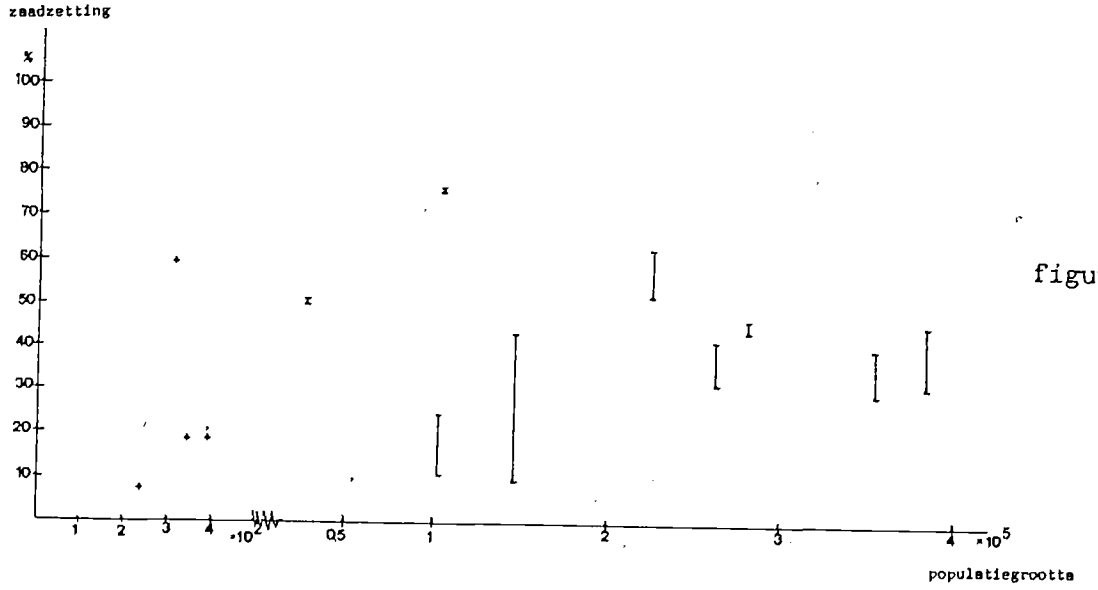


figuur 51

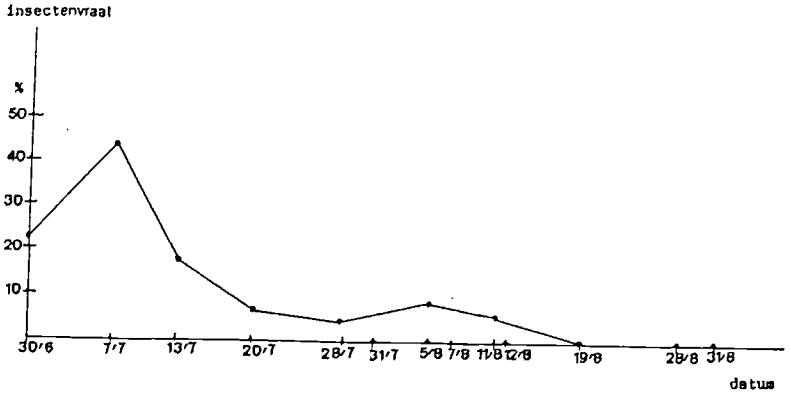
Fig.49 De zaadzetting in de bloemen van C.rotundifolia in de populatie bij Rolde, plot 1; legenda zie fig.42. De 2 typen bestuiving zijn significant verschillend op 30/6 en 13/7.
Fig.50 De vruchtzetting in de bloemen van C.rotundifolia t.o.v. de populatiegrootte. De punten voor de plots in Rolde zijn met elkaar verbonden.
Fig.51 De vruchtzetting in de bloemen van C.rotundifolia t.o.v. de dichtheid van de bloemen.



figuur 52



figuur 53



figuur 54

Fig.52 De zaadzetting in de bloemen van C.rotundifolia t.o.v. de dichtheid van de bloemen. += populatie Schipborg; • = populatie Rolde.
Fig.53 De zaadzetting in de bloemen van C.rotundifolia t.o.v. de populatiegrootte; legenda zie fig.52. De punten van de plots van de populatie bij Rolde zijn met elkaar verbonden.
Fig.54 Het percentage zaaddozen van C.rotundifolia waar de zaden aangetast waren door insectenvraat op de verschillende data; legenda zie figuur 52.

(daling tot 22,6% ; n=31). Insectenbestuiving levert een iets slechtere vruchtzetting als kruisbestuiving op (69,0% ; n=19). Zie ook figuur 55.
Zelfbestuiving of kunstmatige zelfbestuiving levert een significant lagere zaadzetting (2,8 %, sd:12,9 en 2,9 %, sd:11,4) als 1 of meerdere malen kruisbestuiving. Kruisbestuiving levert het hoogste percentage zaadzetting (52,4 %, sd:39,0). Meerdere malen bestuiven verhoogt dit percentage niet. Kruisbestuiving na bestuiving met pollen van duizendblad verlaagt de zaadzetting significant (7,9 %, sd:21,2 ten opzichte van kruisbestuiving). Niet gekooide bloemen (insectenbestuiving; 39,3%, sd:10,0) hebben een significant hogere zaadzetting als zelf en kunstmatige zelfbestuiving en kruisbestuiving na bestuiving met duizendblad pollen (zie ook figuur 56).

3.5 Pedicularis palustris.

3.5.1 Morfologie.

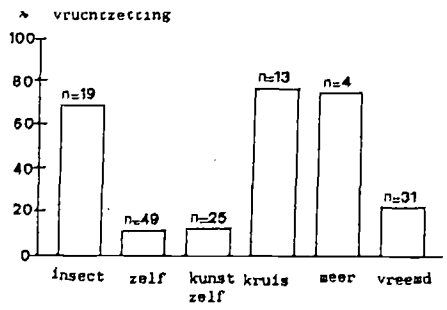
De rechtopstaande hoofdas (tot 75 cm) heeft vele zijassen die ook bloemen dragen. De hoofdas begint onderaan te bloeien. Wanneer deze voor ongeveer de helft uitgebloeid is, beginnen de zijassen te bloeien. De bloem heeft een zygomorfe bouw en is te verdelen in bovenlip, onderlip en bloembuis. De bovenlip is enigzins gedraaid, zodat de bloem niet meer geheel symmetrisch is. De onderlip is een drielobbig horizontaal vlak, waarop gewoonlijk de insecten landen. De bloembuis is ca. 13 mm lang, gerekend vanaf de aanhechting van de onderlip. De kleur van de bloem is rosepaars. De bovenlip heeft enkele donkerder paarse vlekjes. Tijdens de bloei steekt de stamper 1 mm buiten de bovenlip uit (bij uitblijven van bestuiving nog wat verder), terwijl de meeldraden altijd binnen de bloem verborgen blijven. Aan de basis van de buis bevindt zich het 2mm grote vruchtbeginsel en de honingklieren. Een bloem bloeit 3 tot 4 dagen. Per hoofd of zijas bloeien in het begin 7 bloemen en later 4 bloemen gelijktijdig (Kwak, 1972).

3.5.2 Dichtheid en populatieoppervlakte.

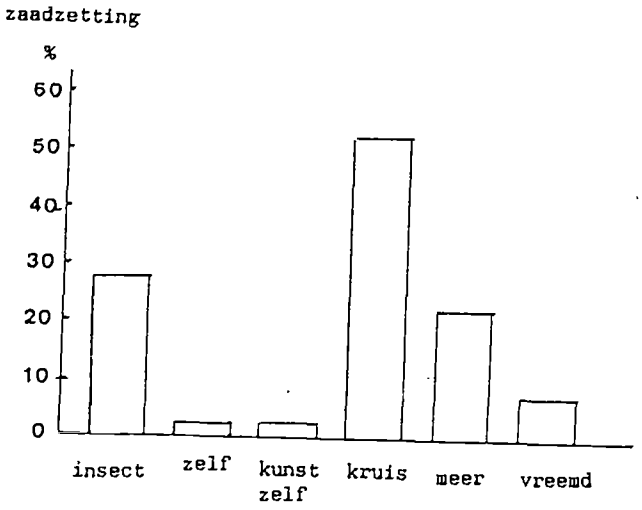
De dichtheid van de bloeiende bloemen op de waarnemingsdagen varieerde van 0,30 tot 495,32 bloemen/m² (zie figuur 57). De dichtheid van bloeiende bloemen in plot 2 is significant hoger dan in plot 3 en 4 en de dichtheid van bloeiende bloemen in plot 1 is significant hoger dan in plot 4. De dichtheid van bloeiende bloemen was het hoogst tussen 2/6 en 12/6. De totale bloeiduur van de populatie bedroeg ongeveer twee maanden (De populatie bloeide al ca. twee weken voor 27/5; van half mei tot half juli). De oppervlakte van de populatie is ongeveer 500.000 m².

3.5.3 Insectenbezoek.

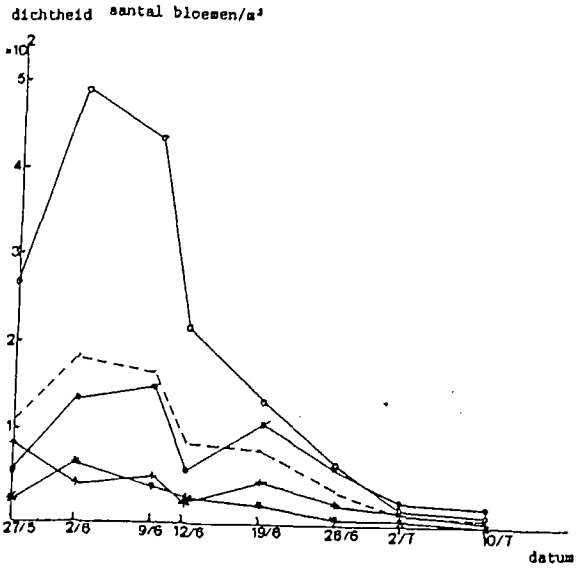
De bloemen worden vooral bezocht door hommels (werksters en koninginnen) en bijen. Het aantal malen dat een bloem bezocht wordt is in het tweede deel van het bloeiseizoen in plot 1 het hoogst (van 0 tot 10 x per bloem per dag), daarna volgen respectievelijk plot 3, 2 en 4 (zie figuur 58). In het eerste deel van het bloeiseizoen (t/m 9/6) is er nauwelijks verschil tussen de plots. Alle genoemde verschillen zijn niet significant. Het aantal malen dat een bloem per dag bezocht wordt is de op de verschillende data significant verschillend. Over het gehele bloeiseizoen gezien is ongeveer 50 % van alle bezoeken illegaal (1325 bezoeken van de 2902 illegaal). Wanneer het bezoek in de vorm van inbraak niet meegerekend wordt is het aantal malen dat



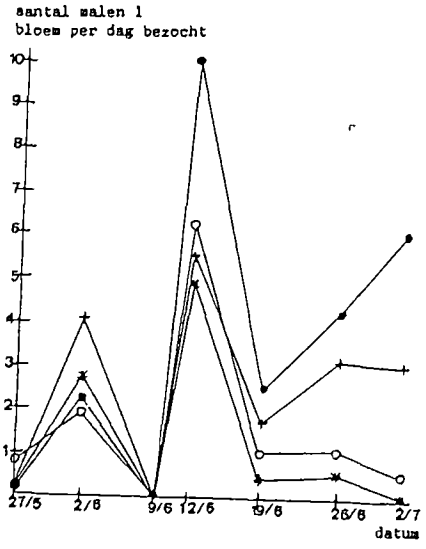
figuur 55



figuur 56



figuur 57

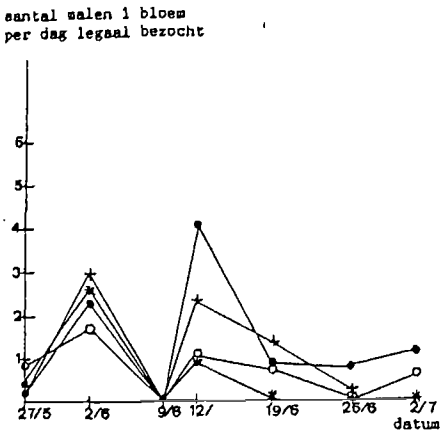


figuur 58

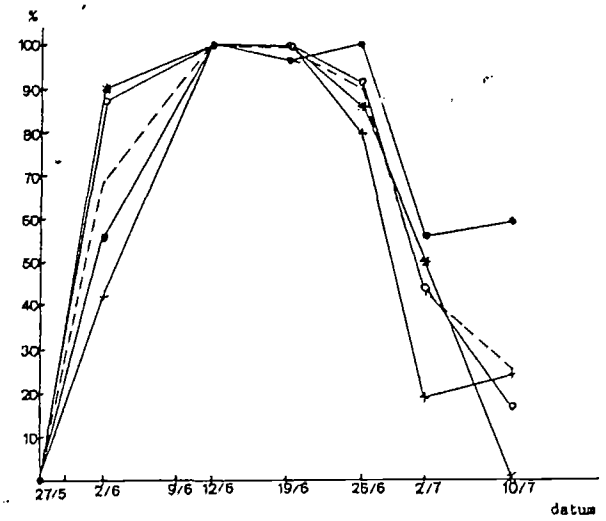
Fig.55 De vruchtzetting na verschillende typen bestuiving in C.rotundifolia; legenda zie fig.14, vreemd=kruisbestuiving na bestuiving met duizendblad-pollen.
Fig.56 De zaadzetting na verschillende typen bestuiving in C.rotundifolia; legenda zie fig.55. Significant verschillend zijn: insect-zelf, insect-kunst zelf, insect-vreemd, zelf-kruis, zelf-meer, kunst zelf-kruis, kunst zelf-meer, kruis-vreemd, meer-vreemd.
Fig.57 De dichtheid van de bloemen van P.palustris op de verschillende data. ● =plot 1, ○ =plot 2, +=plot 3, *= plot 4, ---= gemiddelde. De verschillen tussen de data zijn niet significant, plot 1 en 4 zijn significant verschillend en plot 2 en 3 of 4 ook.
Fig.58 Het aantal malen dat een bloem van P.palustris wordt bezocht; legenda zie fig.57. De verschillen tussen de plots zijn niet significant, wel significant verschillend zijn de waarden van 9/6-12/6, 27/5-2/6, 27/5-12/6, 2/6-9/6, 2/6-12/6, 12/6-19/6.

een bloem per dag wordt bezocht vooral in het tweede deel van het bloeiseizoen veel lager (van 0 tot 4,02 x per bloem per dag) dan wanneer al het bezoek (legaal + illegaal) bekeken wordt. Dit verschil is op 12/6 in alle plots significant. In tegenstelling tot al het bezoek was de hoeveelheid legaal bezoek niet lager in het tweede deel van het bloeiseizoen ten opzichte van het eerste deel van het bloeiseizoen (zie ook figuur 59). Wanneer we alleen legaal bezoek bekijken is er niet of nauwelijks een datum aan te wijzen waarop de bloemen het meest zijn bezocht. Als we daarnaast het illegaal bezoek meerekenen is er een duidelijke piek op 12/6 (10 x per bloem per dag).
Het percentage inbraak in de bloemen (bepaald aan de hand van het percentage bloemen met perforaties in de kroon en/of kelk) is op de eerste waarnemingsdatum 0 en neemt vanaf deze datum geleidelijk toe tot 100 % om daarna geleidelijk weer af te nemen (tot 56,67 % in plot 1 en 0 % in plot 4). Het percentage inbraak verschilt niet significant tussen de plots maar is wel significant verschillend op de verschillende waarnemingsdata (zie figuur 61). Het percentage inbraak neemt iets toe in de loop van de dag (zie figuur 65).
Bombus terrestris is de belangrijkste bezoeker (66 % van het totale bezoek), daarna B.pascuorum en daarna B.pratorum (zie figuur 63). Deze volgorde blijft hetzelfde wanneer het illegale bezoek niet meegerekend wordt (zie figuur 62). In figuur 64 staat het percentage inbraak per soort uitgezet. In deze figuur is te zien dat B.terrestris het meest inbreekt (B.hypnorum en B.jonellus beide n=1). B.pratorum neemt de tweede plaats in, B.pascuorum breekt zelden in.
B.terrestris verzamelt nectar (inbraak) en/of pollen. Bij het inbreken bijt de hommel een gaatje in de kroon en soms ook in de kelk. Hierna wordt de tong door het gaatje naar de basis van de bloem gebracht waar zich de nectar bevindt. Hierbij wordt het stigma niet aangeraakt. Het pollen wordt verzameld door de bloem vanaf de zijkant te naderen, met de kop tegen de bovenlip te duwen zodat het stuifmeel uit de helmhokken in de bovenlip vrijkomt en op de hommel valt. B.pratorum en B.hypnorum bezoeken de bloemen net als B.terrestris sternotribisch; deze soorten breken echter niet zelf in maar maken gebruik van door andere insecten gemaakte perforaties (secundaire inbrekers). B.pascuorum, B.hortorum en B.ruderarius bezoeken de bloemen door op de onderlip te landen en hun kop in de bloem te steken en daarna nectar te drinken. Het pollen valt hierbij op het borststuk van de hommel. Bij het pollen verzamelen wordt de kop minder ver in de bloem gestoken. Het stuifmeel, dat op het lichaam gevallen is, wordt met de poten in de korfjes gebracht. Soms breekt B.pascuorum in. B.jonellus bezoekt de bloemen sternotribisch. Apis mellifera bezoekt de bloemen soms (0,34 % van het totale bezoek). Deze soort verzamelt nectar of pollen en breekt niet in in de bloemen.
De werkster van B.hortorum bezocht 11,67 bloemen/minuut (n=1), de werksters van B.pascuorum 10,80 bloemen/minuut (n=6) en de werksters van B.terrestris 10,35 bloemen/minuut (n=6).
Er is negatieve correlatie tussen het aantal malen dat een bloem per dag wordt bezocht en de dichtheid van bloeiende bloemen (zie figuur 66) en een positieve correlatie tussen de hoeveelheid inbraak en de dichtheid. Deze correlaties zijn echter niet significant.

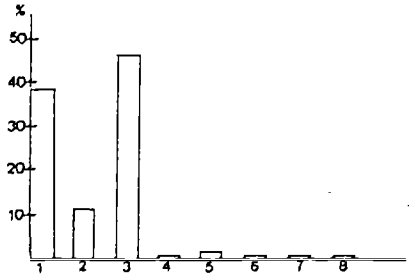
3.5.4 Hoeveelheid pollen op de stigma's.
De hoeveelheid Pedicularis pollen op en naast de stigma's in de



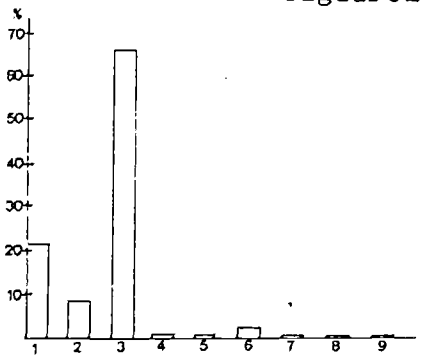
figuur 59



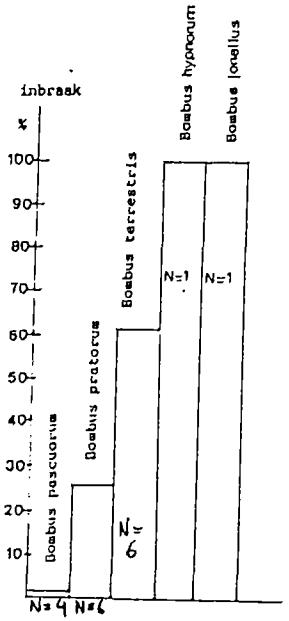
figuur61



figuur62



figuur63



figuur64

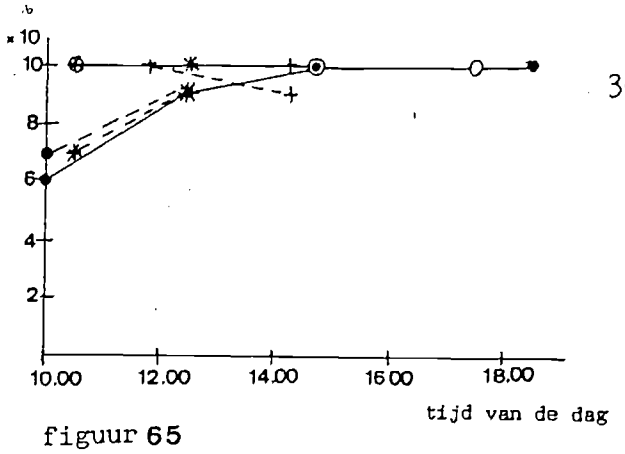
Fig.59 Het aantal malen dat een bloem van P.palustris legaal wordt bezocht op de verschillende data; legenda zie fig.57. De verschillen tussen de plots zijn niet significant. De waarden van 2/6 zijn significant verschillend van alle andere data behalve 12/6.

Fig.61 Het percentage inbraak in P.palustris ten opzichte van de verschillende data; legenda zie fig.57. De verschillen tussen de plots zijn niet significant, de volgende data zijn significant verschillend: 27/5-alle data, 12/6-2/6 en 26/6 en 2/7 en 10/7, 19/6-2/6 en 2/7 en 10/7, 26/6-2/7 en 10/7.

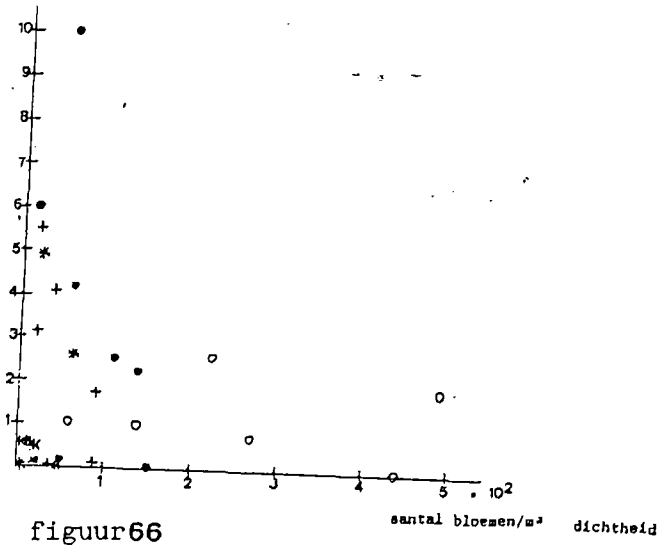
Fig.62 Verdeling van het bezoek aan P.palustris over de verschillende insectensoorten, alleen legaal bezoek; 1=B.pasuorum, 2=B.pratorum, 3=B.terrestris, 4=B.lapidarius, 5=B.hortorum, 6=B.jonellus, 4=B.ruderarius, 8=Apis mellifera, 9=B.hypnorum. 100%=1577 bezoeken.

Fig.63 Verdeling van het bezoek aan P.palustris over de verschillende insectensoorten, zowel legaal als illegaal bezoek; legenda zie fig.62. 100%=2902 bezoeken.

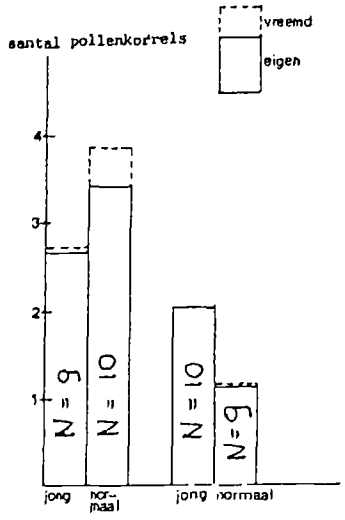
Fig.64 Percentage inbraak in P.palustris door de verschillende soorten insecten (N= aantal waarnemingsdata). Alleen het verschil tussen B.pascuorum en B.terrestris is significant.



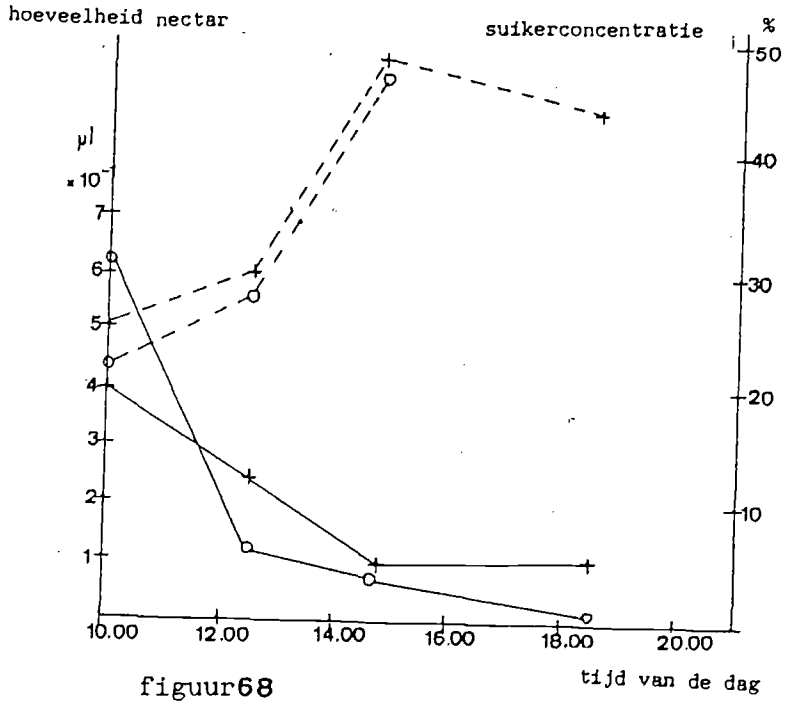
figuur 65



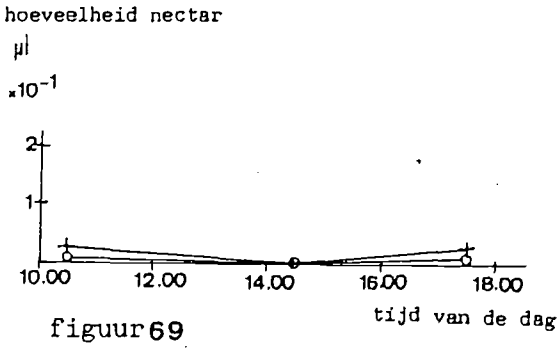
figuur66



figuur67



figuur68



figuur69

Fig.65 Het percentage inbraak in P.palustris op verschillende tijden van de dag; • = op 2/6, o = op 12/6, += op 19/6, *= op 2/7, ___= hoge dichtheid aan bloemen, ---= lage dichtheid aan bloemen. Op 2/6 zijn de punten significant verschillend. Voor alle punten geldt n=10.

Fig.66 Het aantal malen dat een bloem van P.palustris is bezocht t.o.v. de dichtheid van de bloeiende bloemen; legenda zie fig.57.

Fig.67 De hoeveelheid pollen op de stigma's van verschillende bloeistadia van de bloemen van P.palustris, links = bij hoge dichtheden en rechts= bij lage dichtheden aan bloeiende bloemen. Alle verschillen zijn niet significant.

Fig.68 De hoeveelheid nectar en de suikerconcentratie op verschillende tijden op 2/6 in de bloemen van P.palustris. o = hoge dichtheid aan bloemen, + = lage dichtheid aan bloemen, ___ =hoeveelheid, ---=concentratie.De tijden zijn wat betreft de suikerconcentraties significant verschillend en hoeveelheden zijn bij de hoge dichtheden significant verschillend op 14.40 en 12.30 of 18.30 en bij de lage dichtheden op alle tijden behalve tussen 10.00 en 14.50. De verschillen tussen de plaatsen met hoge en lage dichtheden zijn niet significant.

Fig.69 De hoeveelheid nectar in de bloemen van P.palustris op verschillende tijden op 12/6; legenda zie fig.68. Alle verschillen zijn niet significant.

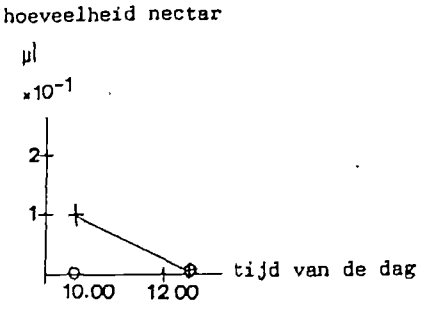
preparaten bedraagt hoogstens 33,2 korrels/stigma (sd:50,8 ,n=10), zie figuur 67. De hoeveelheid pollen (zowel Pedicularis als ander pollen) is hoger bij stigma's van planten die op een plaats staan waar de dichtheid van bloeiende bloemen hoog is in vergelijking met plaatsen met lage dichtheden. De hoeveelheid niet-Pedicularis pollen (soort onbekend) is gemiddeld hoger in de oudere bloeistadia (hoogste waarde 5,4 korrels/stigma; sd:15,7 ,n=10). Deze hoge waarde wordt echter voor een groot deel veroorzaakt door een groot aantal niet-Pedicularis korrels naast één stigma (50 korrels). Alle gevonden verschillen zijn niet significant.
Als we alleen het pollen op de stigma's bekijken blijkt er meer pollen op de stigma's van de jonge bloeistadia te zijn. De hoeveelheden zijn veel lager als wanneer ook pollen naast de stigma's meegerekend wordt (tot 8,0 pollenkorrels/stigma; sd:5,5 ,n=10) en er is nauwelijks verschil tussen de bloemen van de verschillende plaatsen (hoge dichtheid, lage dichtheid).

3.5.5 Nectar in de bloemen.

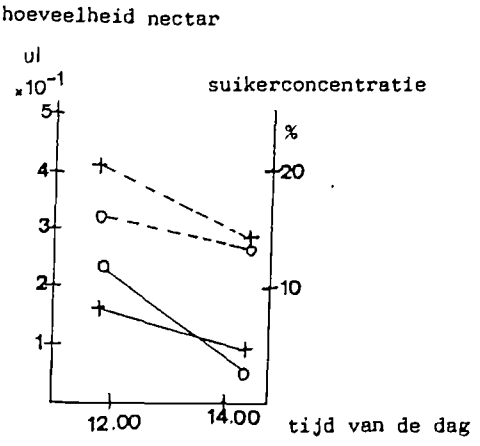
De hoeveelheid nectar in de bloemen op 2/6 (gem.0,3 µl; zie figuur 68) neemt af in de loop van de dag (van 10.00 tot 18.00 uur). De suikerconcentratie (ongeveer 32 %) neemt toe tot 14.00 uur (significant) en daarna weer af. Er is nauwelijks verschil tussen nectaraanbod in bloemen op plaatsen met hoge of lage dichtheden aan bloeiende bloemen.
Op 12/6 zijn de hoeveelheden zeer laag (tot 0,02 µl), zie figuur 69. Op 19/6 nemen zowel de nectarhoeveelheid als de suikerconcentratie in de loop van de dag af (bijv. van 0,23 µl (sd:0,17) naar 0,05 µl (sd:0,12) en van 20,6 % (sd:1,7 ,n=9) naar 14,0% (1 meting,nectar van 3 bloemen) ; zie figuur 71). Op 2/7 neemt de hoeveelheid in de loop van de dag ook af (zie figuur 70).
Vergelijken we de gemiddelde hoeveelheden en concentraties van de verschillende dagen met elkaar, dan zien we een afname van zowel de hoeveelheid nectar (significant) als de suikerconcentratie (niet significant) in de loop van het bloeiseizoen. Zie ook figuur 72. Voor alle getallen geldt n=10 tenzij anders vermeld.
Op 2/6 is de hoeveelheid nectar in de bloemen, wanneer deze niet worden bezocht, gemiddeld 2,95 µl (sd: 3,17 ; n=10). De suikerconcentratie is dan 30,56% (sd: 3,24 ; n=10). De hoogstgemeten hoeveelheid is 8,75 µl met een suikerconcentratie van 35%. De nectarproduktie in bloemen die niet bezocht worden is 0,25 µl/uur (sd: 0,15 ; n=10) (meting na 4,5 uur (in de middag)). De suikerconcentratie was 26,60% (sd : 5,46 ; n=10). De nectarproduktie op 19/6 was 0,03 µl/uur (sd : 0,03 ; n=10) (meting na 4 uur (in de middag)).

3.5.6 Vruchtzetting en zaadzetting.

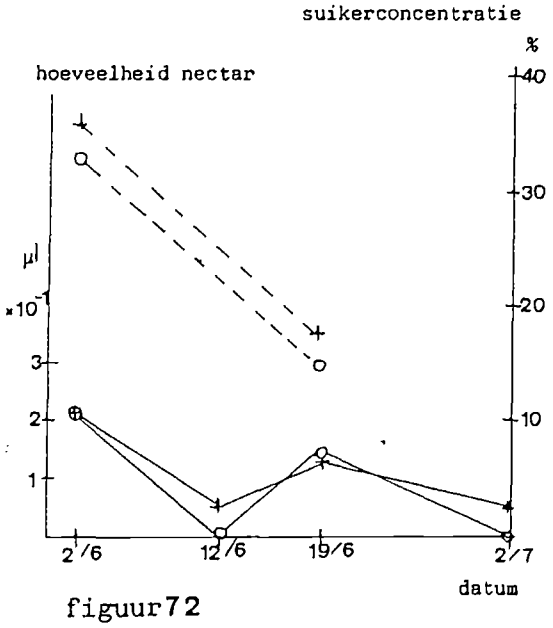
De vruchtzetting na insectenbestuiving neemt vooral in plot 2 en 4 af in de loop van het bloeiseizoen (zie figuur 73). Meestal ligt het percentage vruchtzetting rond de 70%. De vruchtzetting na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving is nogal variabel op de verschillende data, maar zelden 100%. De plots hebben echter wel dezelfde trend, dat wil zeggen als de vruchtzetting in het ene plot laag is, dan is die in het andere plot ook laag (zie figuur 78). De vruchtzetting na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving is in geen van de plots hoger dan alleen insectenbestuiving (zie figuur 74, 75, 76 en 77).
Het gemiddeld aantal ovula (ca. 15) blijft ongeveer gelijk in de loop van het bloeiseizoen (zie figuur 79). Het maximale aantal



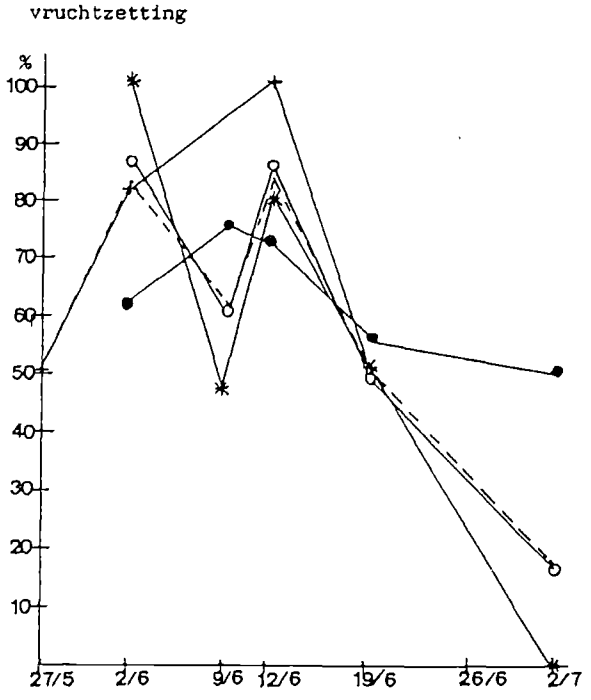
figuur 70



figuur 71

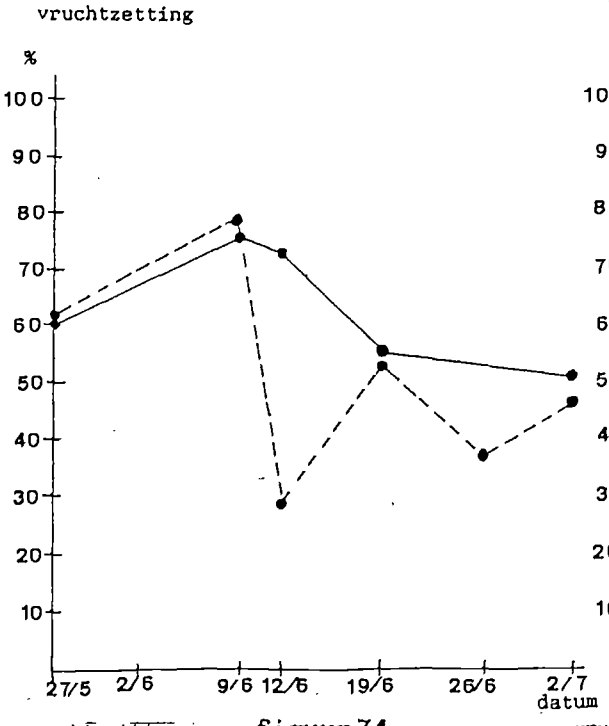


figuur 72

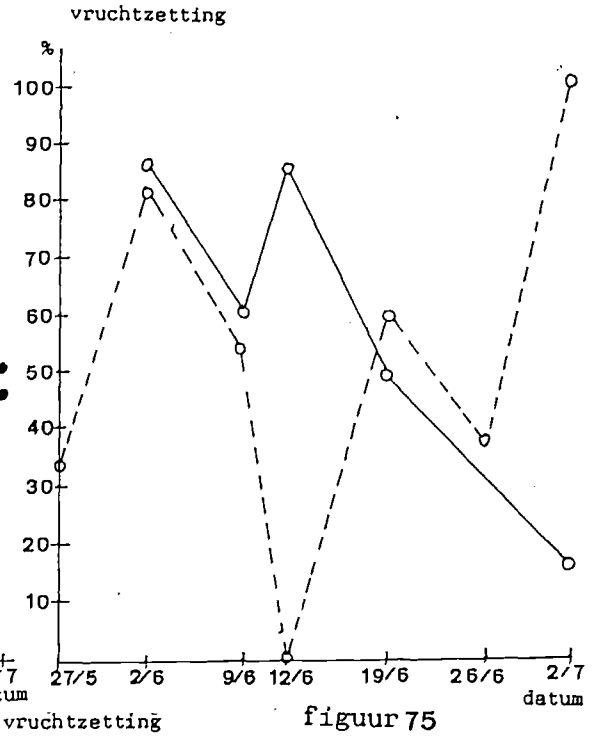


figuur 73

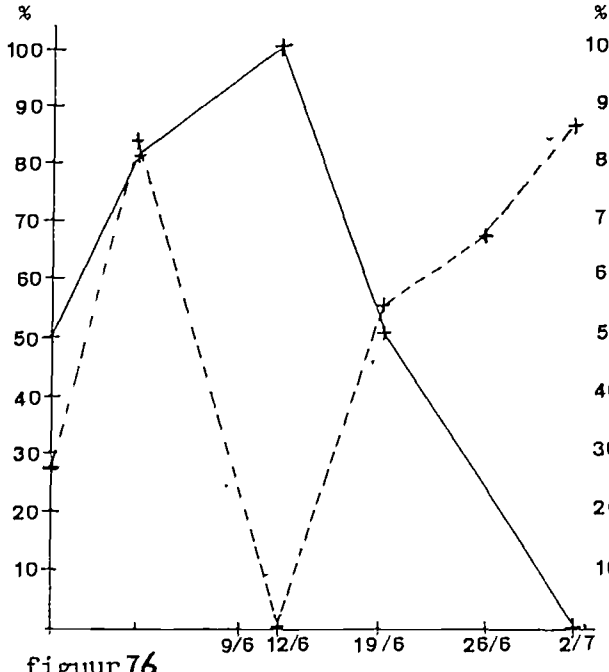
Fig.70 De hoeveelheid nectar in de bloemen van P.palustris op verschillende tijden op 2/7. Legenda zie fig 68. De verschillen zijn niet significant.
Fig.71 De hoeveelheid nectar en de suikerconcentratie van de nectar in de bloemen van P.palustris op verschillende tijden op 19/6; legenda zie figuur 68. Alle verschillen zijn significant behalve de hoeveelheden bij de lage dichtheden.
Fig.72 De hoeveelheid nectar en de suikerconcentratie van de nectar in de bloemen van P.palustris op de verschillende data, legenda zie fig.68.
Fig.73 De vruchtzetting in de bloemen van P.palustris na insectenbestuiving op de verschillende data; legenda zie fig.57. Alle verschillen zijn niet significant.



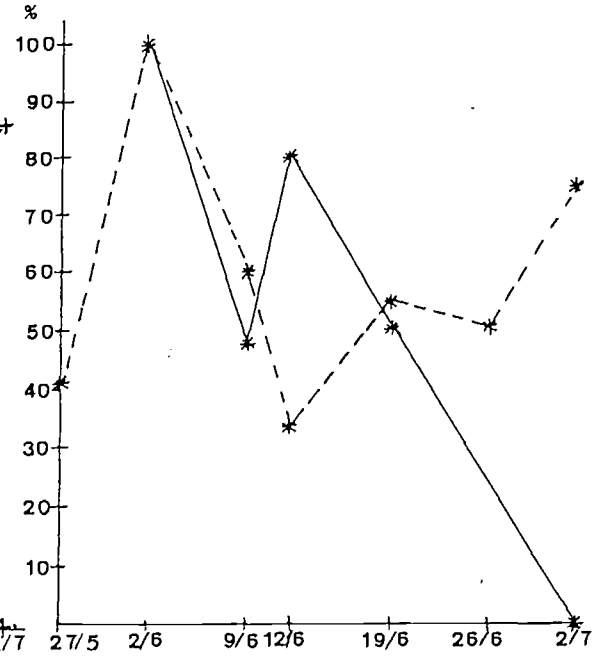
vruchtzetting figuur 74



vruchtzetting figuur 75



figuur 76



figuur 77

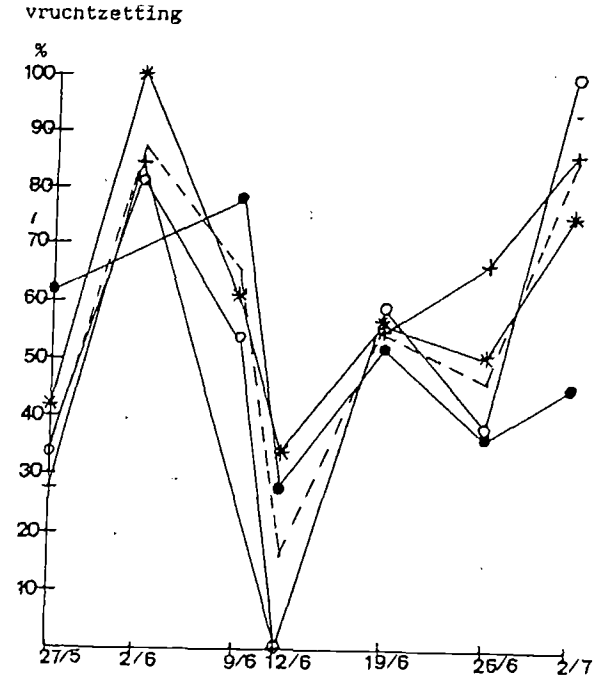
Fig.74 De vruchtzetting in de bloemen van P.palustris in plot 1 op de verschillende data. ____= na insectenbestuiving, ---= na insectenbestuiving +kunstmatige bestuiving. De verschillen zijn niet significant.

Fig.75 De vruchtzetting in de bloemen van P.palustris in plot 2 op de verschillende data; legenda zie fig.74. De verschillen zijn niet significant.

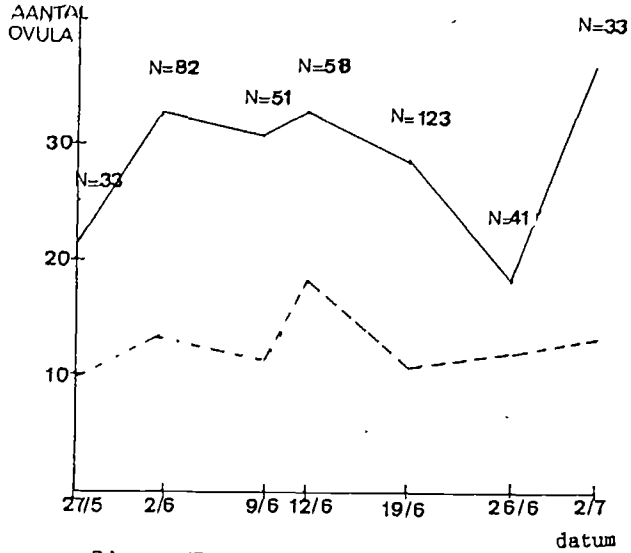
Fig.76 De vruchtzetting in de bloemen van P.palustris in plot 3 op de verschillende data; legenda zie fig.74. De verschillen zijn niet significant.

Fig.77 De vruchtzetting in de bloemen van P.palustris in plot 4 op de verschillende data; legenda zie fig.74. De verschillen zijn niet significant.

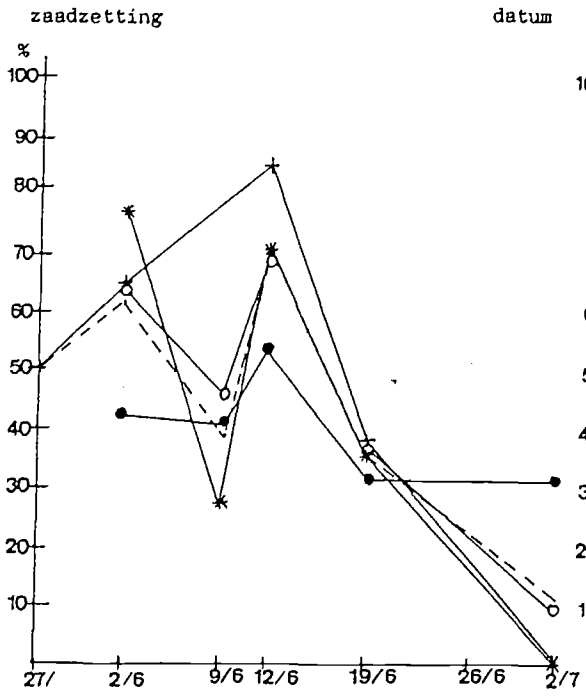
Wanneer de gemiddelden van de plots worden bekeken zijn op 12/6 en 2/7 de 2 typen bestuiving significant verschillend.



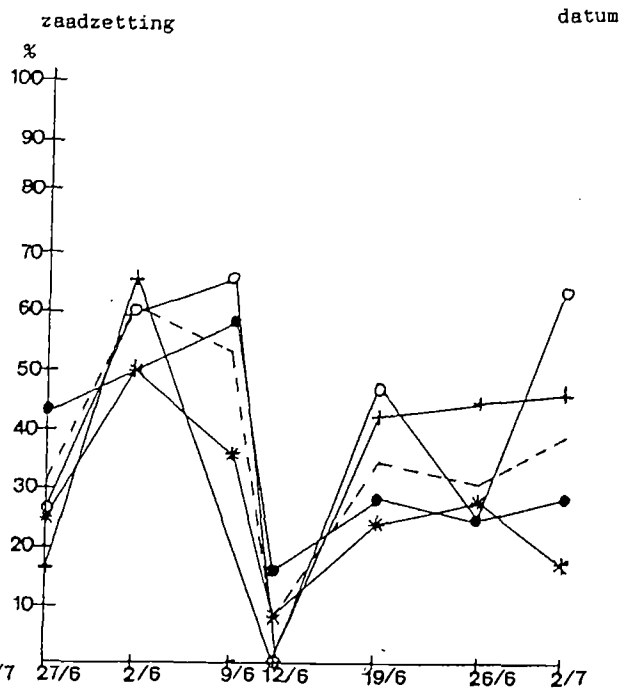
figuur 78



figuur 79

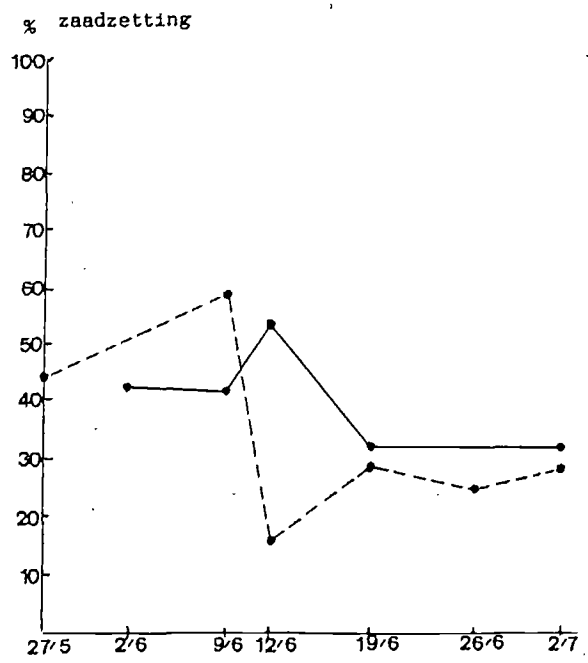


figuur 80

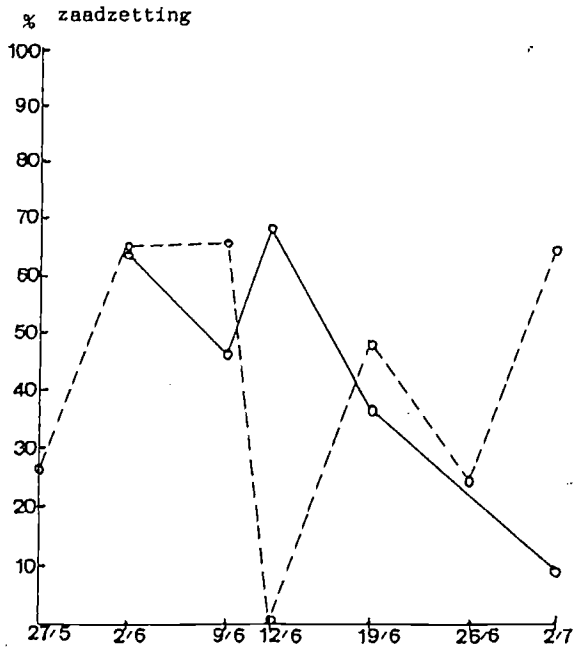


figuur 81

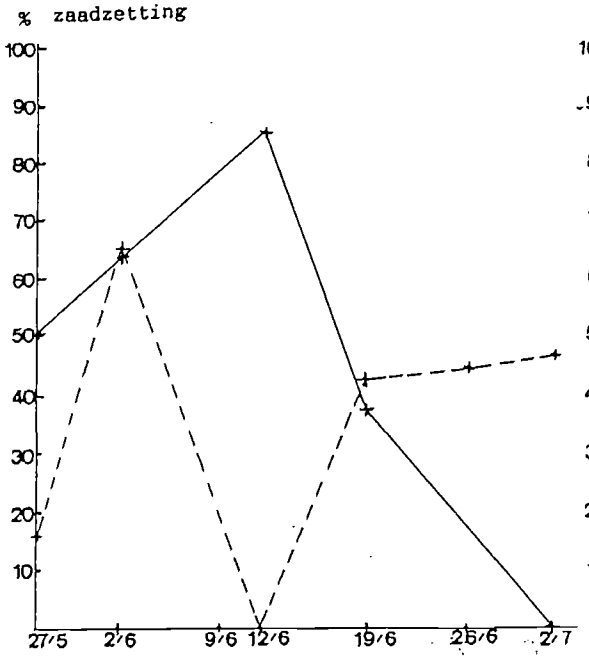
Fig.78. De vruchtzetting in de bloemen van P.palustris na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving; legenda zie fig.57. Alle verschillen zijn niet significant.
Fig.79. Het aantal ovula in de bloemen van P.palustris op de verschillende data. ____= maximum, ----= gemiddelde aantal. De verschillen zijn niet significant.
Fig.80. De zaadzetting in de bloemen van P.palustris na insectenbestuiving op de verschillende data; legenda zie fig.57. De verschillen tussen de data zijn niet significant, de plots zijn alleen significant verschillend op 2/7.
Fig.81. De zaadzetting in de bloemen van P.palustris na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving op de verschillende data; legenda zie fig.57. Alle verschillen zijn niet significant.



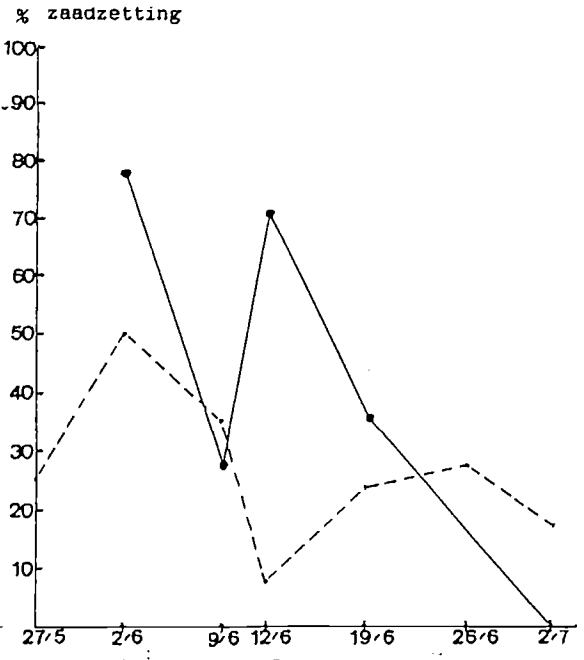
figuur 82



figuur 83

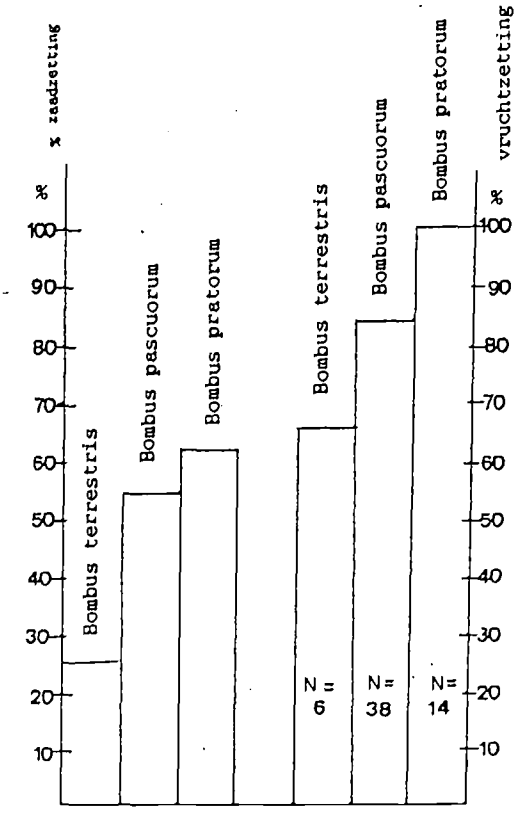


figuur 84

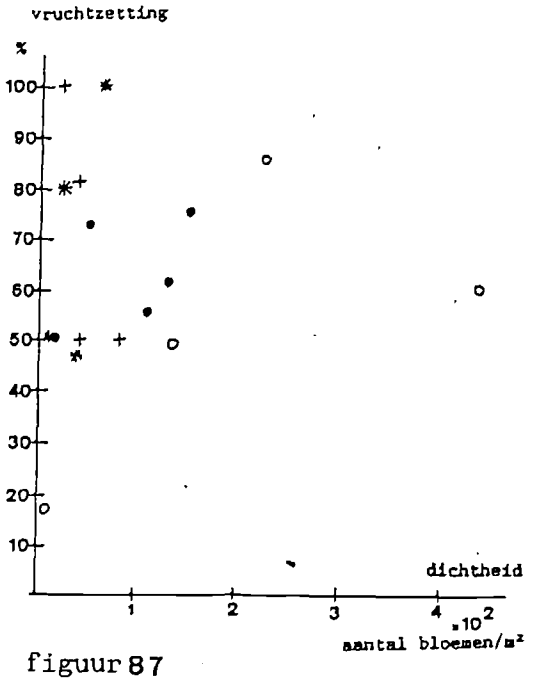


figuur 85

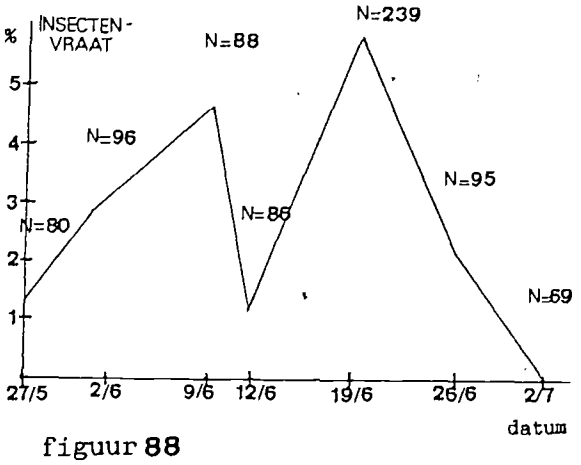
Fig.82 De zaadzetting in de bloemen van P.palustris in plot 1 op de verschillende data; legenda zie fig.74. De 2 typen bestuiving zijn significant verschillend op 12/6.
Fig.83 De zaadzetting in de bloemen van P.palustris in plot 2 op de verschillende data; legenda zie fig.74. De 2 typen bestuiving zijn significant verschillend op 12/6.
Fig.84 De zaadzetting in de bloemen van P.palustris in plot 3 op de verschillende data; legenda zie fig.74. De 2 typen bestuiving zijn significant verschillend op 12/6.
Fig.85 De zaadzetting in de bloemen van P.palustris in plot 4 op de verschillende data; legenda zie fig.74. De 2 typen bestuiving zijn significant verschillend op 2/7.



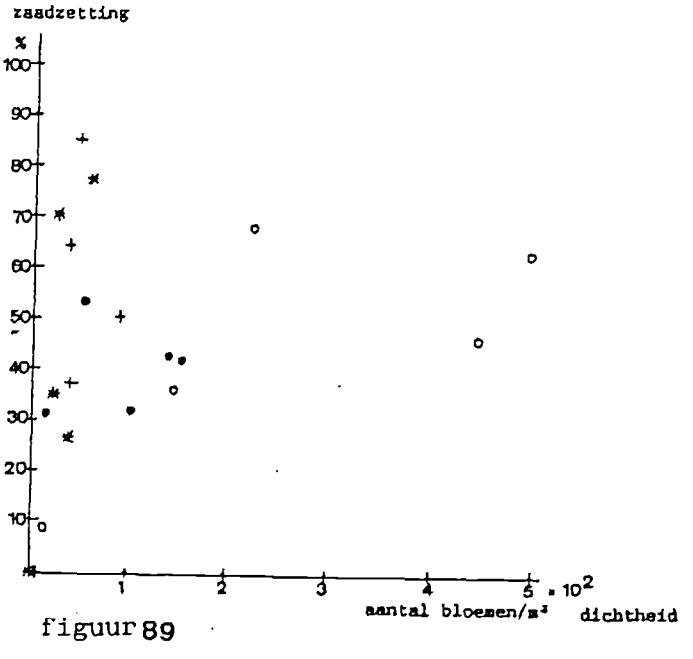
figuur 86



figuur 87



figuur 88



figuur 89

Fig.86 De vruchtzetting en de zaadzetting na een bezoek van verschillende soorten insecten aan de bloemen van P.palustris; n=aantal waarnemingen (voor zaad- en vruchtzetting gelijk). De zaadzetting is significant verschillend na een bezoek van B.terrestris en B.pratorum.
Fig.87 De vruchtzetting in de bloemen van P.palustris t.o.v. de dichtheid van de bloemen; legenda zie fig.57.
Fig.88 Het percentage insectenvraat aan de zaaddozen van P.palustris op de verschillende data; n=proefgrootte.
Fig.89 De zaadzetting in de bloemen van P.palustris t.o.v. de dichtheid van de bloemen; legenda zie fig.57.

ovula is 37.
De zaadzetting na insectenbestuiving ligt meestal rond de 40% en neemt in de loop van het bloeiseizoen iets af (zie figuur 80). De zaadzetting na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving is net als de vruchtzetting nogal variabel en de plots vertonen ook weer dezelfde trends (zie figuur 81). Insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving verhoogt over het algemeen niet de zaadzetting in vergelijking met insectenbestuiving (zie figuur 82, 83, 84 en 85). Op 12/6 is in plot 1, 3 en 4 de zaadzetting na insectenbestuiving zelfs significant hoger. Op 2/7 is de zaadzetting na alleen insectenbestuiving in plot 2 en 3 significant lager.
De vruchtzetting is na bezoek van B.pratorum het hoogst (100%), daarna volgt bezoek van B.pascuorum en tenslotte van B.terrestris. De zaadzetting levert eenzelfde soort beeld (zie figuur 86).
Er zijn positieve maar niet significante correlaties tussen enerzijds de vruchtzetting en dichtheid en anderzijds de zaadzetting en de dichtheid van bloeiende bloemen (zie figuur 87 en 89).
De relaties met de populatiegrootte worden hier niet besproken (er is immers maar 1 populatie).
Het percentage zaaddozen dat aangetast was door insectenvraat is ongeveer 3 % en is het hoogst rond 19/6 (zie figuur 88).Er zijn positieve en significante correlatie tussen het bezoek en de zaadzetting en het legale bezoek en de zaadzetting tussen zowel 27/5 t/m 9/6 als 12/6 t/m 2/7. Verdere splitsing van perioden in het bloeiseizoen levert geen significante correlaties op.

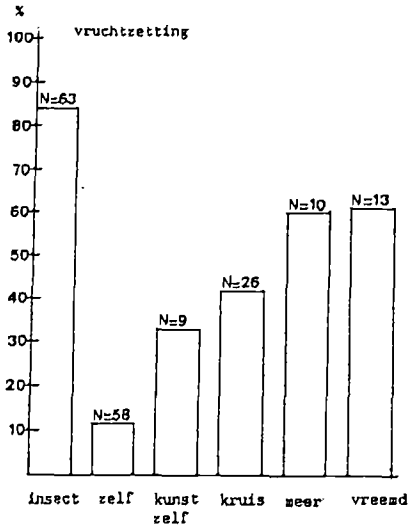
3.5.7 Verschillende typen bestuiving.

De vruchtzetting na zelfbestuiving is erg laag (12,1 %; n=58). Kunstmatige zelfbestuiving verhoogt dit percentage (33,3 %; n=9), kruisbestuiving verhoogt dit nog meer (42,3 %, n=26). Zie ook figuur 90. Meerdere malen bestuiven verhoogt het percentage nog meer (60,0 %, n=26) en kruisbestuiving na bestuiving met Cardamine pratense pollen (stond in de populatie) verlaagt dit percentage niet (61,5 %, n=13). De vruchtzetting na insectenbestuiving is echter het hoogst (69,8 %, n=63).
De zaadzetting vertoont eenzelfde beeld met als uitzondering dat de zaadzetting na meerdere malen bestuiven lager is dan na kruisbestuiving (zie figuur 91). De zaadzetting na zelfbestuiving (1,7 %, sd:7,4) is significant lager dan na kruisbestuiving (19,6 %, sd:29,0), meerdere malen bestuiven (11,4 %, sd:17,8) en kruisbestuiving na bestuiving met niet-Pedicularis pollen (32,8 %, sd:36,0). Insectenbestuiving levert een significant hogere zaadzetting (69,4 %, sd:12,8) dan alle andere typen bestuiving (zie voor de proefgroottes (n) de vruchtzetting).

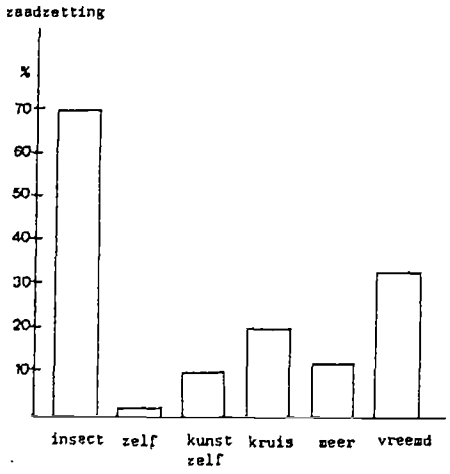
3.6 Pedicularis sylvatica.

3.6.1 Morfologie.

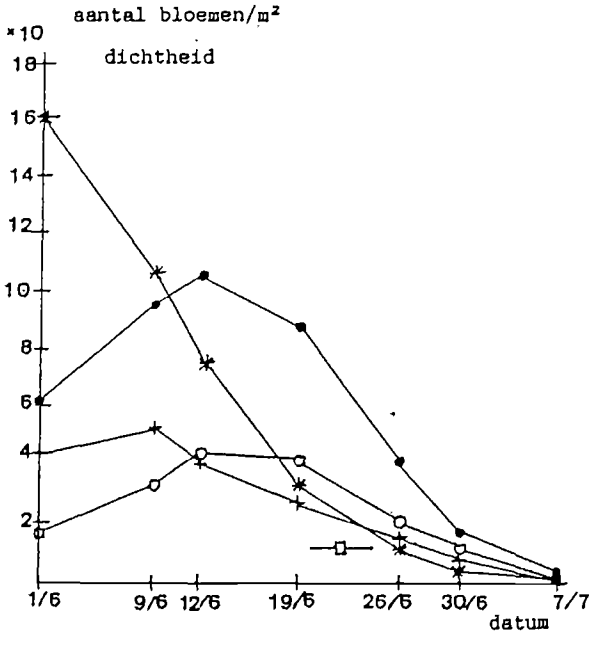
De plant is ongeveer 5 cm hoog. De bloemen lijken sterk op die van P. palustris. De bloemen van P. sylvatica zijn iets langer, de kroonbuis is langer en het stigma steekt minder ver uit de bloem. De bloeitijd van 1 bloem varieert van 1 tot 11 dagen en is gemiddeld 6,2 dagen (sd : 2,0, n=22). Het bloeistadium waarbij de kroon nog niet volgroeid is duurt 1,6 dagen (sd : 0,8, n=15). Het stadium waarin de bloem "volgroeid" is duurt 2,6 dagen (sd : 0,7, n=26) en het oude stadium (bloem ziet er niet meer fris uit, stigma vaak bruin) duurt 3,1 dagen (sd : 1,2, n=21).



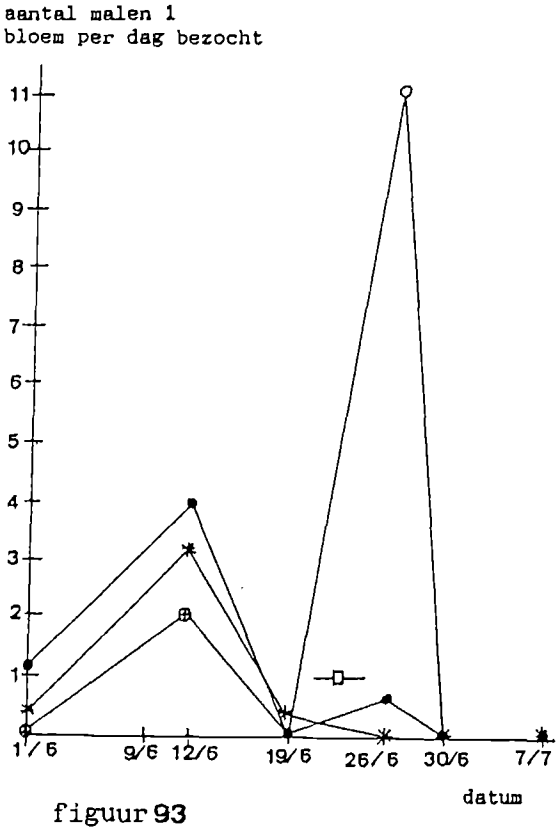
figuur 90



figuur 91



figuur 92



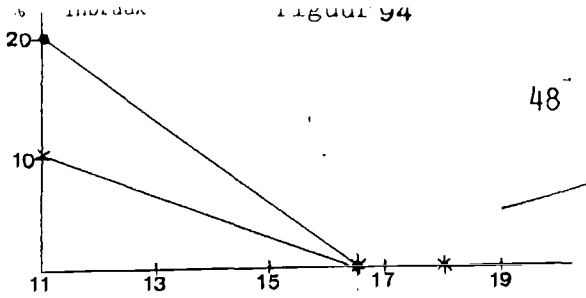
figuur 93

Fig.90 De vruchtzetting na verschillende typen bestuiving in P.palustris; legenda zie fig.14, meer= 3 maal kruisbetuiving, vreemd= kruisbestuiving na bestuiving met pollen van Cardamine pratense.
Fig.91 De zaadzetting na verschillende typen bestuiving in P.palustris; legenda zie fig.90. Significant verschillend zijn insect en alle andere typen bestuiving en zelf met kruis of meer of vreemd.
Fig.92 De dichtheid van de bloemen van P.sylvatica op de verschillende data. Rolde: • = plot 1, ○ = plot 2, += plot 3, *= plot 4, ---= gemiddelde; Mosbeek=□. De verschillen tussen de plots zijn niet significant, de verschillen tussen de data wel.
Fig.93 Het aantal malen dat een bloem van P.sylvatica bezocht is. Legenda zie fig.92. Alle verschillen zijn niet significant.

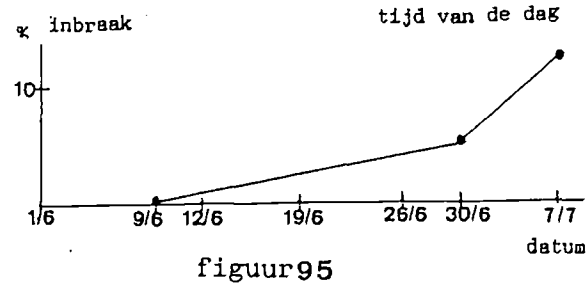
3.6.2 Dichtheid en populatie-oppervlakte.
De dichtheid in de grote populatie bij Rolde is tot 12/6 het hoogst in plot 4 (160 bloemen/m²). Daarna volgen plot 1,3 en 2 (zie figuur 92). Vanaf 12/6 wordt de dichtheid steeds lager en de verschillen tussen de plots worden kleiner. Deze populatie bloeide van half mei tot eind juni. De oppervlakte van deze populatie wordt geschat op 60 m². De dichtheid van de bloeiende bloemen in de populaties bij Annen en Oudemolen werden niet bepaald. De oppervlaktes van de populaties worden respectievelijk geschat op 5 m² en 20 m². De dichtheid van het plot in de populatie Mosbeek op 22/6 is 12 bloeiende bloemen/m². De oppervlakte van deze populatie wordt geschat op 5 m².

3.6.3 Insectenbezoek.
De bloemen worden voornamelijk bezocht door de werksters van B.pascuorum, B.pratorum en B.terrestris.
Het aantal malen dat 1 bloem per dag wordt bezocht ligt meestal rond de 2 maal. Plot 1 wordt meestal het meest bezocht; de bloemen in plot 2 worden elk op 26/6 zelfs 11 maal bezocht (zie figuur 93). Aan het eind en het begin van het bloeiseizoen is de hoeveelheid bezoek het laagst (uitgezonderd 19/6, zeer slecht weer). In de Mosbeek-populatie worden de bloemen vrij weinig bezocht (1 maal per bloem per dag). De bloemen in de populatie bij Rolde worden in het begin van het bloeiseizoen voornamelijk bezocht door B.pascuorum en aan het eind van het bloeiseizoen door B.terrestris. De bloemen in de Mosbeek-populatie werden door B.terrestris bezocht.
Het percentage bloemen waarin was ingebroken neemt toe in de loop van het bloeiseizoen (tot 14 %) (zie figuur 95). Het percentage bloemen met perforaties was in de morgen hoger dan in de middag (zie figuur 94). Toch is niet waargenomen dat insecten ook werkelijk inbraken. De wijze waarop de insecten de bloemen bezochten kwam ongeveer overeen met de wijze waarop de insecten de bloemen van P. palustris bezochten (zonder inbraak).
Er is een positieve, maar niet significante correlatie tussen de hoeveelheid bezoek en de dichtheid van de bloeiende bloemen (zie figuur 95). De hoeveelheid bezoek in de Mosbeek-populatie is vrij hoog in vergelijking met ongeveer gelijke dichtheden in de populatie bij Rolde. Er is geen vergelijking gemaakt met de populatie-grootte omdat er voor de Mosbeek-populatie maar één punt is.

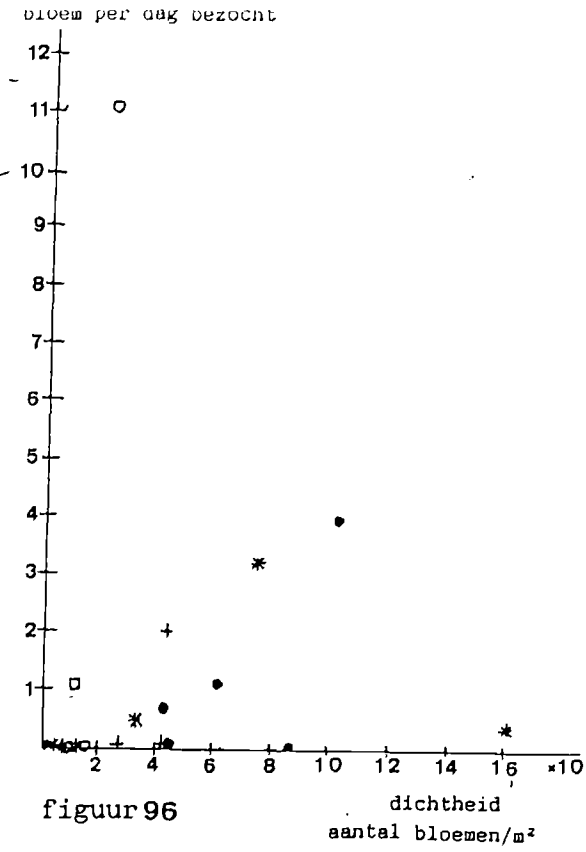
3.6.4 Hoeveelheid pollen op de stigma's.
De hoeveelheid pollen op de stigma's in de populatie bij Rolde is ongeveer evenveel als in de populatie bij Annen (variërend van 4,8 tot 22,3 pollenkorrels/stigma). De hoeveelheid niet-Pedicularis pollen (soort onbekend) is hoger op de stigma's van de bloemen bij Rolde (hoogst: 1,1 korrels/stigma, sd:3,2 ,n=6). De hoeveelheid pollenkorrels op de stigma's neemt toe naarmate de bloem ouder wordt (Rolde en Annen) en neemt in het allerlaatste stadium weer af (significant, Annen).
De hoeveelheid pollen op en naast de stigma's in de preparaten is bij beide populaties veel hoger dan alleen het pollen op het stigma (variërend van 33,00 tot 137,00 korrels/stigma). De verhoudingen zijn ongeveer hetzelfde; de hoeveelheid pollen op en naast de stigma's van de jongste stadia van de bloemen in de populatie bij Annen is echter veel hoger. Zie figuur 97.



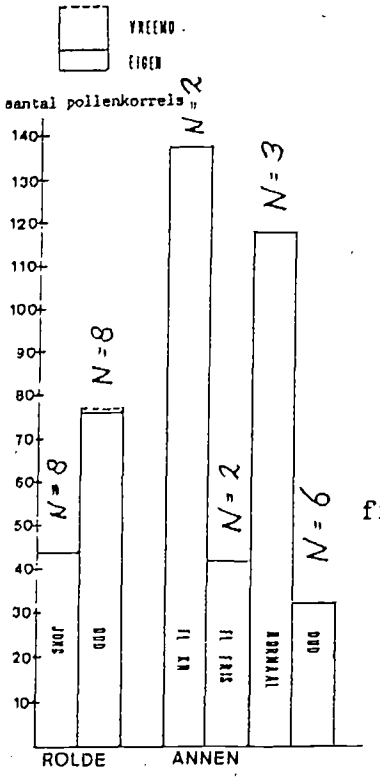
figuur 94



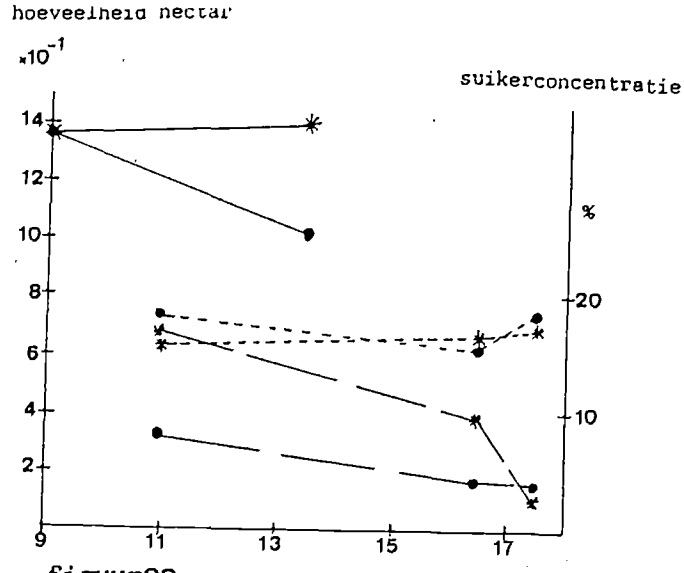
figuur 95



figuur 96



figuur 97



figuur 98

Fig.94 Het percentage inbraak in de bloemen van P.sylvatica op verschillende tijden op 30/6. Legenda zie figuur 92. De waarden op de tijden zijn significant verschillend.

Fig.95 Het percentage inbraak in de bloemen van P.sylvatica op de verschillende data. Legenda zie figuur 92. Alle verschillen niet significant.

Fig.96 Het aantal malen dat de bloemen van P.sylvatica bezocht zijn per dag t.o.v. de dichtheid van de bloeiende bloemen; legenda zie fig.92.

Fig.97 De hoeveelheid pollen op de stigma's van de verschillende bloeistadia (fl/kn=bloem net open;fl fris= een fris uitziende bloem) van de bloemen van P.sylvatica in de populatie bij Rolde en Annen op 30/6. Vreemd pollen= niet Pedicularis-pollen.

Fig.98 De hoeveelheid nectar en de suikerconcentratie van de nectar in de bloemen van P.sylvatica. ● = bij plot 1, *= bij plot 4, ____= hoeveelheid op 19/6, ——=hoeveelheid op 30/6, - - - - = concentratie. Op 30/6 waren de hoeveelheden van plot 4 significant en de concentaties van plot 1 significant verschillend op de tijden.

3.6.5 Nectar in de bloemen.

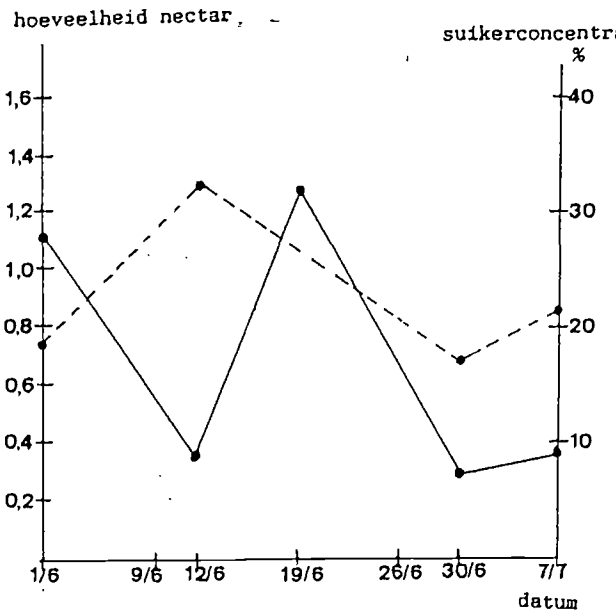
De hoeveelheid nectar in de bloemen in de populatie bij Rolde is nogal verschillend (tussen 0,30 en 1,26 µl) op de verschillende data (zie figuur 99). Er lijkt een negatieve correlatie te zijn tussen de hoeveelheid bezoek en de hoeveelheid nectar in de bloemen. De gemiddelde suikerconcentratie's liggen tussen de 18 en 32 % en is het hoogst op 12/6.
De hoeveelheid nectar neemt over het algemeen iets af in de loop van de dag, de suikerconcentratie blijft ongeveer gelijk (zie figuur 98). De hoeveelheid nectar is op plaatsen met hogere dichtheden lager; de suikerconcentraties verschillen nauwelijks. Voor alle waarden geldt n=10.

3.6.6 Vruchtzetting en zaadzetting.

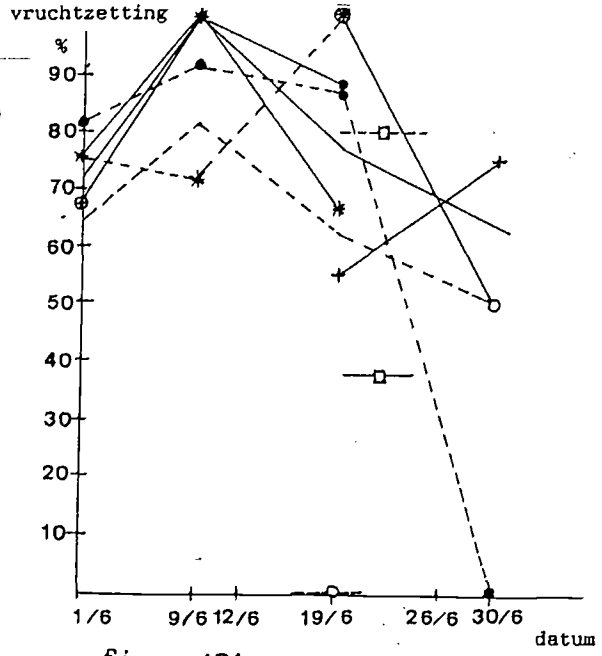
De vruchtzetting na insectenbestuiving is het hoogst op 9/6 en 19/6 (100 %). Aan het begin van het bloeiseizoen is de vruchtzetting lager (± 75 %) en aan het eind van het bloeiseizoen nog lager (tot 0 %) (zie figuur 101). De vruchtzetting komt meestal ongeveer overeen in de verschillende plots. De vruchtzetting in de Mosbeek is vrij laag (37,5 %). De vruchtzetting na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving heeft geen verhoging (behalve in de Mosbeek) van het percentage vruchtzetting tot gevolg.
Het gemiddeld aantal ovula op de verschillende data varieert van 22 tot 12. Het maximum is 59. Beide lijken iets af te nemen in de loop van het bloeiseizoen. De verschillen zijn echter niet significant (zie figuur 105).
De zaadzetting vertoont eenzelfde beeld als de vruchtzetting (zie figuur 102) maar de percentages van de verschillende plots liggen minder dicht bij elkaar. Plot 1 heeft de hoogste zaadzetting na insectenbestuiving (67,1 %, sd:38,0 ,n=7).
Er zijn positieve, maar niet significante correlaties tussen de vruchtzetting en de dichtheid en de zaadzetting en de dichtheid van bloeiende bloemen (zie figuur 103 en 104). De vrucht- en zaad-zetting in de Mosbeek zijn ten opzichte van de dichtheid vrij laag.
Er is een negatieve, maar niet significante correlatie tussen de hoeveelheid insectenbezoek en de zaadzetting.

3.6.7 Verschillende typen bestuiving.

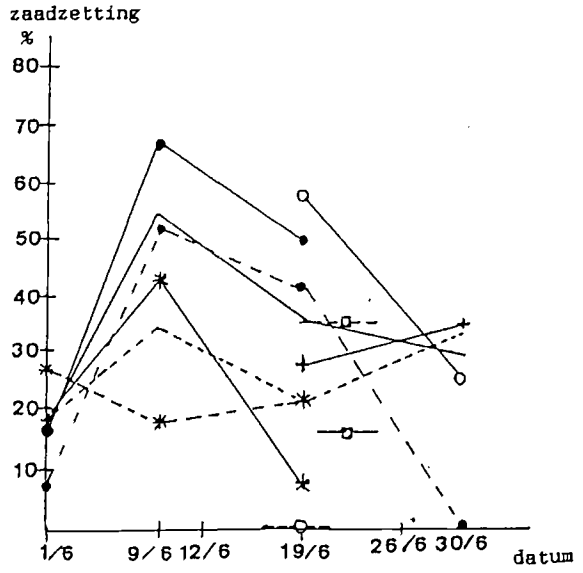
Het percentage vruchtzetting na zelfbestuiving is 36,2 % (n=50). Kunstmatige zelfbestuiving (70,0 %, n=10) en kruisbestuiving (60,0 %, n=5) verhogen dit percentage. Meerdere malen bestuiven en bestuiving na bestuiving met niet-Pedicularis pollen hebben een negatief effect op de vruchtzetting (respectievelijk 25,0 %, n=4 en 42,9 %, n=7). De insectenbestuiving op de datum die het dichtst lag bij de datum waarop de verschillende typen bestuiving werden uitgevoerd leverde een 100 %, en dus de hoogste vruchtzetting op. Zie ook figuur 106.
De zaadzetting laat eenzelfde beeld zien. De zaadzetting na insectenbestuiving is significant hoger (55,0 %, sd:17,2) als alle andere typen bestuiving. Zaadzetting na zelfbestuiving (10,5 %, sd:20,4) is significant lager als na kunstmatige bestuiving (29,8 %, sd:25,6). De zaadzetting na meerdere malen bestuiven (0,5 %) is significant lager als na zelbestuiving of kruisbestuiving (22,6 %, sd:24,2).



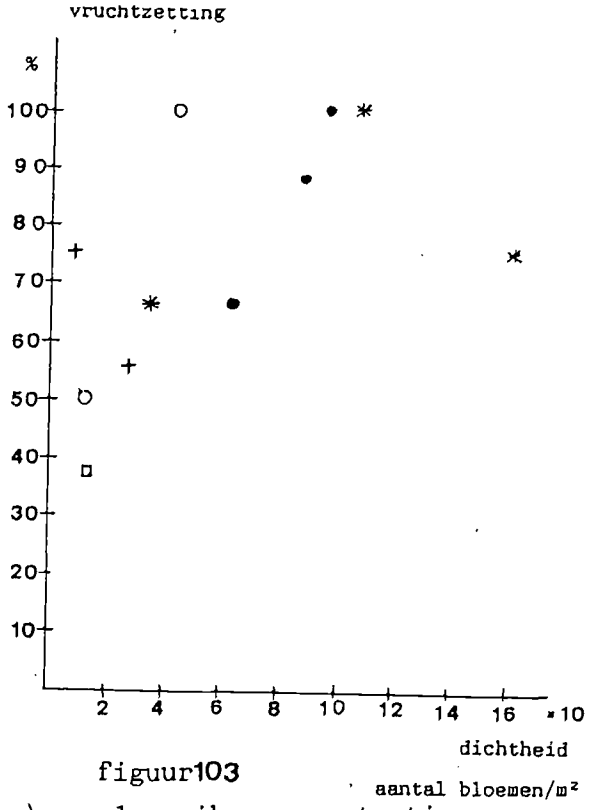
figuur99



figuur101



figuur102



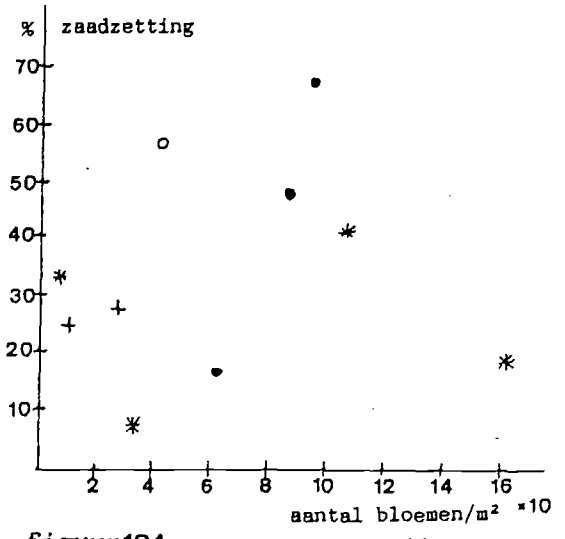
figuur103

Fig.99 De hoeveelheid nectar (____) en de suikerconcentratie van de nectar (---) op de verschillende data in bloemen van P.sylvatica in de populatie bij Rolde. Wat betreft de suikerconcentratie zijn de verschillen tussen de data significant, de hoeveelheden zijn significant verschillend tussen: 1/6-12/6, 1/6-30/6, 1/6-7/7, 12/6-19/6, 12/6-7/7, 19/6-30/6, 19/6-7/7.

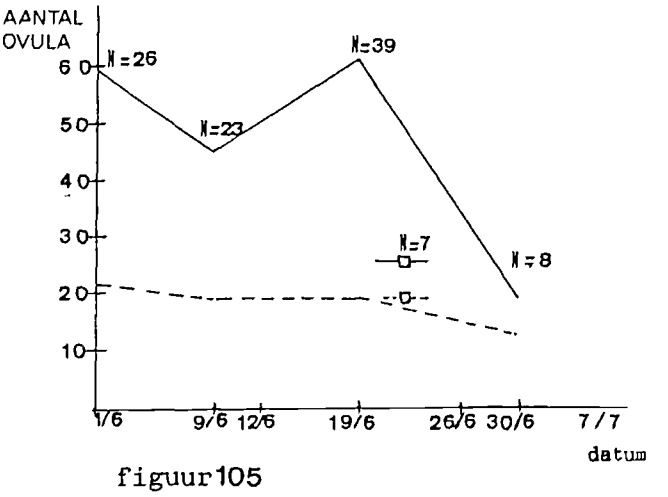
Fig.101 De vruchtzetting in de bloemen van P.sylvatica na insectenbestuiving (_____) en insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving (---), geen punten in de lijnen = gemiddelde Rolde. Verdere legenda zie fig.92. Alle verschillen zijn niet significant.

Fig.102 De zaadzetting na insectenbestuiving of insectenbestuiving+kunstmatige bestuiving in de bloemen van P.sylvatica. Legenda zie fig.101. De data zijn significant verschillend in plot 1, de plots zijn significant verschillend na insect.+kunstm. best. op 9/6 en 30/6. De verschillen tussen de 2 typen bestuiving zijn alleen significant op 12/6 in plot 2.

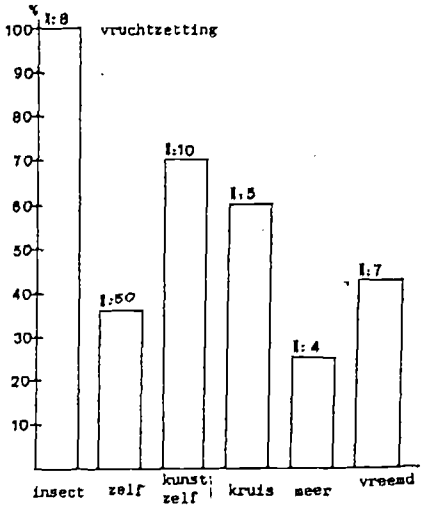
Fig.103 De vruchtzetting in de bloemen van P.sylvatica t.o.v. de dichtheid van de bloeiende bloemen. Legenda zie fig.92.



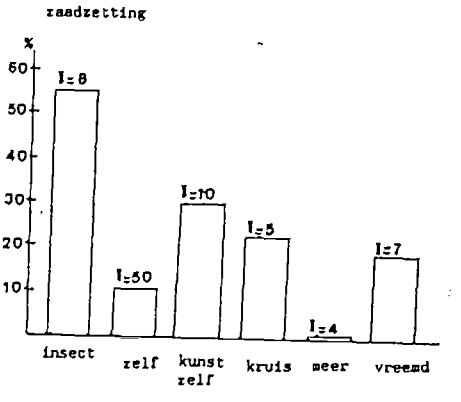
figuur104



figuur105



figuur106



figuur 107

Fig.104 De zaadzetting in de bloemen van P.sylvatica t.o.v. de dichtheid van de bloeiende bloemen. Legenda zie fig.92.
Fig.105 Het aantal ovula in de bloemen van P.sylvatica op de verschillende data. lijn = Rolde, vierkant= Mosbeek. De verschillen zijn niet significant.
Fig.106 De vruchtzetting na verschillende typen bestuiving in P.sylvatica; legenda zie fig.14, meer = 3 x kruisbestuiven.
Fig.107 De zaadzetting na verschillende typen bestuiving in P.sylvatica; legenda zie fig.106. Significant verschillend zijn: zelf-alle andere typen, zelf-kunst zelf, zelf-meer en kunst zelf-meer.

3.7 Rhinanthus angustifolius.

3.7.1 Morfologie.

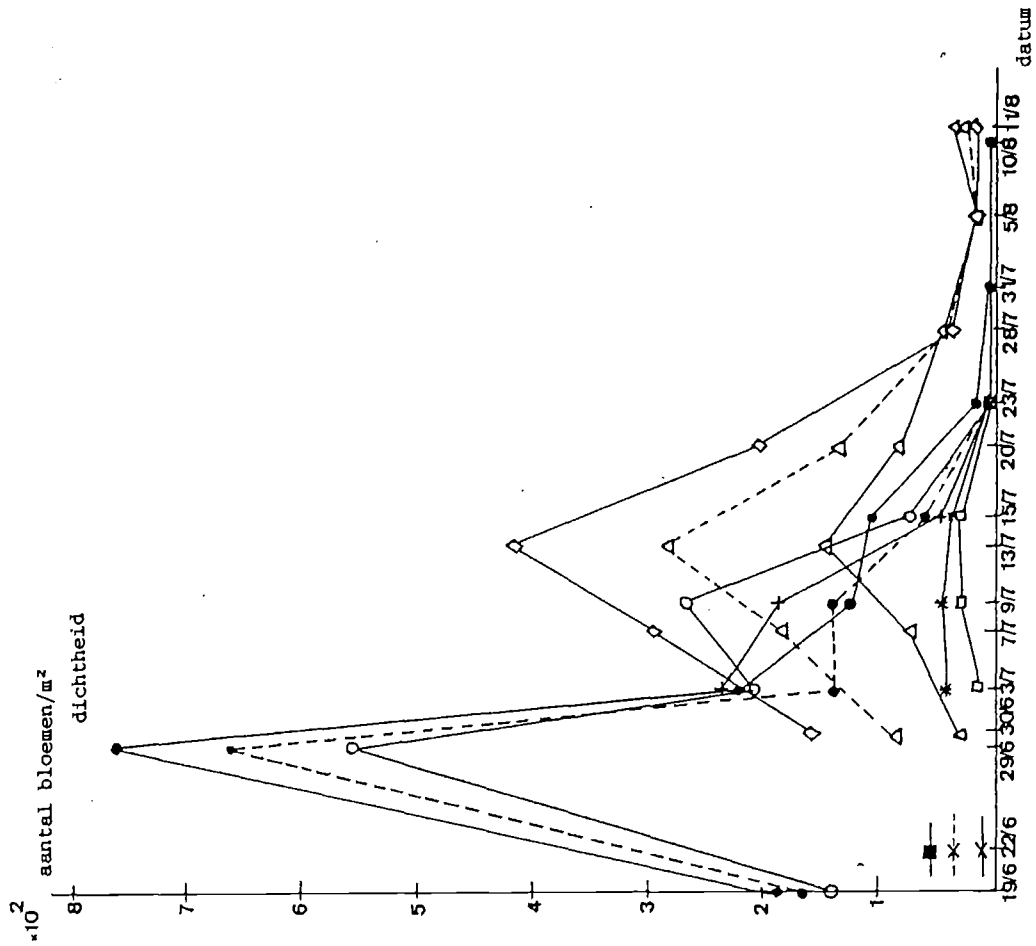
De ongeveer 50 cm hoge planten hebben net als Pedicularis-soorten een hoofdas en zijassen met bloemen. De bloemen hebben voor een groot deel dezelfde bouw als de in dit verslag besproken Pedicularis-soorten. De belangrijkste verschillen in de morfologie van de bloemen zijn: bij R. angustifolius is er nauwelijks een landings-platform voor de insecten, het stigma steekt verder uit de kroonbuis, die bij deze soort 7 tot 11 mm is (Hummel,1978) en de bloemen zijn niet rose maar voornamelijk geel. De bloemen bloeien 3 tot 4 dagen. Het receptieve stadium duurt maar 1 tot 2 dagen.

3.7.2 Dichtheid en populatie-oppervlakte.

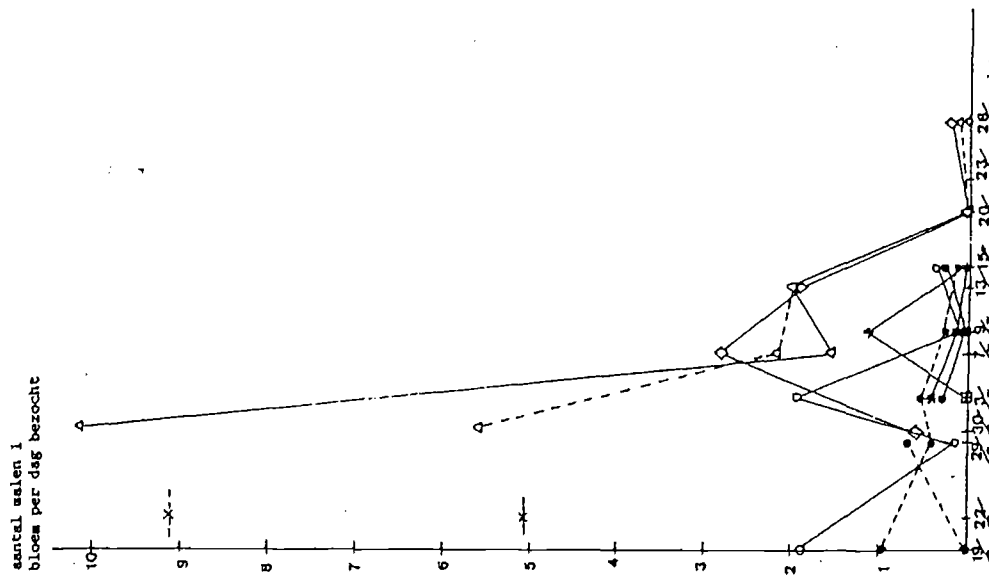
De dichtheden van bloeiende bloemen in de populatie Smalbroek zijn het hoogst in plot 1 en 2 op 29/6 (hoogst 556,5 bloemen/m², zie figuur 108). De populatie bloeide al ongeveer 2 weken voor 19/6 en de totale bloeitijd van de populatie is dan ook ongeveer 2½ maand (juni t/m half augustus). Plot 3, 4 en 5 hebben een veel lagere dichtheid aan bloeiende bloemen (hoogst 208,6 bloemen/m²) en de eerste bloemen in deze plots bloeiden al ongeveer 2 weken voor 3/7.
De populatie in Rolde had een dichtheid die tussen die van plot 1 en 2 en plot 3, 4 en 5 van Smalbroek in lag (hoogst 416,9 bloemen/m²). De hoogste dichtheid aan bloemen ligt in de Rolde-populatie op 13/7, dus later dan in de Smalbroek-populatie. De Rolde-populatie bloeide al ongeveer 2 weken voor de eerste waarnemingsdatum zodat deze populatie in totaal ongeveer 2 maanden bloeide (half juni t/m half augustus). De dichtheid van plot 1 is over het algemeen hoger dan in plot 2. De dichtheid op 22/6 in de plots in de populatie in de Mosbeek is vrij laag. De dichtheden van de plots in de verschillende populaties en op de verschillende data zijn significant verschillend.
De schattingen van de oppervlaktes van de populatie Smalbroek, Rolde en Mosbeek zijn respectievelijk 160000 m², 2500 m² en 200 m².

3.7.3 Insectenbezoek.

De bloemen worden voornamelijk bezocht door hommels. De bloemen in de populatie Mosbeek (op 22/6) worden het meest bezocht (gem. 16,7 x per bloem per dag (niet in figuur)). Plot 4 wordt het meest bezocht in deze populatie (26,5 x, niet in figuur). De populatie bij Rolde wordt ook veel bezocht, vooral plot 2. De hoeveelheid bezoek in de populatie neemt in plot 2 af in de loop van het bloeiseizoen (hoogst waarde 10,1 x) en is in plot 1 het hoogst op 7/7 (2,8 x). Zie figuur 109. De hoeveelheid bezoek in de populatie bij Smalbroek is op alle data vrij laag. Alleen plot 2 haalt nog 1,9 x bezoek per bloem per dag. De populaties onderling en ook de data onderling zijn significant verschillend. De hoeveelheid legaal bezoek levert een zelfde soort beeld op (zie figuur 111). Het percentage bloemen met perforaties (percentage inbraak) neemt in de populatie bij Rolde toe tot 100% in de loop van het bloeiseizoen (zie figuur 110). In de plots in de populatie bij Smalbroek zijn de percentages in het midden van het bloeiseizoen het hoogst (van 53,3 tot 100 %) en aan het begin en het eind van het bloeiseizoen lager. In de populatie Mosbeek is het percentage inbraak op 22/6 in vergelijking met de andere populaties vrij laag (7,6 %). Wat betreft de hoeveelheid



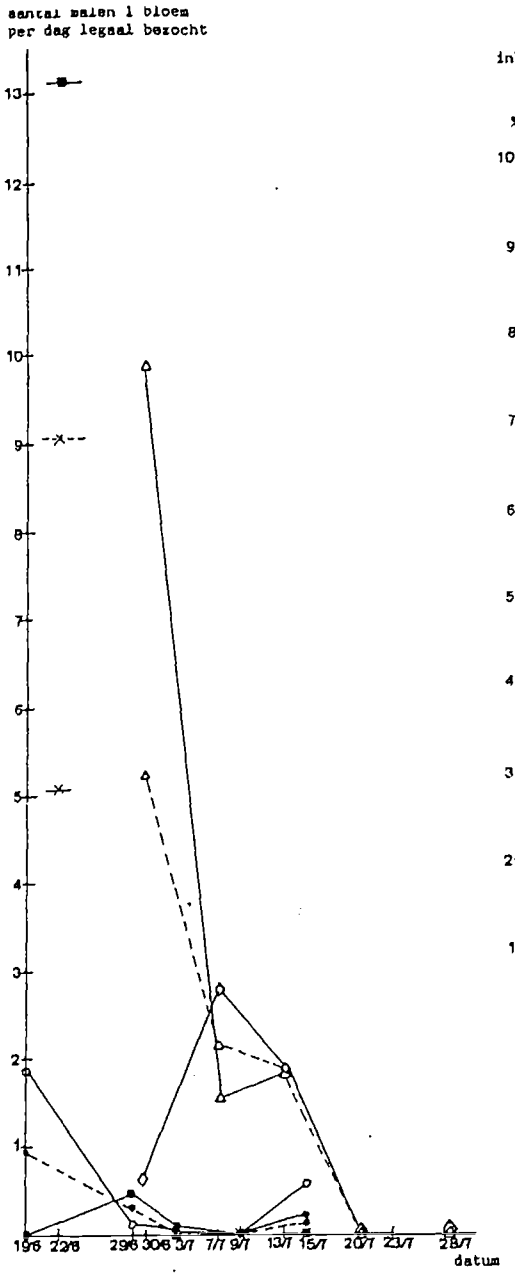
figuur108



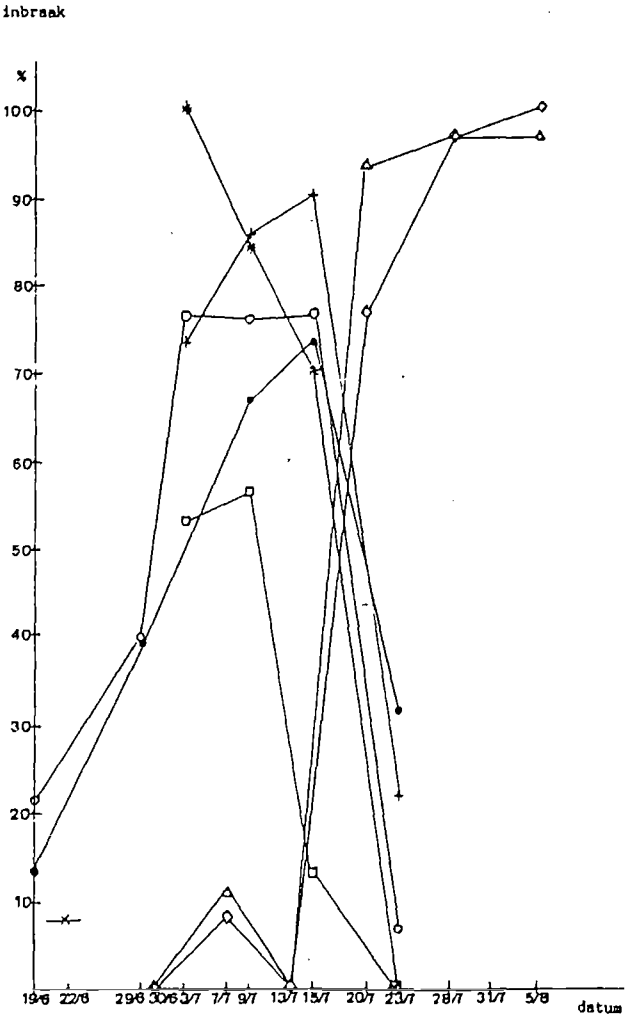
figuur109

Fig.108 De dichtheid van de bloemen in de populaties van R.angustifolius op de verschillende data. Populatie Smalbroek: •=plot 1,o=plot 2,+=plot 3,*=plot 4,□=plot 5, --•--=gemiddelde plots; populatie Rolde: ◊=plot 1,Δ=plot 2,--Δ--=gemiddelde plots; populatie Mosbeek: x=plot 3,▪=plot 4,--x--=gemiddelde plots. In de populaties bij Rolde en Smalbroek zijn de data onderling significant verschillend; de dichtheden in de 3 populaties zijn significant verschillend.

Fig.109 Het aantal malen dat een bloem van R.angustifolius werd bezocht op de verschillende data. Legenda zie fig.108. Zowel de populaties als de data zijn significant verschillend (punt ▪ =13,2 x).

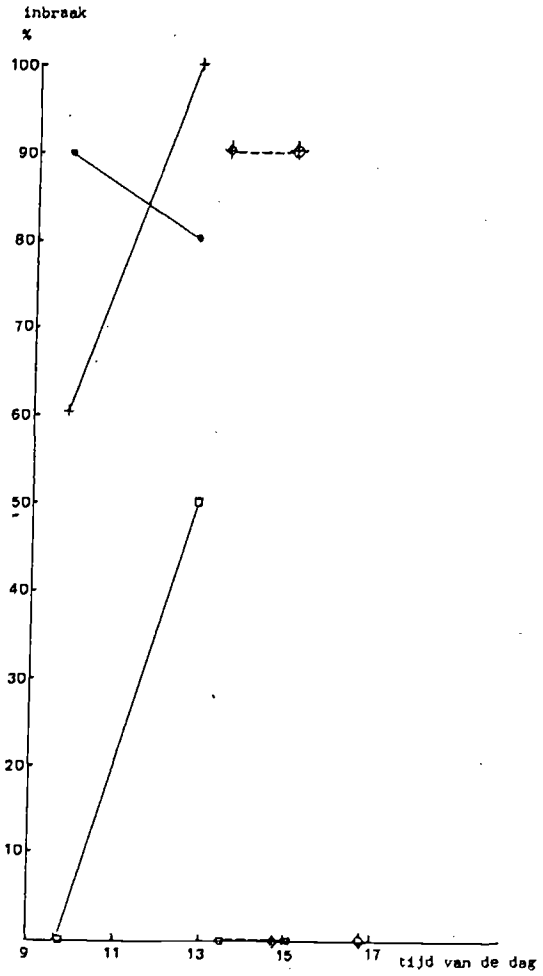


figuur111

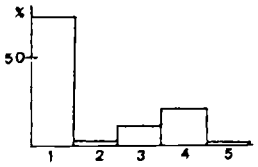


figuur110

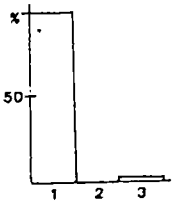
Fig.110 Het percentage inbraak in de bloemen van R.angustifolius op de verschillende data. Legenda zie fig.108. De percentages op de data in de populatie bij Rolde en Smalbroek zijn significant verschillend.
Fig.111 Het aantal malen dat een bloem van R.angustifolius legaal werd bezocht per dag op de verschillende data. Legenda zie fig.108. De waarden van de data en de populaties zijn onderling significant verschillend.



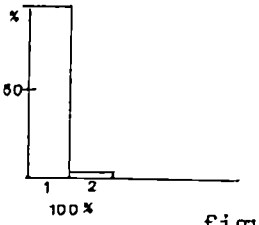
figuur 112



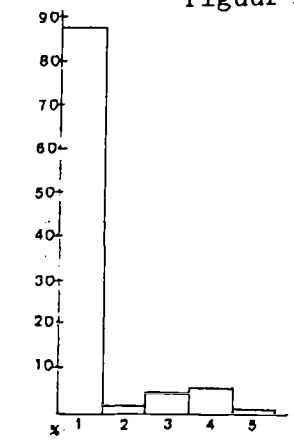
figuur 113



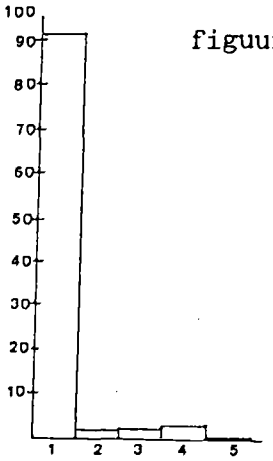
figuur 114



figuur 115



figuur 116



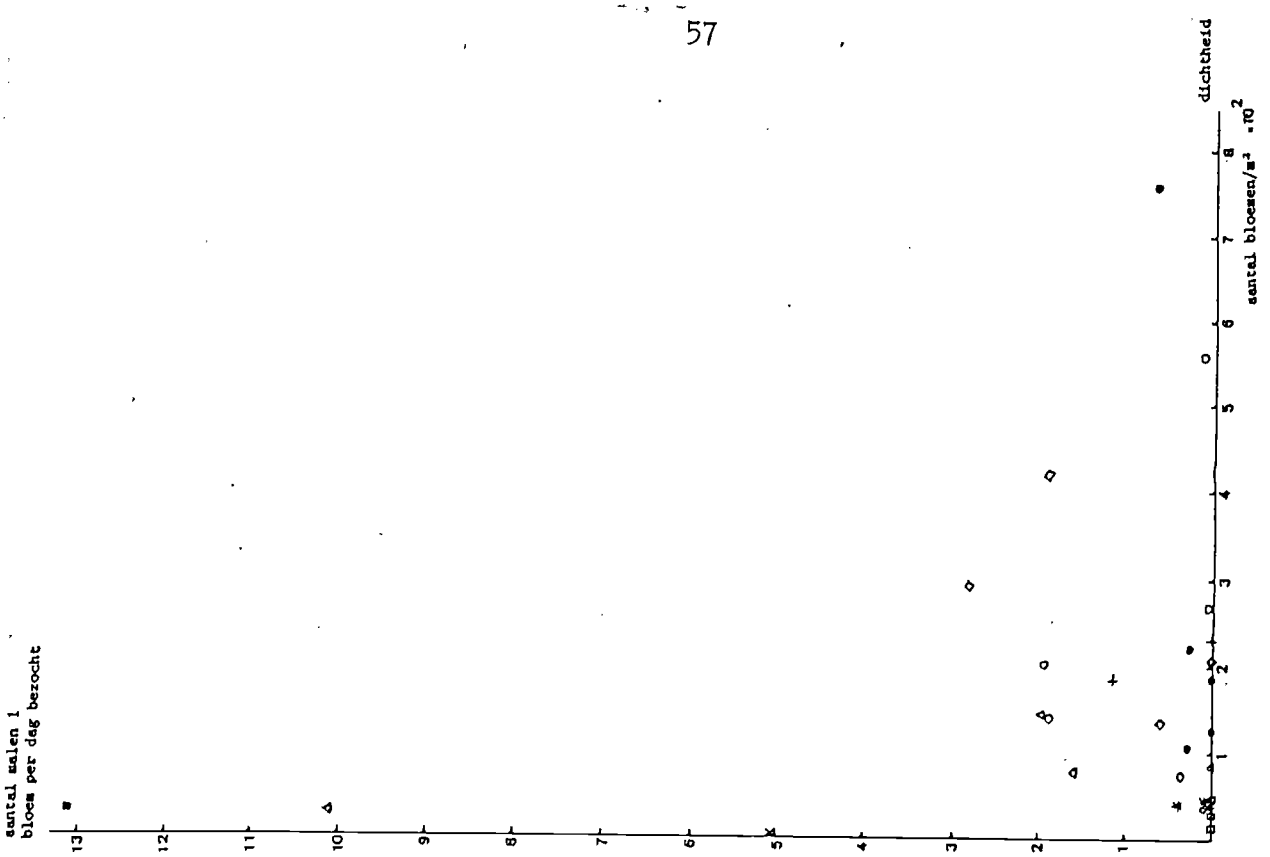
figuur 117

Fig.112 Het percentage inbraak in de bloemen van R.angustifolius op verschillende tijden van de dag. Legenda zie fig.108. Waarden populatie Rolde op 30/6; _____= waarden op 3/7 in populatie Smalbroek, ---=waarden op 15/7 in populatie Smalbroek.
Fig.113 Verdeling van het bezoek aan R.angustifolius in de populatie bij Smalbroek. 1=Bombus terrestris, 2=B.pascuorum, 3=B.pratorum, 4=Apis mellifera, 5=Syrphidae. 100 %= 249 bezoeken.
Fig.114 Verdeling van het bezoek aan R.angustifolius in de populatie bij Rolde. Legenda zie fig.113. 100 %= 404 bezoeken.
Fig.115 Verdeling van het bezoek aan R.angustifolius in de populatie bij de Mosbeek. Legenda zie fig.113. 100 %= 225 bezoeken.
Fig.116 Verdeling van het bezoek aan R.angustifolius in alle populaties samen. Legenda zie fig.113. 100 %= 878 bezoeken.
Fig.117 Verdeling van het legale bezoek aan R.angustifolius in alle populaties samen. Legenda zie fig.113. 100 %= 700 bezoeken.

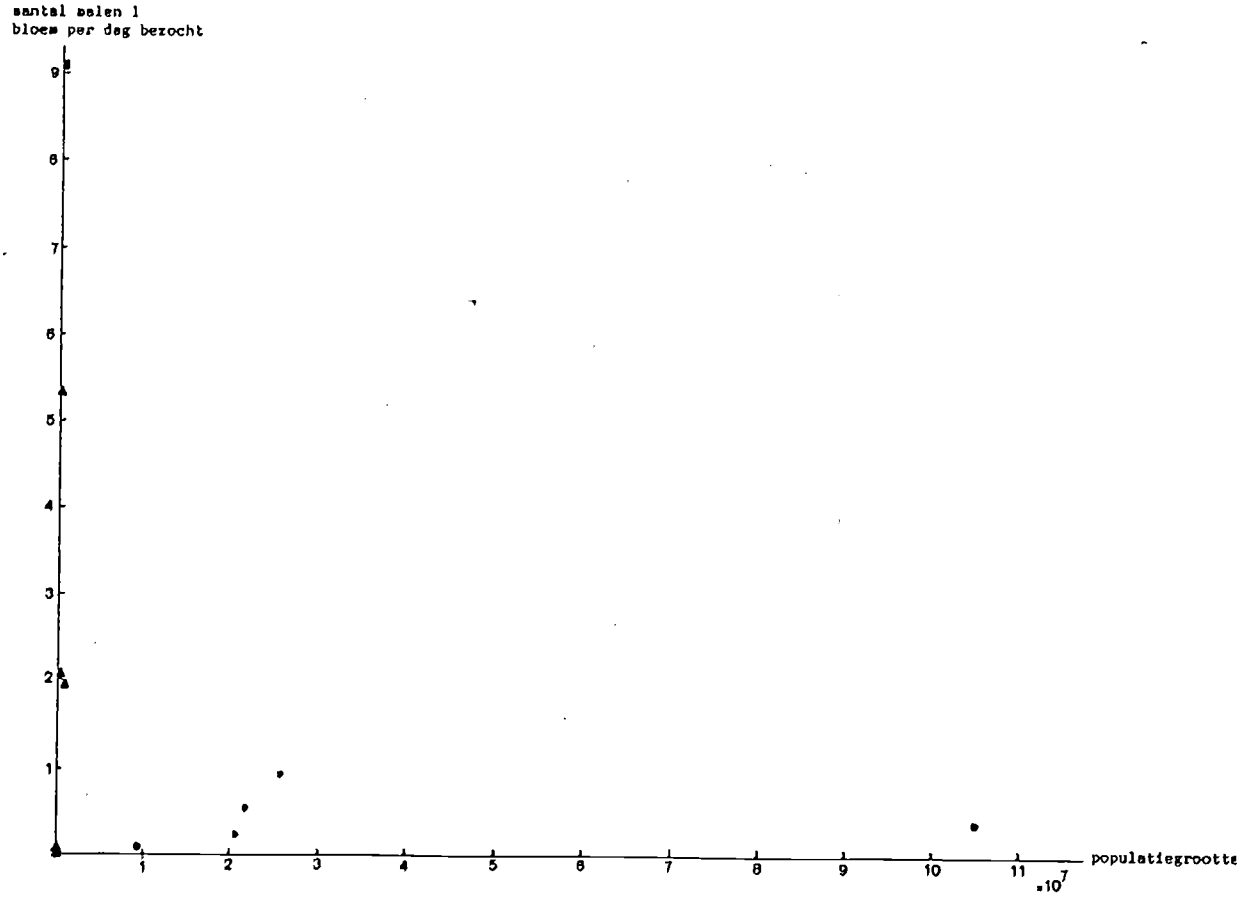
inbraak in de loop van de dag is er nauwelijks een trend te zien (zie figuur 112).
Alle populaties worden voornamelijk bezocht door B.terrestris. Andere bezoekers zijn B.pascuorum, B.pratorum, Apis mellifera en Syrphidae (zie figuur 113 t/m 116). Als we het illegale bezoek niet meerekenen blijft B. terrestris de belangrijkste bezoeker (zie figuur 117). Van alle bezoekers breekt B.pratorum en daarna B.terrestris het meest in (B.pratorum 56,4 % en B.terrestris 17,3 % van al hun bezoeken).
B.terrestris foerageert ongeveer in de helft van de gevallen op nectar. B.terrestris is een primaire inbreker, m.a.w. deze soort maakt perforaties in de kelk en kroon om de nectar te bereiken. Bij het pollen verzamelen komt het stuifmeel op de buik terecht. B.pratorum foerageert net als B.terrestris op nectar en pollen. B.pratorum breekt ook in, maar is een secundaire inbreker. B. pascuorum bezoekt de bloemen normaal d.w.z. deze soort breekt niet in en zal dus bij het foerageren op nectar ook kunnen bestuiven.
Er zijn positieve correlaties tussen het aantal malen dat een bloem bezocht wordt per dag of het aantal malen dat een bloem legaal bezocht wordt of het percentage inbraak ten opzichte van de dichtheid van de bloeiende bloemen in de populatie bij Smalbroek. Er zijn negatieve correlaties tussen het aantal dat een bloem al dan niet legaal bezocht wordt per dag of het percentage inbraak en de dichtheid in de populatie bij Rolde en tevens wanneer alle populaties samen bekeken worden (zie figuur 118).
Er zijn zowel negatieve correlaties tussen het aantal malen dat een bloem al dan niet legaal wordt bezocht per dag en de populatiegrootte van de afzonderlijke populaties als wanneer alle populaties samen worden bekeken. Tussen het percentage inbraak en de populatiegrootte is een negatieve correlatie in de populatie bij Rolde en een positieve correlatie in zowel de populatie bij Smalbroek als wanneer alle populaties samen worden bekeken (zie figuur 119). Alle correlaties zijn echter niet significant behalve de positieve correlatie tussen het percentage inbraak en de populatiegrootte in de populatie Smalbroek.

3.7.4. Pollen op de stigma's.

De hoeveelheid pollen op de stigma's is laag maar op de stigma's van de oudere bloeistadia in de populatie Smalbroek zowel bij een hoge dichtheid en een lage dichtheid van de bloemen als in de populatie bij Rolde als in de populatie bij de Fledders hoger als op de stigma's van de jonge bloeistadia. De grootste hoeveelheden per plaats zijn in de populatie Smalbroek bij de laagste dichtheid 0,7 korrels/stigma (sd:1,3) en bij de hoogste dichtheid van bloeiende bloemen 6,0 korrels/stigma (sd:4,8)(beide n=10), in de populatie bij Rolde is dit 7,6 korrels/stigma (sd:6,4 ,n=10) en in de populatie bij de Fledders is dit 8,7 (sd:8,2 ,n=6). De hoeveelheid niet-Rhinanthus pollen (vreemd pollen, soort onbekend) is zeer laag in alle populaties en op alle stadia behalve op stigma's van planten die dichtbij lupine stonden in de populatie bij Rolde.
De hoeveelheid pollen op en naast de stigma's in de preparaten vertoont eenzelfde beeld (zie figuur 120). Het aantal pollenkorrels is echter hoger: maximum in populatie Smalbroek 9,0 korrels/stigma (sd:9,8 ,n=10), in de populatie bij Rolde 12,7 korrels/stigma (sd:17,8 ,n=10) en bij de populatie bij de Fledders 10,7 korrels /stigma (sd:9,4 ,n=6).



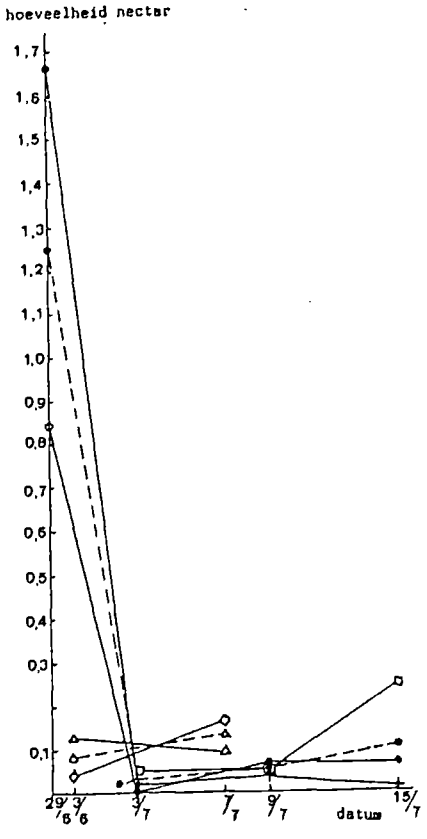
figuur 118



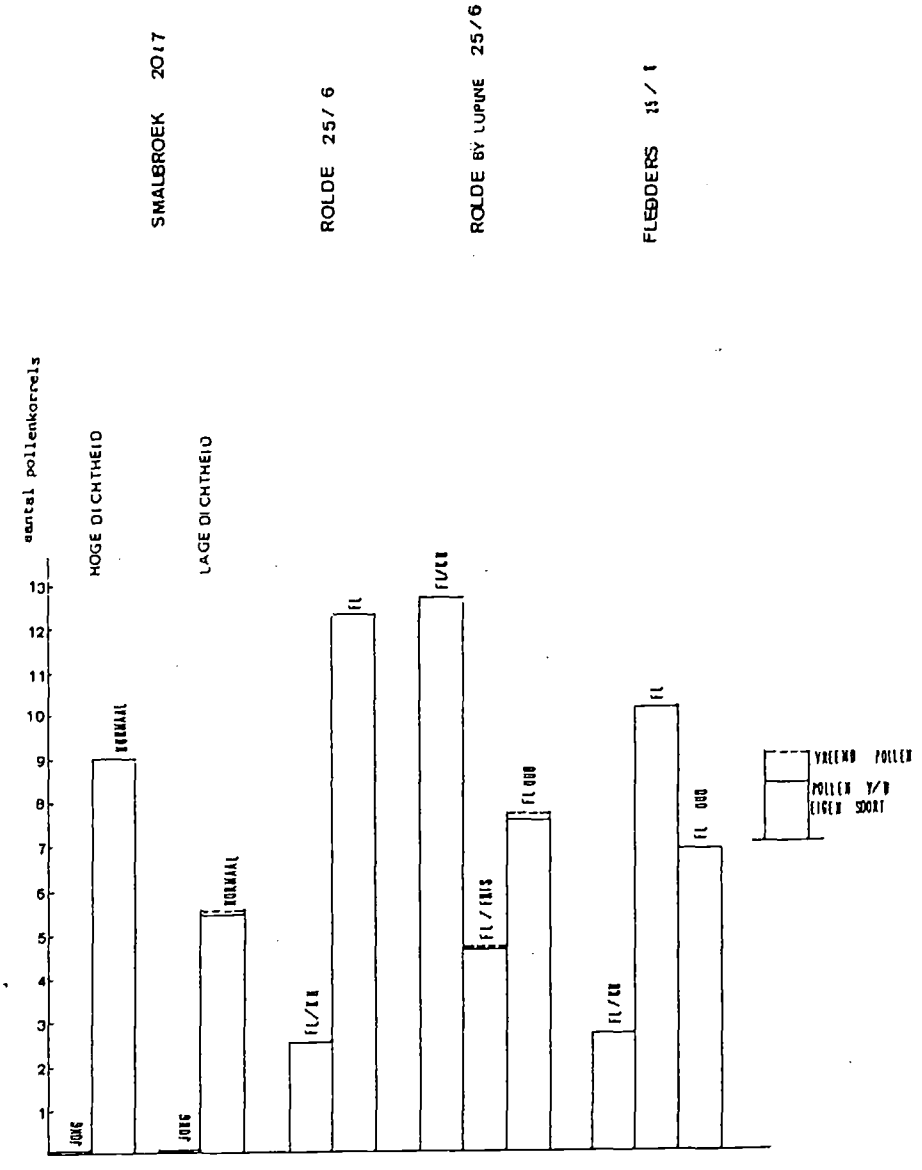
figuur 119

Fig.118 Het aantal malen dat een bloem van R.angustifolius per dag is bezocht ten opzichte van de dichtheid van de bloemen. Legenda zie fig.108.

Fig.119 Het aantal malen dat een bloem van R.angustifolius per dag is bezocht ten opzichte van de populatiegrootte. • =populatie Smalbroek, ▲=populatie Rolde, ▮=populatie Mosbeek.



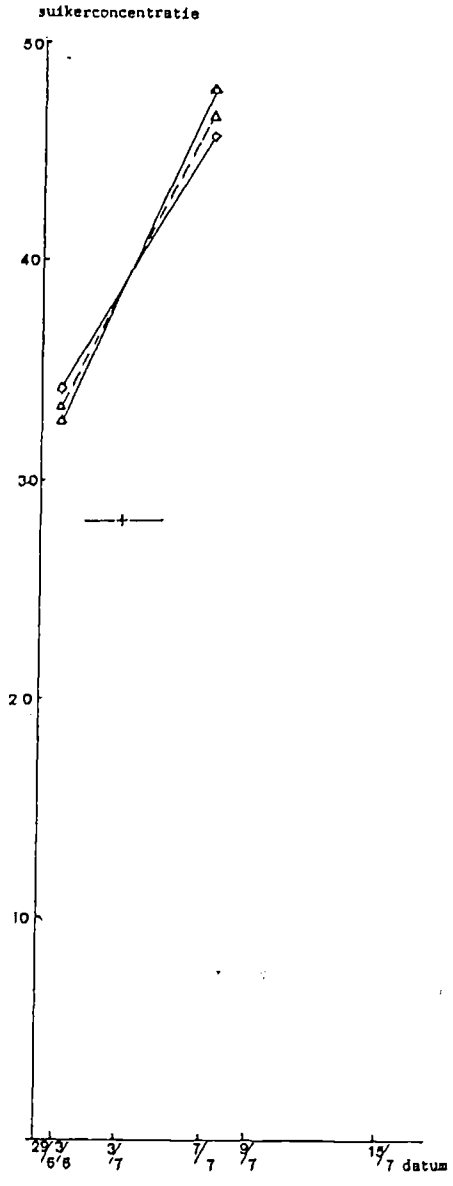
figuur 121



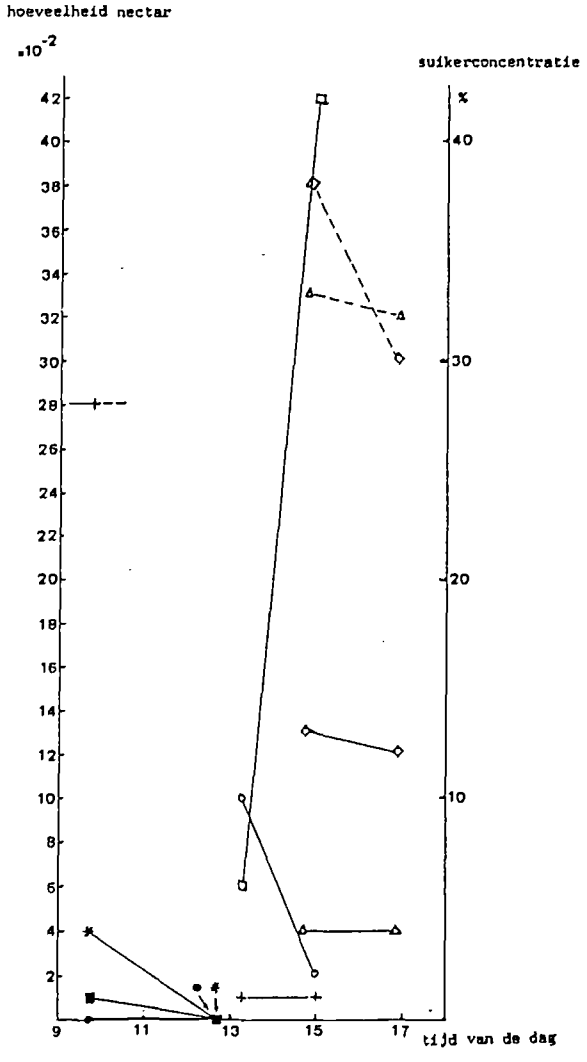
figuur 120

Fig.120 De hoeveelheid pollen op en naast de stigma's in de preparaten (de bloemen van R.angustifolius) in 3 populaties van R.angustifolius. jong=jonge bloem, normaal=middelmatig oude bloem, fl/kn=bloem net open, fl en fl/fris= middelmatig oude bloem, fl oud= oude bloem. De hoeveelheid op de jongste stadia in de verschillende populaties zijn significant verschillend; verder zijn significant verschillend: de jonge en de normale stadia bij de hoge dichtheden in de populatie bij Smalbroek 20/7, fl/kn en fl Rolde 25/6, de hoeveelheden vreemd pollen in de verschillende populaties.

Fig.121 De hoeveelheid nectar in de bloemen van R.angustifolius op de verschillende data. Legenda zie fig.108. De verschillen tussen de data zijn significant in plot 1,2 en 5 in de populatie bij Smalbroek en plot 1 in de populatie bij Rolde.



figuur 122



figuur 123

Fig.122 De suikerconcentraties in de bloemen van R.angustifolius op de verschillende data. Legenda zie fig.108. De waarden voor plot 1 Rolde zijn op de 2 data significant verschillend.
Fig.123 De hoeveeelheid nectar en de suikerconcentraties van de nectar in de bloemen van R.angustifolius op verschillende tijden van de dag. ____=hoeveelheid nectar, --=suikerconcentratie, ◊ = Rolde plot 1 30/6, Δ=Rolde plot 2 30/6, Smalbroekpopulatie: •=plot 1 3/7, *=plot 3 3/7, ▪=plot 5 3/7, o=plot 2 15/7, +=plot 3 15/7, □=plot 5 15/7. Significant verschillend zijn de hoeveelheden op 3/7 Smalbroek plot 3, 15/7 Smalbroek plot 5, 30/6 Rolde plot 1. De concentraties zijn significant verschillend op 30/6 16.50 Rolde plot 1 en 2, 3/7 9.48 de 3 plots in Smalbroek-populatie, 15/7 15.00 de 3 plots in de Smalbroek-populatie.

3.7.5 Nectar in de bloemen.
De hoeveelheid nectar is in de populatie Smalbroek in het begin van het bloeiseizoen het hoogst (1,66 µl, sd:1,66 ,n=18), neemt daarna sterk af en neemt aan het eind van het bloeiseizoen weer iets toe (tot 0,42 µl, sd:0,38 ,n=10). Er is maar 1 suikerconcentratie-meting van de nectar in de bloemen in deze populatie nl. 28 % (mengsel van 10 bloemen) (zie ook figuur 121 en 122). In de populatie bij Rolde blijft de hoeveelheid nectar ongeveer gelijk (0,09 µl, sd:0,14 ,n=40) maar de suikerconcentratie van de nectar neemt significant toe in de loop van het bloeiseizoen. Wat betreft de hoeveelheid nectar in de loop van de dag is er nauwelijks een trend aan te wijzen; de suikerconcentratie neemt significant af in de loop van de dag (zie ook figuur 123).

3.7.6 Vruchtzetting en zaadzetting.
De zaaddozen werden 2 weken na bestuiving verzameld.De vruchtzetting na insectenbestuiving is in de populatie bij Rolde in het begin van het bloeiseizoen zeer hoog (100 %) en neemt in de loop van het bloeiseizoen af tot 0 % (op 5/8 is de vruchtzetting weer iets hoger). Zie ook figuur 124. De vruchtzetting na insectenbestuiving in de populatie Smalbroek varieert nogal in de verschillende plots en op de verschillende data (van 0 tot 100 %) maar heeft de neiging iets af te nemen in de loop van het bloeiseizoen. De gemiddelde vruchtzetting in deze populatie is 68,3 % (n=6). De vruchtzetting in de Mosbeek-populatie is vrij hoog: 84,0 % (n=25).
De vruchtzetting na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving neemt zowel in de populatie bij Rolde als Smalbroek af (respectievelijk van 100 naar 0 % en van 86,1 naar 37,5 %). De vruchtzetting in de populatie Mosbeek na dit type bestuiving is 100 % (zie figuur 125).
In Smalbroek neemt de vruchtzetting na insectenbestuiving in plot 1 en 2 niet of nauwelijks toe bij kunstmatige bestuiving (zie figuur 129); in plot 3, 4 en 5 neemt de vruchtzetting wel iets toe (zie figuur 128). In de populatie bij Rolde neemt de vruchtzetting na insectenbestuiving alleen in het tweede deel van het bloeiseizoen toe bij kunstmatige bestuiving en in de Mosbeek-populatie neemt de vruchtzetting toe tot 100 % (zie figuur 127).
Bekijken we de gemiddelde getallen van de populaties dan zien we dat in het eerste deel van het bloeiseizoen van de populatie bij Smalbroek de vruchtzetting na kunstmatige + insectenbestuiving t.o.v. insectenbeztuiving toeneemt. Verder zien we dat de populatie bij Rolde de hoogste vruchtzetting heeft (zie figuur 126; gem. 70,7 % (n=6)).
Alle genoemde trends en verschillen met betrekking tot de vruchtzetting zijn echter niet significant.
Het maximaal getelde aantal ovula was 18, het gemiddelde was 10,35 (sd: 2,3 ,n=17 waarnemingsdata van verschillende populaties). Zowel de data en de plots waren wat betreft het gemiddelde aantal ovula verschillend; er viel echter geen trend aan te wijzen. Het maximale aantal ovula nam af in de loop van het bloeiseizoen (zie figuur 140).
De zaadzetting na insectenbestuiving neemt af in de loop van het bloeiseizoen (van 60,0 % (sd:3,4 ,n=22) naar 0 % (n=3)) in de populatie bij Rolde. In de populatie bij Smalbroek is de zaadzetting lager dan in Rolde en is het hoogst in het midden van het bloeiseizoen (57,0 %). De Mosbeek-populatie heeft een hogere zaadzetting (66,44 % ,sd=33,1 ,n=25). Zie ook figuur 130. De zaadzetting na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving

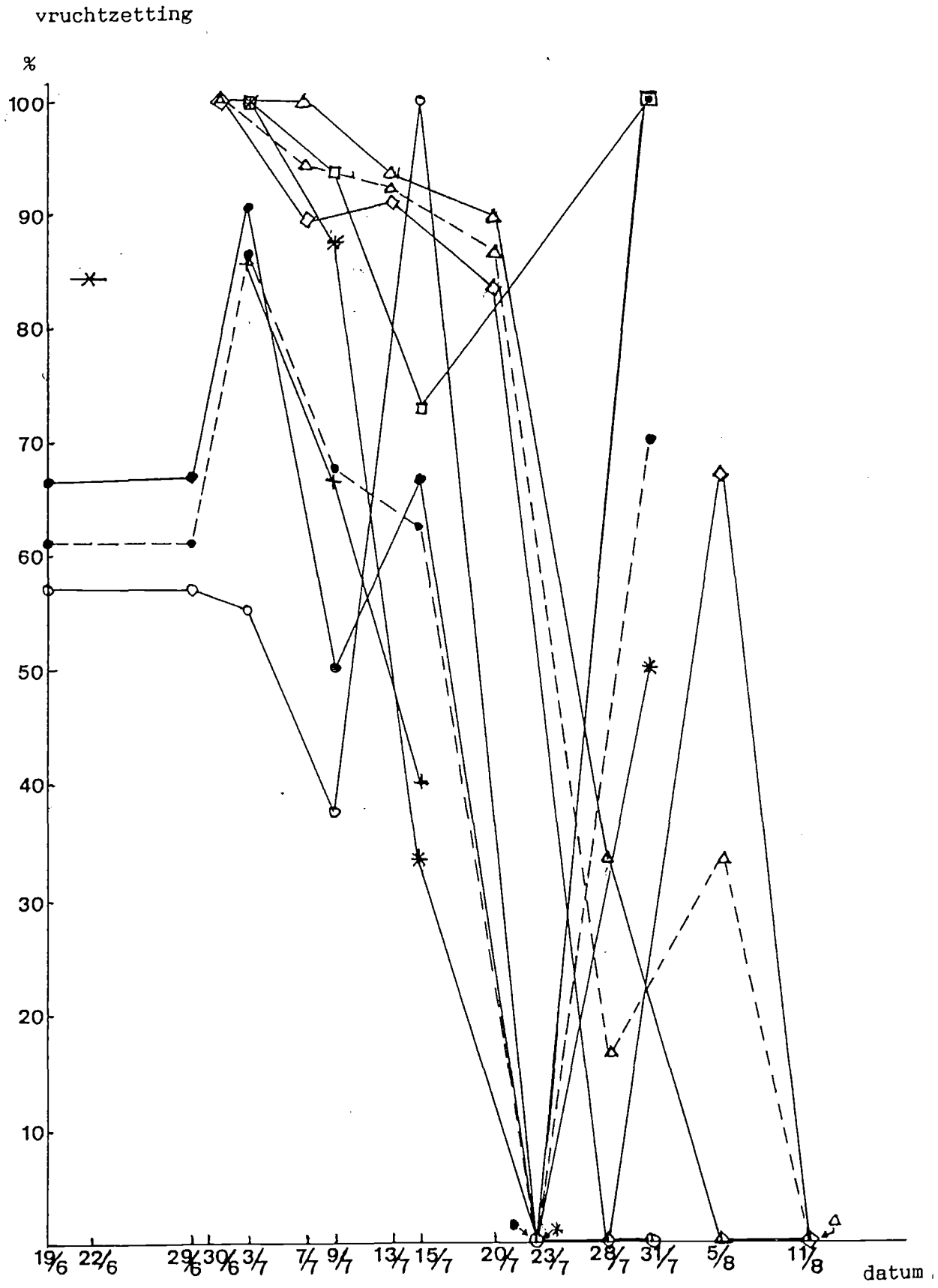


Fig.124 De vruchtzetting in de bloemen van R.angustifolius na insectenbestuiving. Legenda zie fig.108. De percentages van de data in de populaties Smalbroek en Rolde zijn onderling significant verschillend.

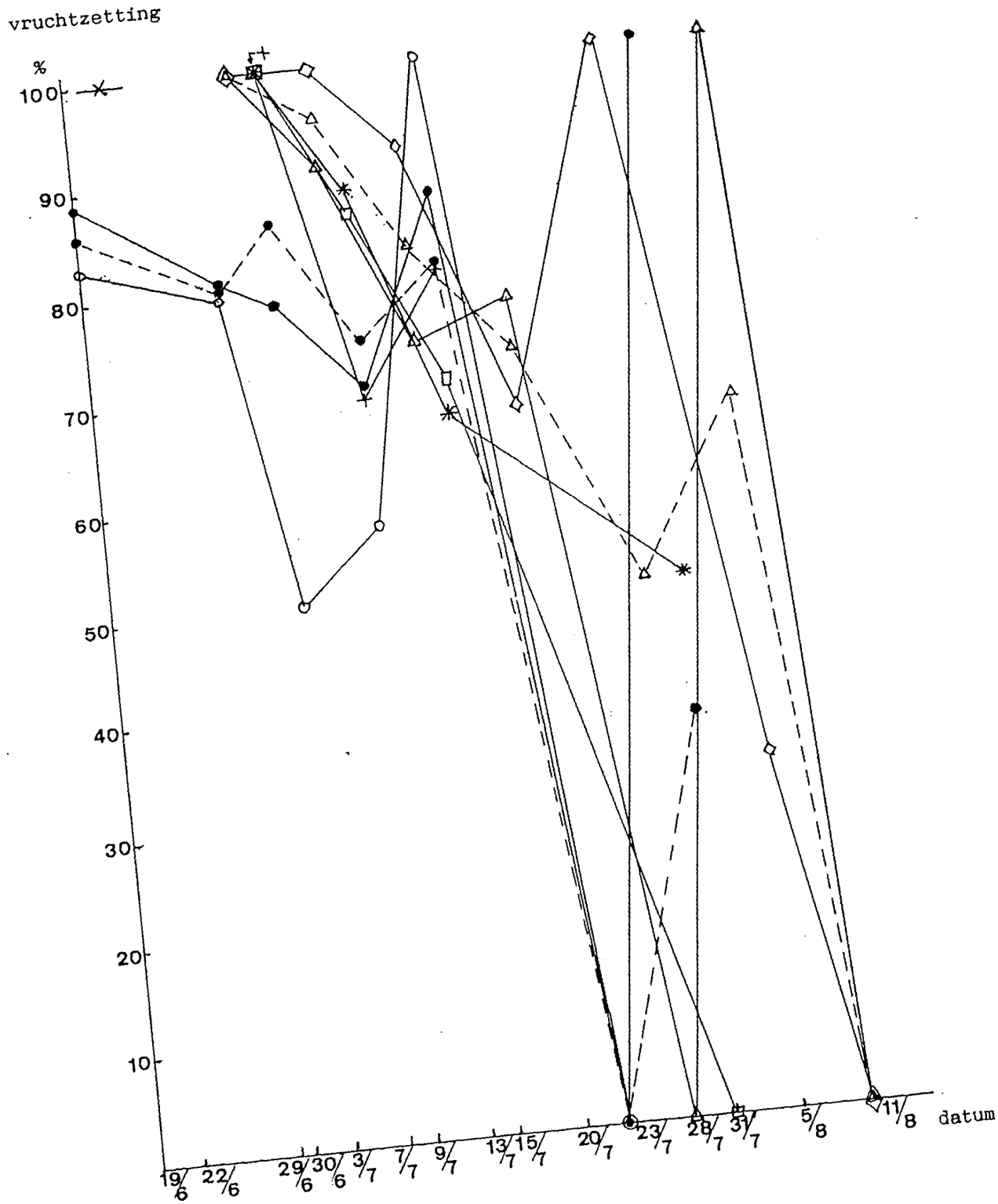
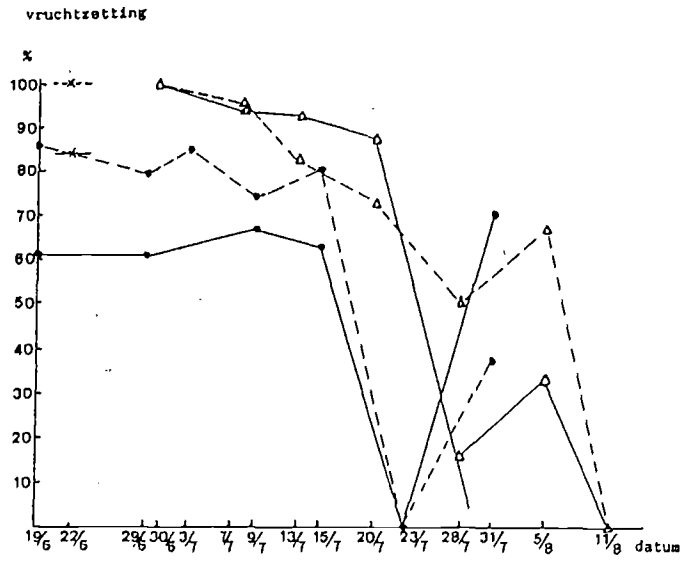
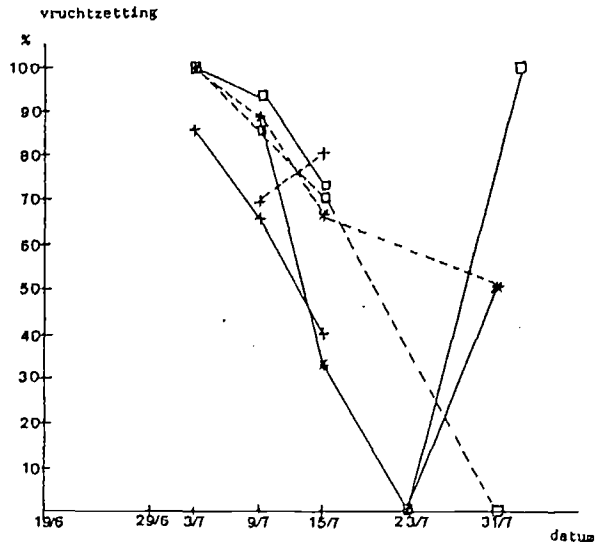


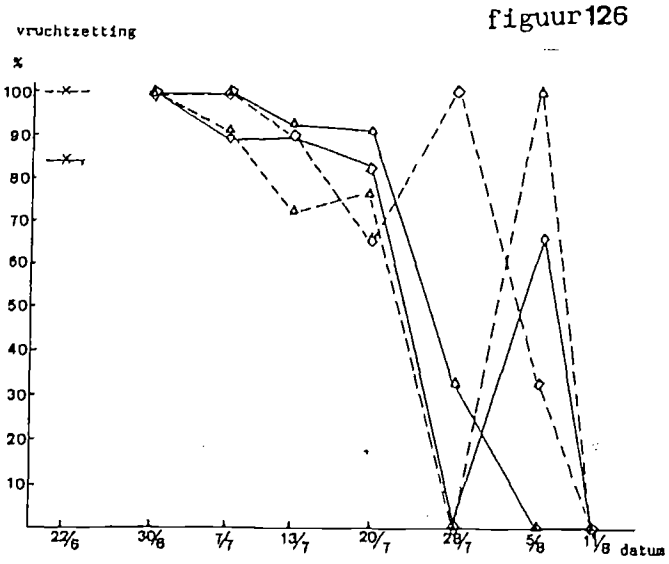
Fig.125 De vruchtzetting na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving in de bloemen van R.angustifolius. Alle percentages zijn niet significant verschillend.



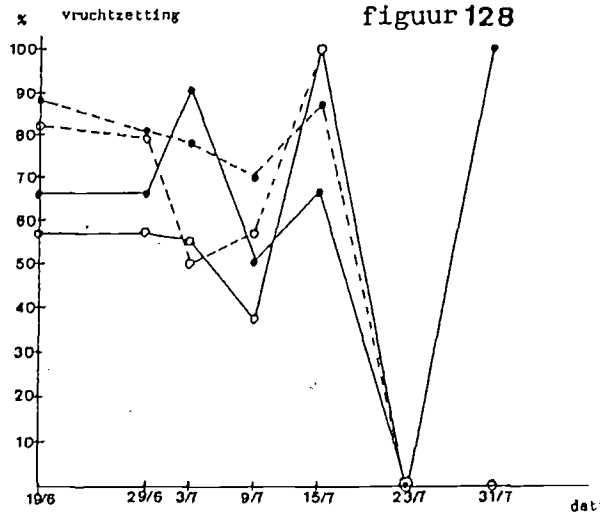
figuur 126



figuur 128



figuur 127



figuur 129

Fig.126 De gemiddelde vruchtzetting in de populaties in de bloemen van R.angustifolius. ____=na insectenbestuiving, ---=na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving; ● = populatie Smalbroek, Δ =populatie Rolde, x=populatie Mosbeek. De waarden van data in de populatie bij Rolde en Smalbroek zijn onderling significant verschillend.

Fig.127 De vruchtzetting in de bloemen van R.angustifolius in de populatie bij Rolde en de Mosbeek. ◊=plot 1 Rolde, Δ=plot 2 Rolde, x=populatie Mosbeek, ____=na insectenbestuiving, ---= na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving. Alle waarden zijn niet significant verschillend.

Fig.128 De vruchtzetting in de bloemen van R.angustifolius in de populatie bij Smalbroek, plot 3,4 en 5. +=plot 3, *=plot 4, □=plot 5, ____=na insectenbestuiving, ---=na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving. Alle verschillen zijn niet significant.

Fig.129 De vruchtzetting in de bloemen van R.angustifolius in de populatie bij Smalbroek, plot 1 en 2. ●=plot 1, o=plot 2, ____=na insectenbestuiving, ---= na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving. Alle verschillen zijn niet significant.

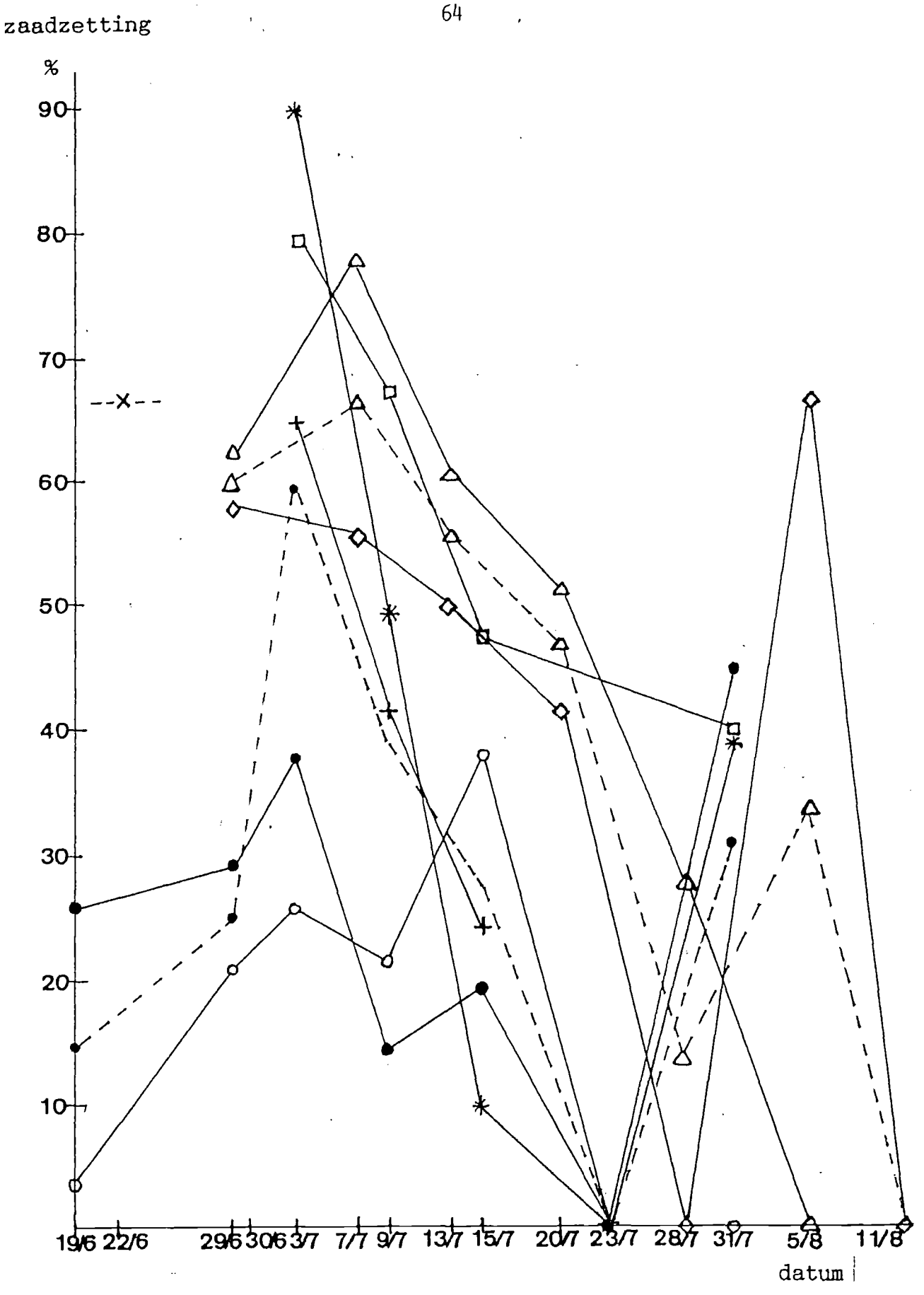


Fig.130 De zaadzetting in de bloemen van R.angustifolius op de verschillende data. Legenda zie fig.108. Significant verschillend zijn de gemiddelde waarden van de populaties, de data van plot 4 in de Smalbroek-populatie en de gemiddelden van de Smalbroek populatie op 3/7 en 9/7.

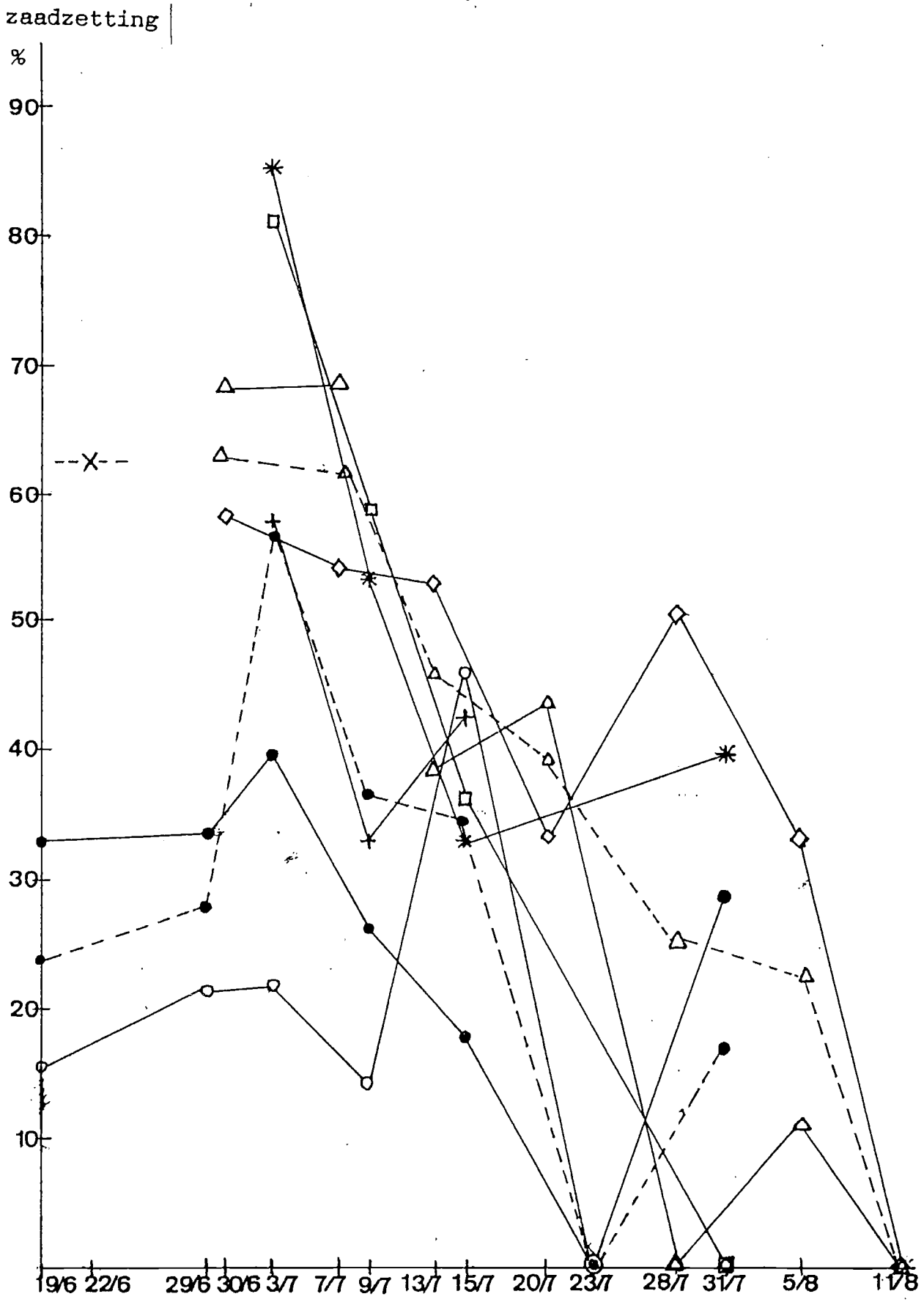


Fig.131 De zaadzetting in de bloemen van R.angustifolius na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving op de verschillende data. Signficantie als bij fig.130.

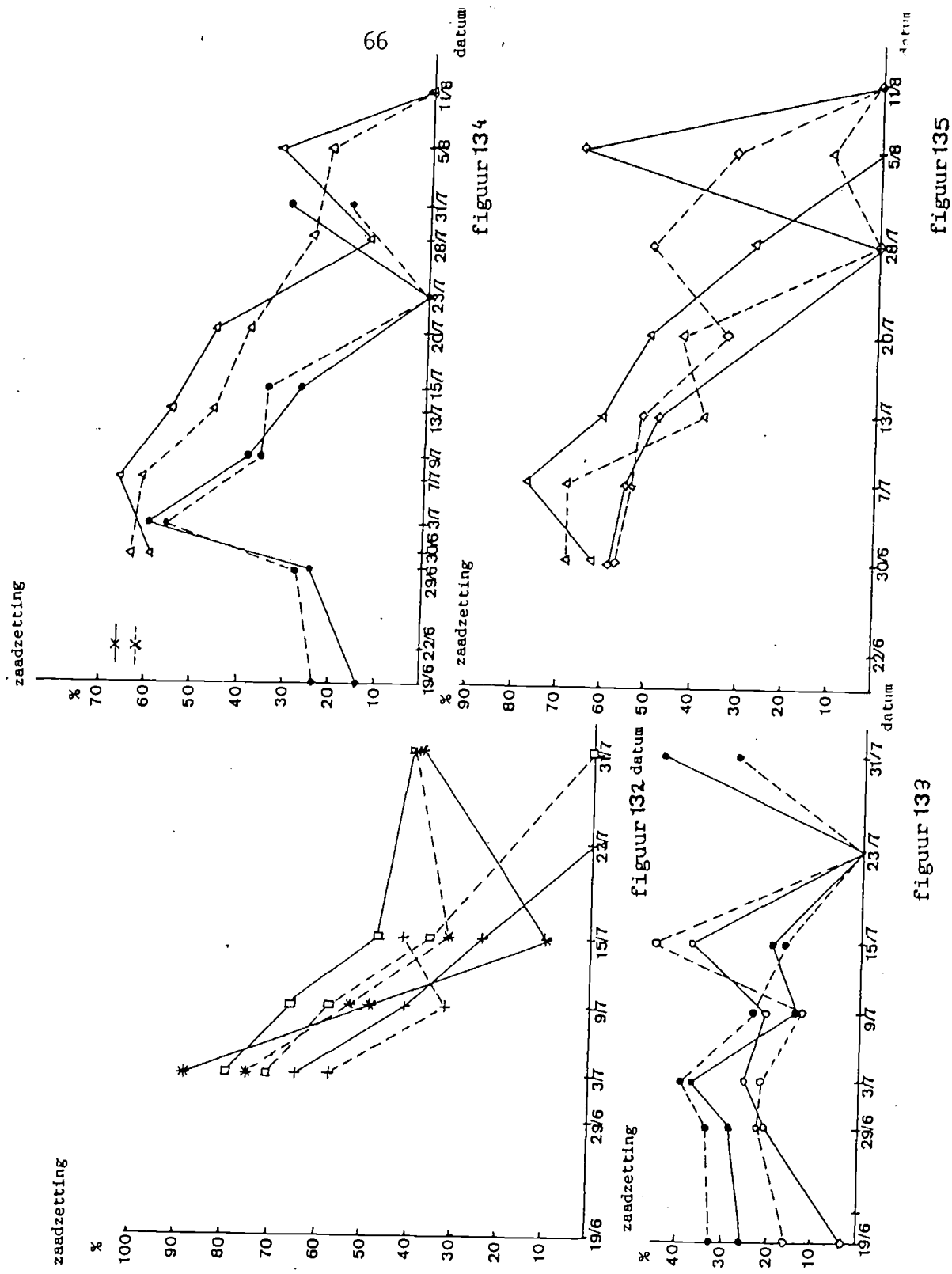
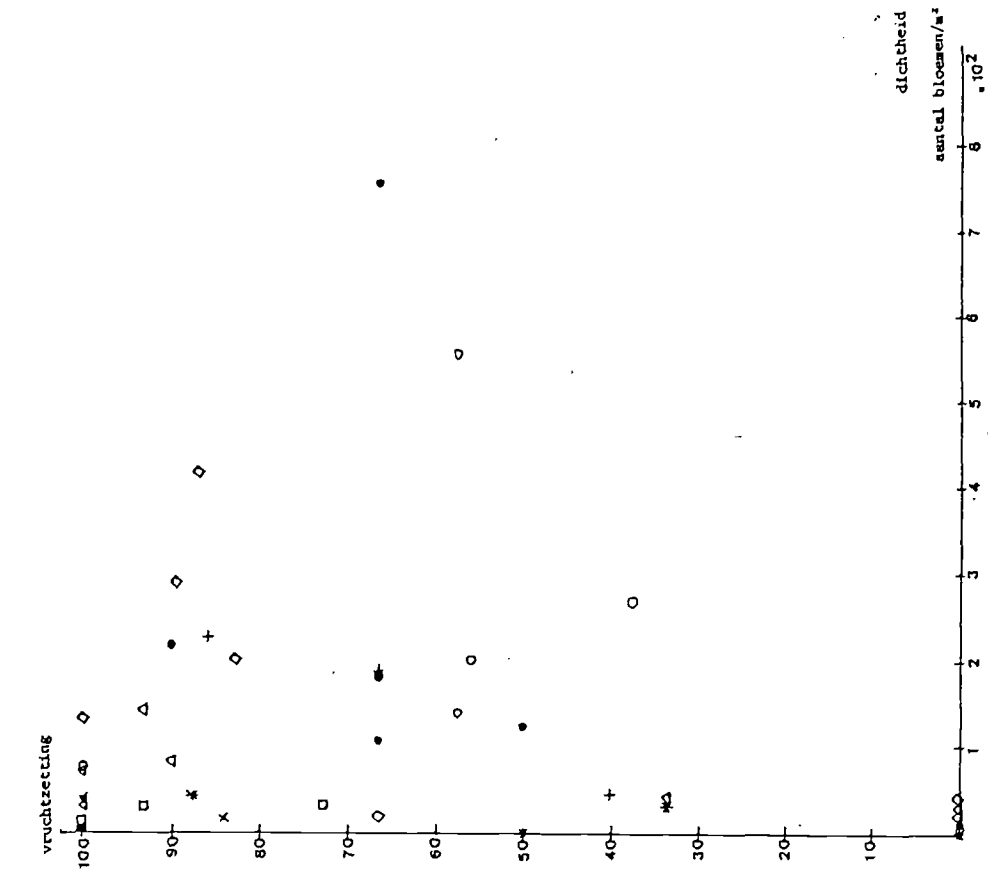


Fig.132 De zaadzetting in de bloemen van R.angustifolius in de populatie Smalbroek, plot 3,4 en 5. Legenda zie fig.128. Significant verschillend zijn de 2 typen bestuiving op 19/6 in plot 4.

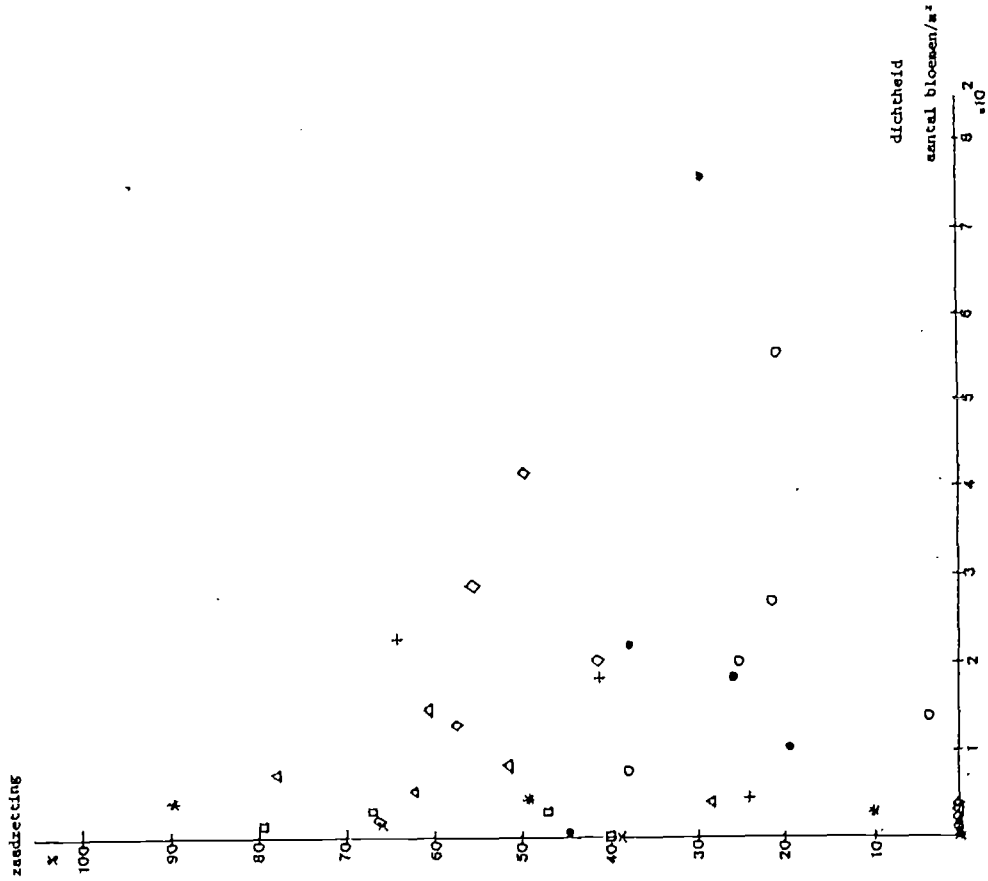
Fig.133 De zaadzetting in de bloemen van R.angustifolius in de populatie Smalbroek, plot 1 en 2. Legenda zie fig.129. De 2 typen bestuiving zijn nooit significant verschillend.

Fig.134 De gemiddelde zaadzetting in de populaties van R.angustifolius. Legenda zie fig.126.

Fig.135 De zaadzetting in de bloemen van R.angustifolius in de populatie bij Rolde. Legenda zie fig.127. Alle verschillen zijn niet significant.

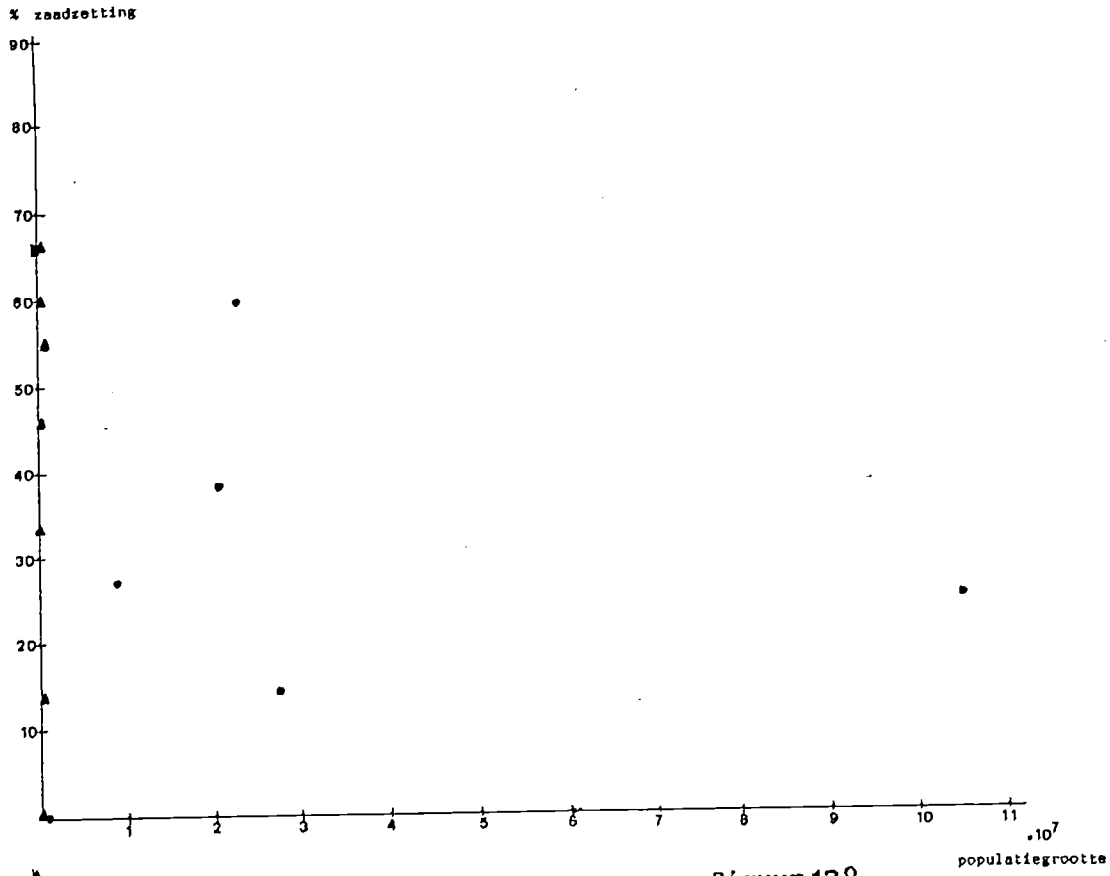


figuur 137

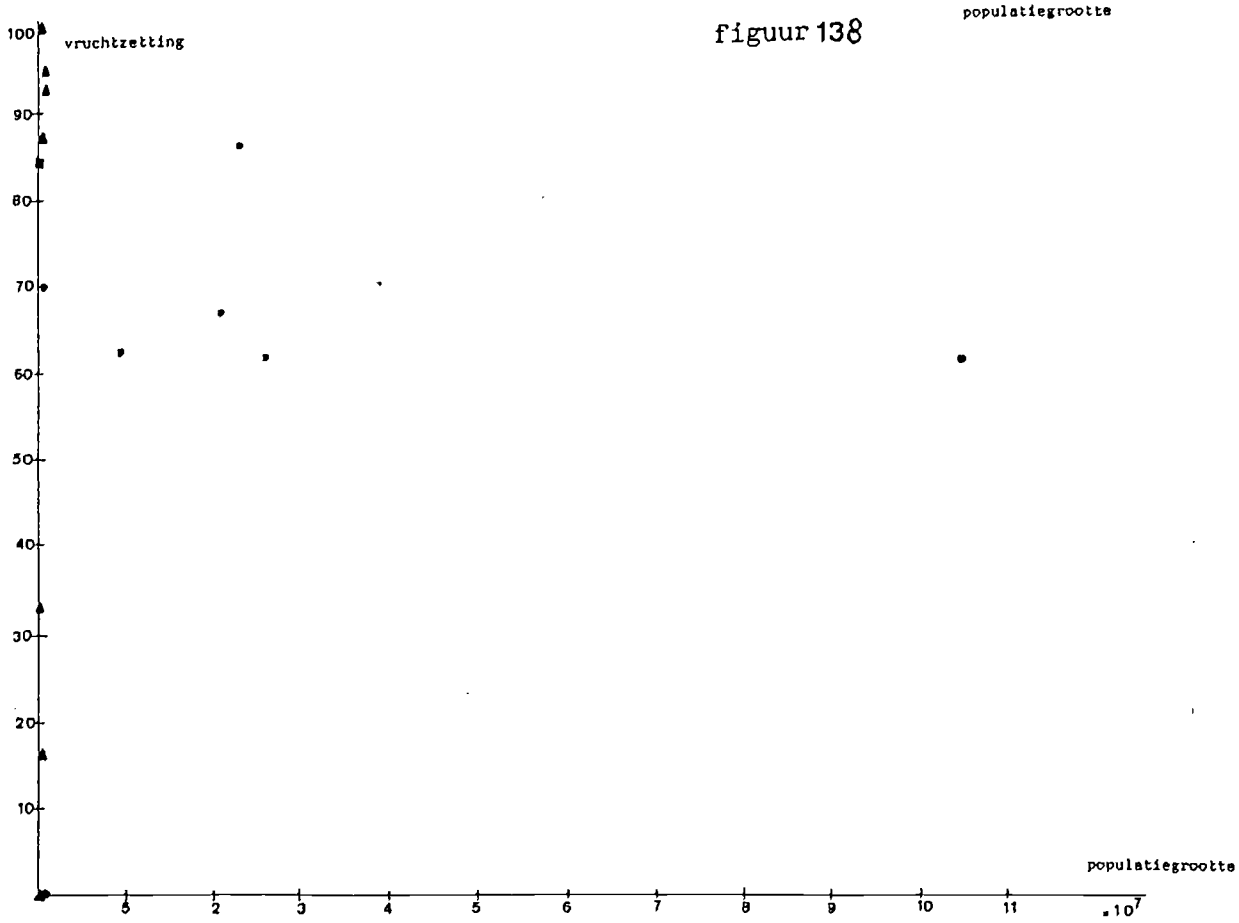


figuur 136

Fig.136 De zaadzetting in de bloemen van R.angustifolius ten opzichte van de dichtheid van de bloemen. Legenda zie fig.108.
Fig.137 De vruchtzetting in de bloemen van R.angustifolius ten opzichte van de dichtheid van de bloemen. Legenda zie fig.108.



figuur 138



figuur 139

Fig.138 De zaadzetting in de bloemen van R.angustifolius ten opzichte van de populatiegrootte. Legenda zie fig.119.
Fig.139 De vruchtzetting in de bloemen van R.angustifolius ten opzichte van de populatiegrootte. Legenda zie fig.119.

vertoont ongeveer eenzelfde beeld als de zaadzetting na insectenbestuiving (zie figuur 131). Voor beide typen bestuiving geldt dat de populaties onderling en wat betreft plot 4 in Smalbroek de data onderling significant verschillend zijn. De zaadzetting na insectenbestuiving neemt alleen significant toe na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving op 19/6 in plot 2 in Smalbroek, in de rest van de plots is de zaadzetting niet significant verschillend (zie figuur 132 t/m 135).
Er is een negatieve correlatie tussen de zaadzetting en de dichtheid van bloeiende bloemen in Smalbroek-populatie en er zijn positieve correlaties tussen de vruchtzetting of de zaadzetting en de dichtheid van de bloeiende bloemen in de populatie bij Rolde en de populaties samen en er is een positieve correlatie tussen de vruchtzetting en de dichtheid in de populatie Smalbroek (zie figuren 136 en 137).
Er zijn positieve correlaties tussen de zaadzetting of de vruchtzetting en de populatiegrootte in de populatie bij Rolde en in Smalbroek en de populaties samen (zie figuur 138 en 139).
Alleen de correlatie tussen de zaadzetting en de populatiegrootte in de Smalbroek-populatie is significant ($y = 140654 + 162 x$).
Er is een positieve correlatie tussen het insectenbezoek aan de bloemen en de zaadzetting in de populatie bij Rolde. Er zijn geen correlaties tussen bezoek en zaadzetting in de populatie bij Smalbroek, ook niet als we de correlatie bekijken in een bepaald deel van het bloeiseizoen of per plot. Als we deze splitsingen maken in de populatie in Rolde of we bekijken alleen het legale bezoek, dan is er ook geen correlatie meer.
Het percentage zaaddozen dat aangetast was door insectenvraat was in het eerste deel van het bloeiseizoen hoger dan in het tweede deel van het bloeiseizoen (zie figuur 141). Wat dit betreft was er geen verschil tussen de verschillende populaties.

3.7.7 Verschillende typen bestuiving.

Wat betreft zelfbestuiving (autodepositie) en kruisbestuiving zijn de proefgroottes te klein om iets over de vrucht- en de zaadzetting te zeggen. Kunstmatige zelfbestuiving levert een zeer hoge vruchtzetting op (75,0 %, n=8). Bestuiving met vreemd pollen (akkerdistel) + kruisbestuiving levert 87,5 % vruchtzetting op (n=8). Insecten-bestuiving (vergelijkbare datum) leverde 86,4 % (n=45) vruchtzetting op. Het effect van meerdere malen bestuiven is niet onderzocht. Zie figuur 142.
De zaadzetting na kunstmatige bestuiving is 38,0 % (sd:27,8 ,n=8) en na kruisbestuiving + bestuiving met vreemd pollen 33,7 % (sd:29,8 ,n=8). Insectenbestuiving leverde het hoogste percentage zaadzetting op 59,4 % (sd:27,3 ,n=45). Zie ook figuur 143.

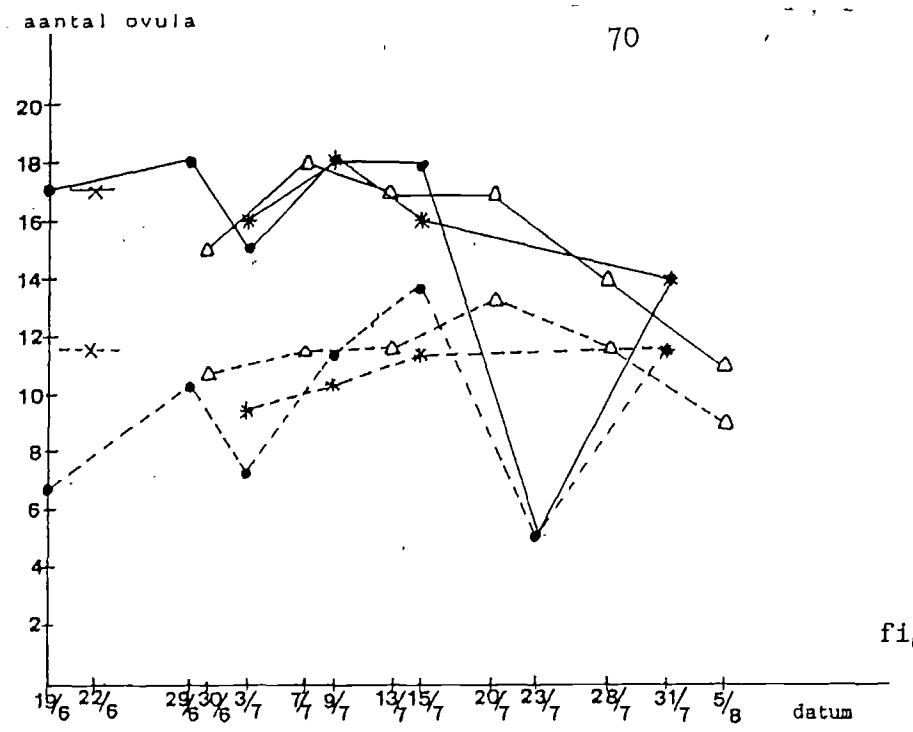
3.8 Rhinanthus minor.

3.8.1 Morfologie.

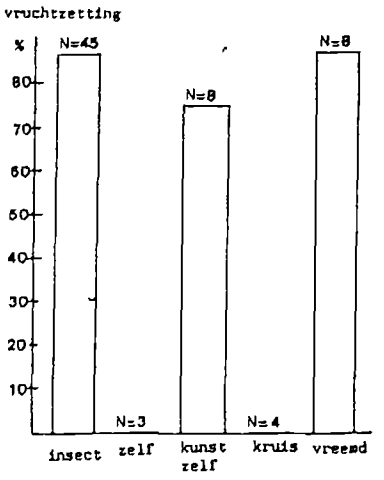
De morfologie van de plant en de bloemen van R. minor komt vrijwel geheel overeen met die van R.angustifolius, er komen zelfs vaak hybriden voor. De voornaamste verschillen tussen de bloemen zijn de stamper die bij R. minor niet en bij R. angustifolius wel uit de bloem steekt, de tandkleur en lengte die bij R. minor wit en zeer kort is en bij R. angustifolius paars en vrij lang is. Verder zijn de bloemen van R. minor iets kleiner (Drost et al., 1982).

3.8.2 Dichtheid en populatie-oppervlakte.

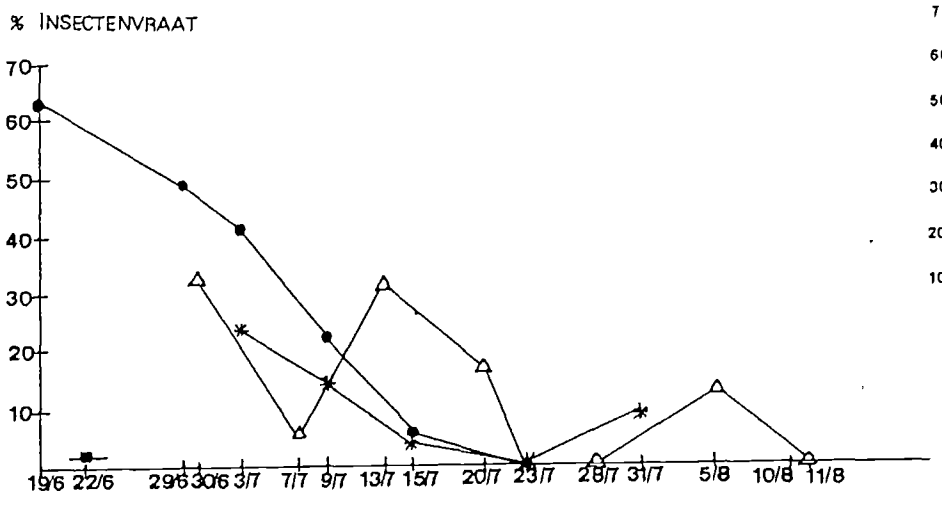
De dichtheid is het hoogst in de populatie Fledders (23/6) in



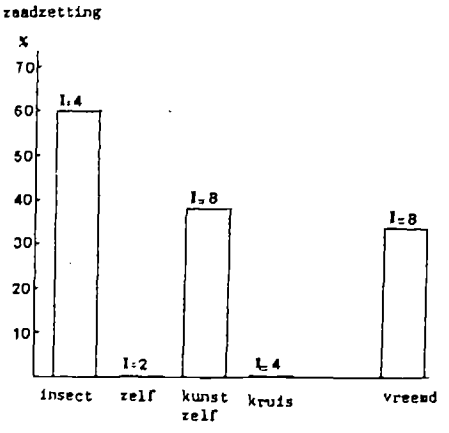
figuur 140



figuur 142



figuur 141



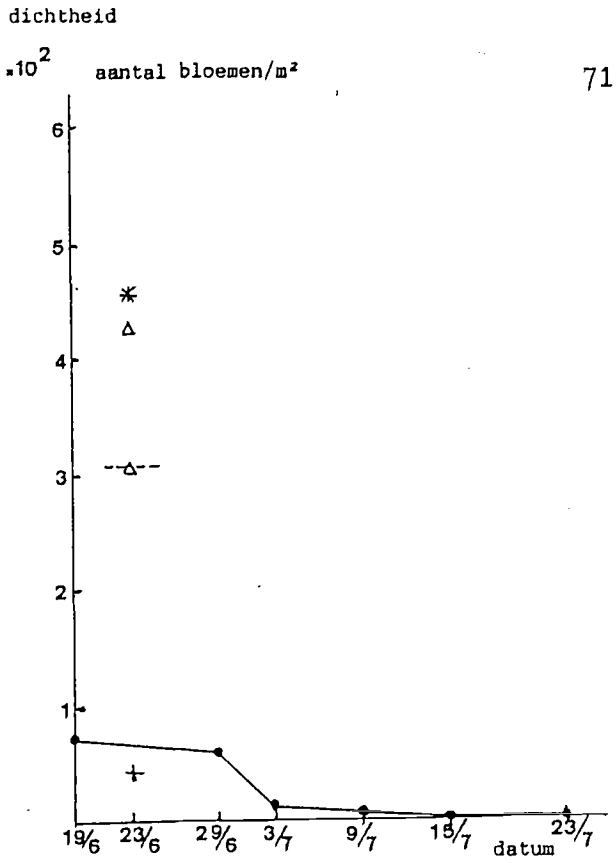
figuur 143

Fig.140 Het aantal ovula in de bloemen van R.angustifolius op de verschillende data. ---= gemiddelde aantal, ___= maximale aantal, •=populatie Smalbroek plot 1 en 2, *=populatie Smalbroek plot 3,4 en 5, Δ =populatie Roldè, x=populatie Mosbeek. De waarden van de populaties, de plots en de data significant verschillend.

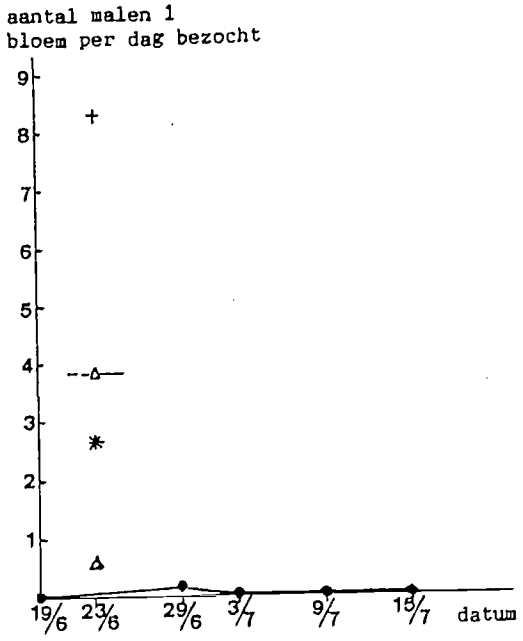
Fig.141 Het percentage zaaddozen dat werd aangetast door vraat van insecten (R.angustifolius). Legenda zie fig.140. Het eerste deel van het bloeiseizoen heeft significant hogere waarden als het tweede deel van het bloeiseizoen (vanaf 20/7).

Fig.142 De vruchtzetting in de bloemen van R.angustifolius na verschillende typen bestuiving. Legenda zie fig.14; vreemd pollen=akkerdistel.

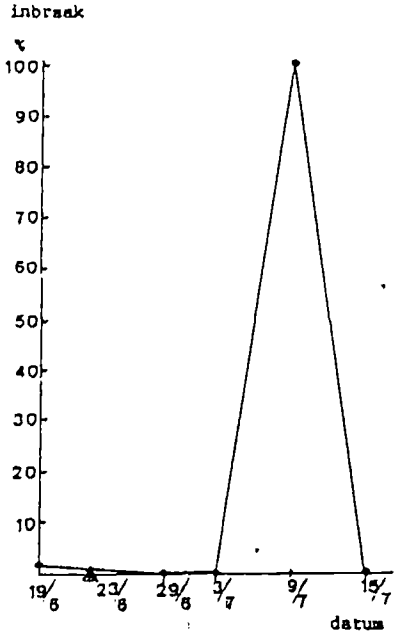
Fig.143 De zaadzetting in de bloemen van R.angustifolius na verschillende typen bestuiving. Legenda zie fig.142. Significant verschillend zijn: insect-zelf, insect-kruis, zelf-kunst zelf, kunst zelf-kruis, kruis-vreemd.



figuur 144



figuur 145



figuur 146

figuur 147

Fig.144 De dichtheid van de bloemen van R.minor in de verschillende populaties op de verschillende data. —●— =populatie Smalbroek; populatie Fledders: +=plot 1, *=plot 2, Δ=plot 3, --Δ-- =gemiddelde. De dichtheid in de populatie bij Smalbroek is significant verschillend van die bij de Fledders.

Fig.145 Het aantal malen dat een bloem van R.minor per dag werd bezocht op de verschillende data. Legenda zie fig.144. Alle verschillen zijn niet significant.

Fig.146 Het percentage bloemen met perforaties (R.minor). Legenda zie fig.144. Alle verschillen zijn niet significant.

Fig.147 Het aantal malen dat een bloem van R.minor werd bezocht per dag ten opzichte van de dichtheid van de bloeiende bloemen. Legenda zie fig.144.

plot 2 (456,3 bloemen/m²). Na 23/6 werd deze populatie gemaaid. Voorafgaand aan 23/6 bloeide deze populatie al ongeveer 10 dagen. De dichtheid in de populatie Smalbroek is veel lager (hoogste waarde 71 bloemen/m²) en neemt af in de loop van het bloeiseizoen (zie figuur 144). Deze populatie bloeide waarschijnlijk ook al ongeveer 10 dagen. De populaties van R. minor en R angustifolius in Smalbroek begonnen ongeveer tegelijk te bloeien, R. minor was echter veel eerder uitgebloeid. De totale bloeitijd is dan ± 1½ maand (begin juni tot eind juli). Het aantal bloeiende bloemen in beide populaties van beide populaties (niet de oppervlakte) was ongeveer gelijk.

3.8.3 Insectenbezoek.

De bloemen worden bezocht door hommels. R. minor in het plot in de populatie bij Smalbroek kreeg alleen op 29/6 bezoek (0,13 maal per bloem per dag). R. angustifolius, die rijkelijk aanwezig was in dit plot, werd meer bezocht (0,39 x per bloem per dag). In de populatie bij de Fledders werden de plots wel veel bezocht, vooral plot 1 (8,30 maal per bloem per dag). Zie ook figuur 145. Het percentage inbraak in de bloemen is 0 % in de populatie bij de Fledders en 0 tot 100 % in de populatie Smalbroek (zie figuur 146).

De bloemen in de populatie Smalbroek werden alleen bezocht door B.terrestris en die in de populatie bij de Fledders werden voor 80 % door B.terrestris en voor 20 % door B.pascuorum bezocht.Er is niet waargenomen dat de insecten ook werkelijk inbraken in de bloemen. De insecten foerageerden alleen op pollen en hadden oranje/beige of beige pollenklompjes (pollen R. minor beige). De wijze waarop de insecten de bloemen bezoeken is gelijk aan de wijze waarop de insecten de bloemen van R. angustifolius bezochten.

Er is een positieve correlatie tussen het bezoek en de dichtheid in Smalbroek, een negatieve correlatie tussen het bezoek en de dichtheid van bloeiende bloemen in de populatie bij de Fledders en voor beide populaties samen (zie figuur 147) ook een negatieve correlatie tussen het percentage inbraak en de dichtheid. Al deze correlaties zijn echter niet significant. De correlaties met de populatiegrootte zijn vergelijkbaar met die van de dichtheid, daar beide populaties ongeveer even groot zijn.

3.8.4 Hoeveelheid pollen op de stigma's.

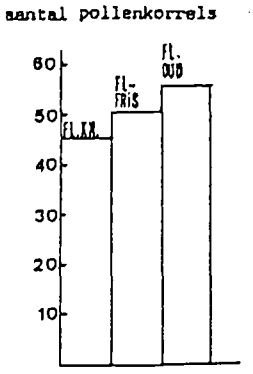
De hoeveelheid pollen in de preparaten op en naast de stigma's in de bloemen bij de Fledders neemt toe naarmate de bloemen ouder worden en is gemiddeld 50,9 korrels/stigma (n=18) (zie figuur 148). De hoeveelheid pollen op de stigma's neemt in het laatste stadium af en is gemiddeld 30,2 korrels/stigma (n=18). Alle verschillen zijn echter niet significant. Er werd geen vreemd pollen op de stigma's gevonden.

3.8.5 Nectar in de bloemen.

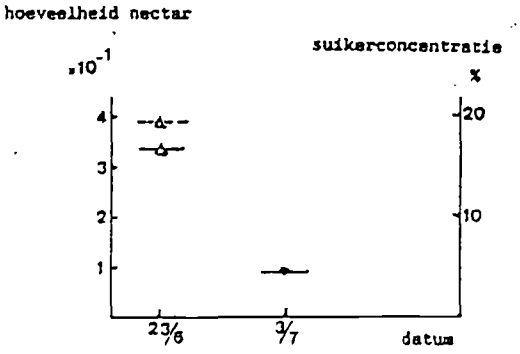
De hoeveelheid nectar in de bloemen is ten opzichte van de populatie Smalbroek (0,09 µl; sd:0,24 ,n=11) significant hoger in de populatie bij de Fledders (0,33 µl sd:0,24 ; n=8). Er is maar op 1 dag een suikerconcentratiemeting verricht: 19,5% (sd:2,8 ,n=8). Zie ook figuur 149.

3.8.6 Vruchtzetting en zaadzetting.

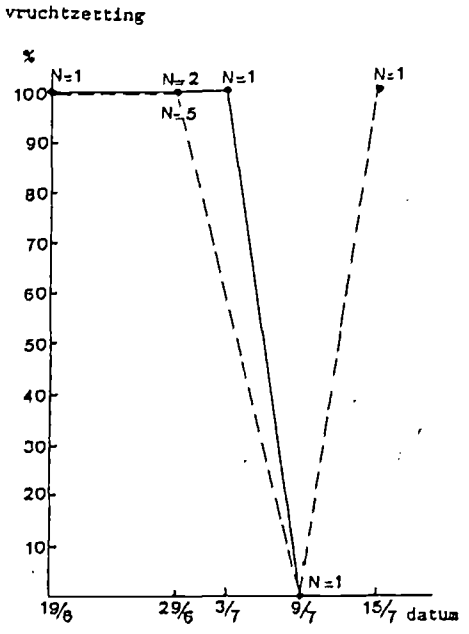
Wat dit betreft zijn er alleen gegevens van de populatie Smalbroek en het aantal waarnemingen is zeer klein. De vruchtzetting is het grootste deel van het bloeiseizoen zowel na



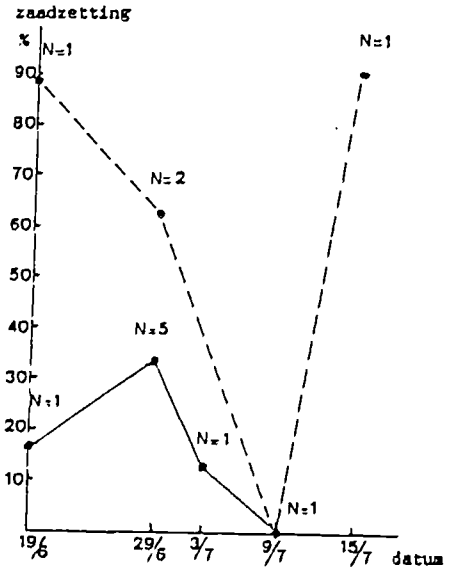
figuur 148



figuur 149



figuur 151



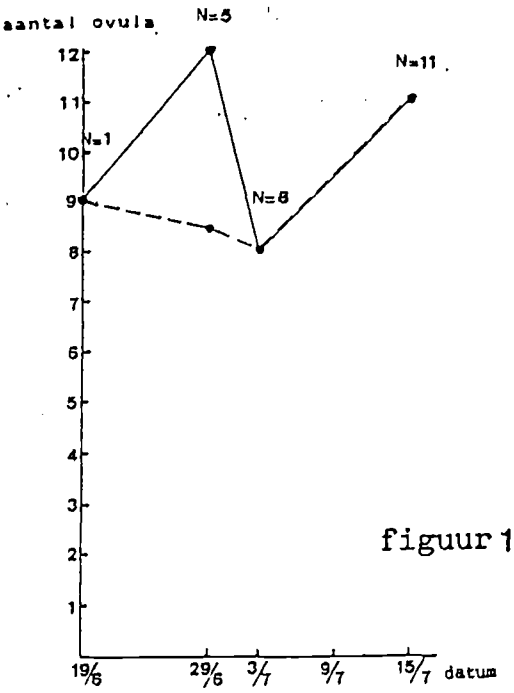
figuur 152

Fig.148 Het aantal pollenkorrels op en naast de stigma's in de preparaten (R.minor). Fl kn=bloem net open, Fl-fris= een normaal uitziende bloem, Fl oud= een oude bloem. Alle verschillen zijn niet significant.

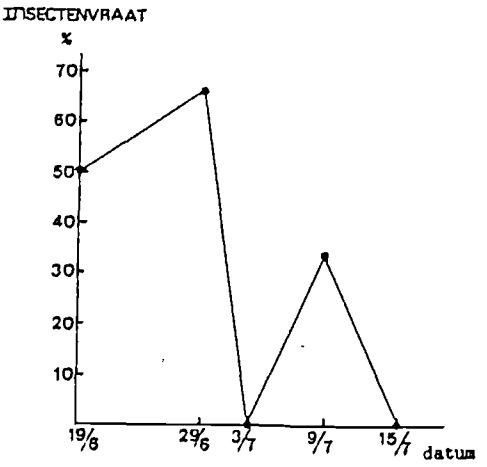
Fig.149 De hoeveelheid nectar en de suikerconcentratie van de nectar in de bloemen van R.minor. ---= suikerconcentratie, ____= hoeveelheid nectar, Δ =populatie Fledders, • =populatie Smalbroek. De hoeveelheden van de 2 populaties zijn significant verschillend.

Fig.151 De vruchtzetting in de bloemen van R.minor in de populatie Smalbroek. ____= na insectenbestuiving, ---=na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving. Alle verschillen zijn niet significant.

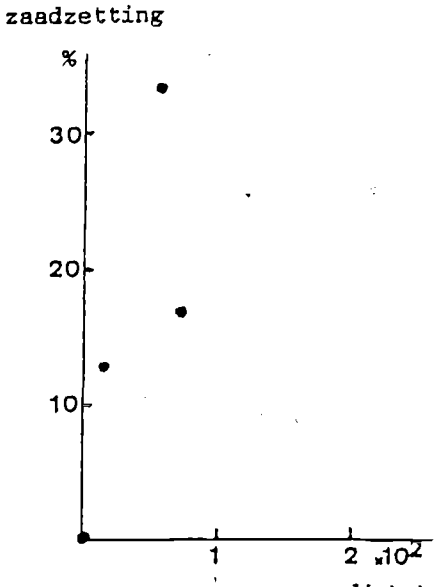
Fig.152 De zaadzetting in de bloemen van R.minor in de populatie Smalbroek. Legenda zie fig.151. Alle verschillen zijn niet significant.



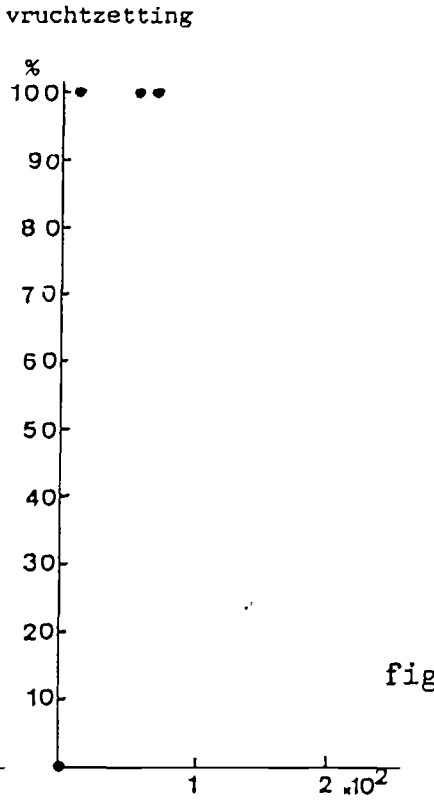
figuur 153



figuur 154



figuur 155



figuur 156

Fig.153 Het aantal ovula in de bloemen van R.minor in de populatie Smalbroek. ____=maximale aantal, ---= gemiddelde. Alle verschillen zijn niet significant.
Fig.154 Het percentage zaaddozen van R.minor in de populatie bij Smalbroek dat aangetast was door insectenvraat. Alle verschillen zijn niet significant.
Fig.155 De zaadzetting in de bloemen van R.minor in de populatie Smalbroek ten opzichte van de dichtheid van de bloeiende bloemen.
Fig.156 De vruchtzetting in de bloemen van R.minor in de populatie Smalbroek ten opzichte van de dichtheid van de bloeiende bloemen.

insectenbestuiving als na kunstmatige bestuiving + insectenbestuiving 100% (beide zijn 0% op 9/7). Zie ook figuur 151. Het aantal ovula ligt tussen de 8 en de 12 (zie figuur 153). De zaadzetting na insectenbestuiving is op 29/6 het hoogst (33,5% sd:30,9 ,n=5). Kunstmatige bestuiving + insectenbestuiving doet de zaadzetting toenemen (90,9%, maar slechts n=1), zie ook figuur 152.
Er zijn positieve, maar niet significante correlaties tussen de vruchtzetting of de zaadzetting en de dichtheid van de bloeiende bloemen (zie ook figuren 155 en 156). Er is geen correlatie tussen het bezoek en de zaadzetting.
De zaaddozen werden in de populatie bij Smalbroek, net als die van R.angustifolius, aangetast door vraat van insecten. Dit percentage nam af in de loop van het bloeiseizoen (zie figuur 154).

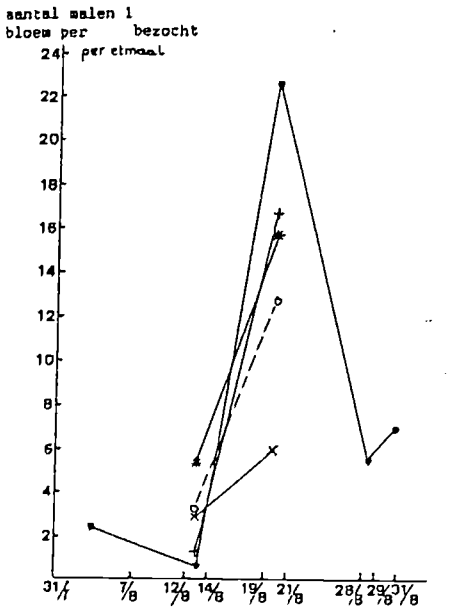
3.8.7 Verschillende typen bestuiving.
Zijn bij deze soort niet onderzocht.

3.9 Melandrium album.

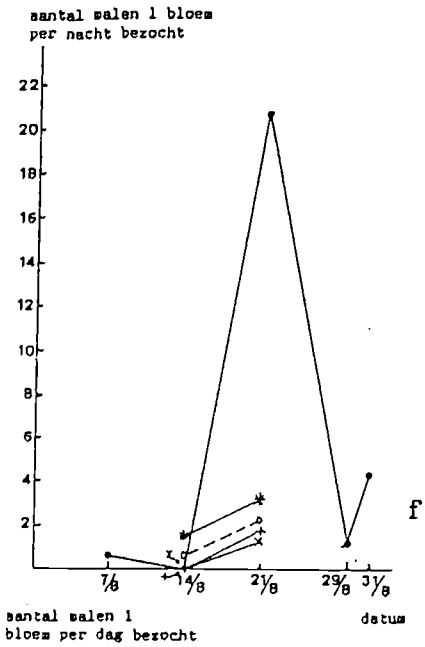
3.9.1 Morfologie.
De ongeveer 1 meter hoge planten zijn eenslachtig en hebben witte bloemen die bij bewolkt weer en 's nachts open gaan. Een bloem bloeit 5 tot 7 dagen. De bloemen hebben 5 kroonbladeren. De kelkbladeren zijn vergroeid tot een lange buis. De kelk heeft bij vrouwelijke bloemen een grotere diameter dan bij mannelijke bloemen. De kroonslippen zijn tot ongeveer een halve centimeter ingesneden. Vrouwelijke bloemen: de stamper heeft geen stijl, maar alleen vijf lange stigma's die ongeveer een halve centimeter uit de bloem steken en die aan het eind omgekruld zijn. Mannelijke bloemen: het vruchtbeginsel is rudimentair (Knuth, 1894). De helmhokken zitten boven in de buis.

3.9.2 Dichtheid en populatie-oppervlakte.
De dichtheid van bloeiende bloemen is in de populatie bij Schipborg op 7/8 het grootst (70 bloemen/m²). De dichtheid van de plots in Oudemolen neemt min of meer af in de loop van het bloeiseizoen en is het hoogst in plot 2 (op 12/8 113 bloemen/m²). Zie figuur 159. De bloemen in de populatie bij Schipborg bloeiden waarschijnlijk al ongeveer een week voorafgaand aan 31/7 en de populatie bij Oudemolen al ongeveer twee weken voorafgaand aan 12/8. Op 27/8 werd deze populatie afgemaaid. De populatie in Schipborg bloeide in totaal 1½ maand (half juli t/m half augustus). De populatie bij Schipborg bestond geheel uit vrouwelijke bloemen. Het percentage vrouwelijke bloemen in de plots bij Oudemolen staat uitgezet in figuur 165. Dit percentage neemt af in de loop van het bloeiseizoen.
De populatie-oppervlakte van de populatie bij Schipborg was ongeveer 2m², die bij Oudemolen ongeveer 20m².

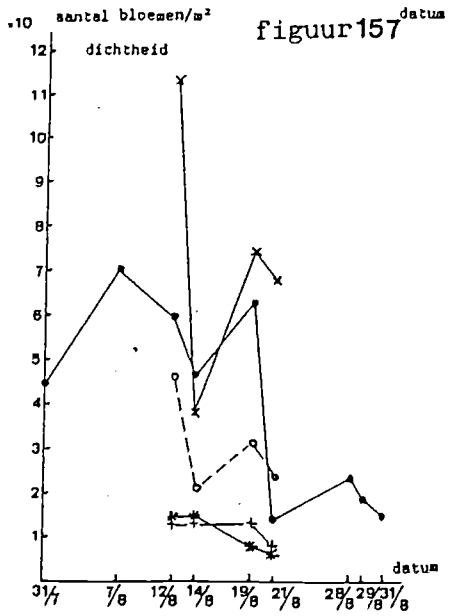
3.9.3 Insectenbezoek.
's Nachts worden de bloemen bezocht door nachtvlinders en indien de bloemen overdag geopend zijn worden ze voornamelijk bezocht door zweefvliegen en soms door hommels. Het aantal malen dat een bloem per nacht werd bezocht, was in de populatie bij Schipborg op 21/8 zeer hoog (20,57 maal per bloem). Op de rest van de data is het bezoek veel minder. In de populatie bij Oudemolen is het aantal malen dat een bloem bezocht werd veel lager en op 21/8



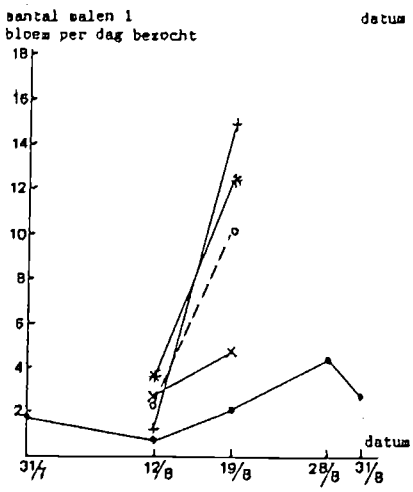
figuur 157



figuur 158



figuur 159



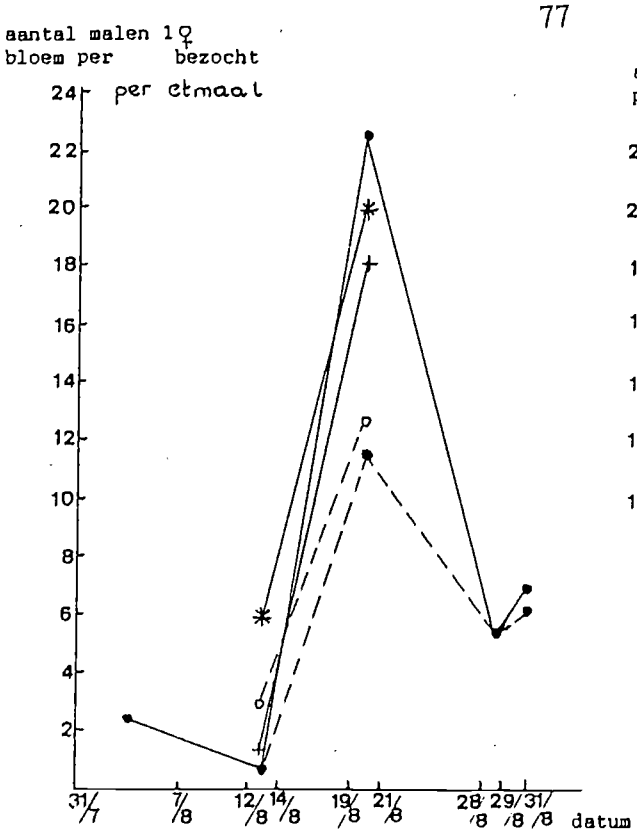
figuur 160

Fig.157 Het aantal malen dat de bloemen van M.album bezocht werden per etmaal. ● =populatie Schipborg; populatie Oudemolen: +=plot 1, x=plot 2, *=plot 3, --o--gemiddelde. Alle verschillen zijn niet significant.

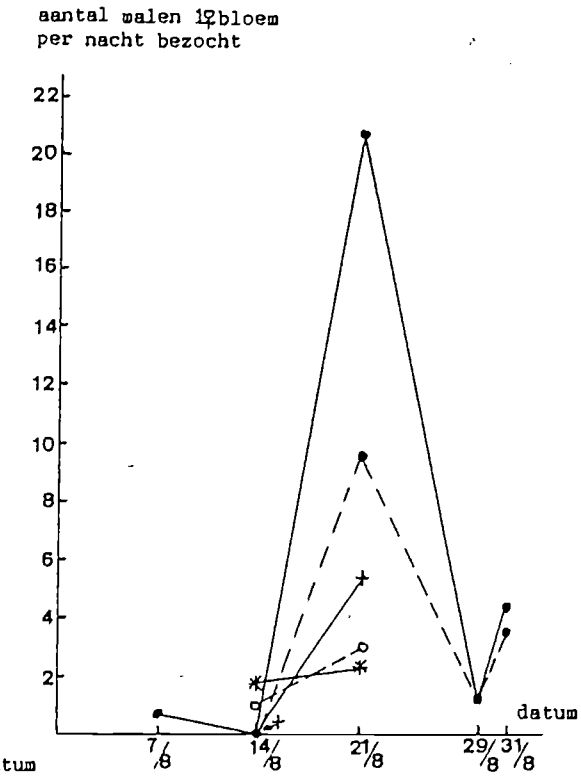
Fig.158 Het aantal malen dat de bloemen van M.album bezocht werden per nacht. Legenda zie fig.157. Alle verschillen zijn niet significant.

Fig.159 De dichtheid van de bloemen van M.album op de verschillende data. Legenda zie fig.157. De dichtheden van de plots in Oudemolen zijn significant verschillend.

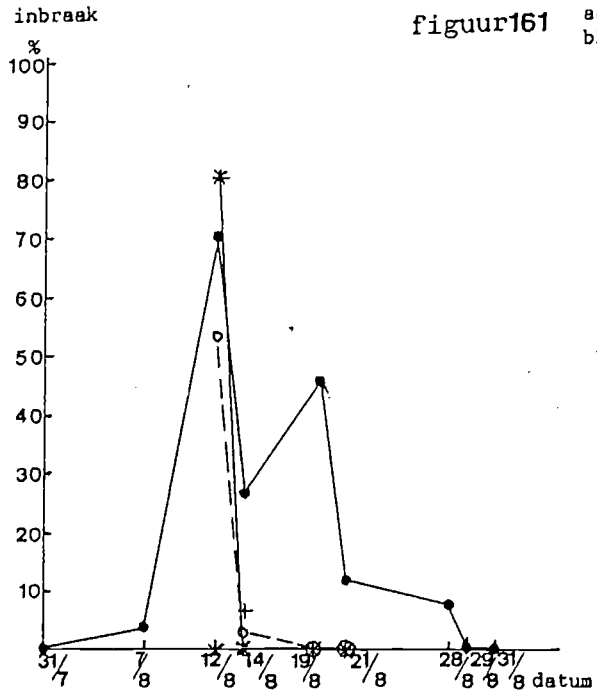
Fig.160 Het aantal malen dat de bloemen van M.album bezocht werden per dag. Legenda zie fig.157. Alle verschillen zijn niet significant.



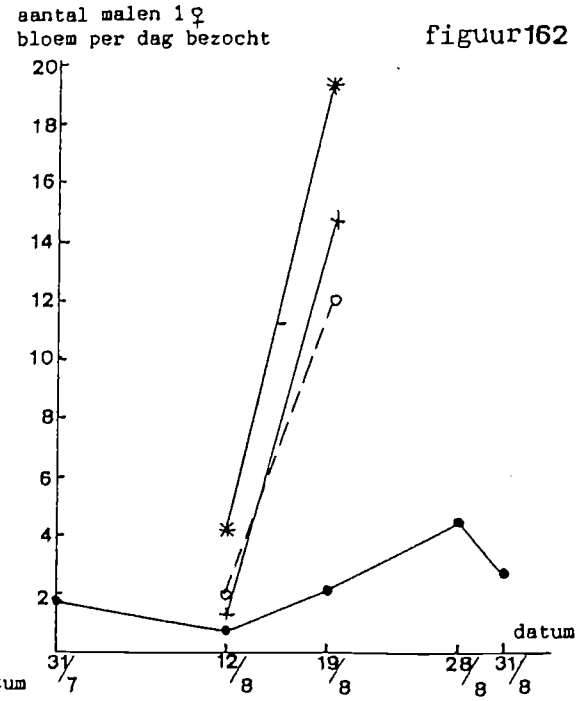
figuur161



figuur162



figuur163



figuur164

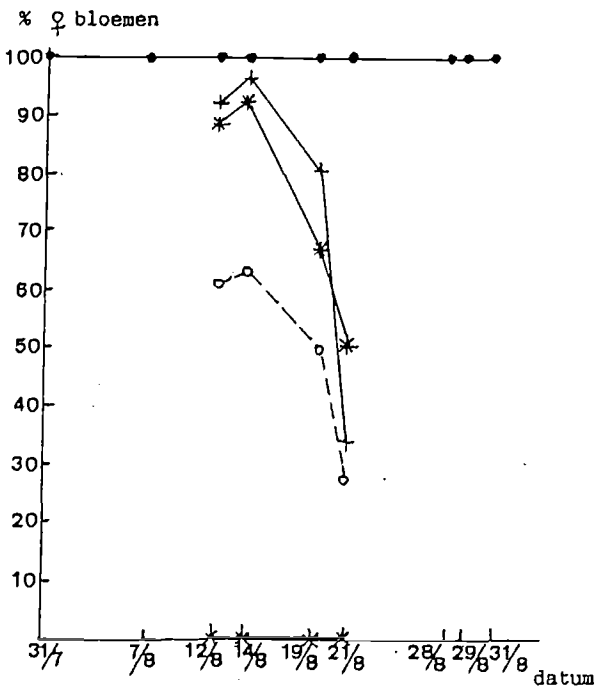
Fig.161 Het aantal malen dat een ♀ bloem van M.album werd bezocht per etmaal op de verschillende data. Legenda zie fig.157. Alle verschillen zijn niet significant.

Fig.162 Het aantal malen dat een ♀ bloem van M.album werd bezocht per nacht op de verschillende data. Legenda zie fig.157. Alle verschillen zijn niet significant.

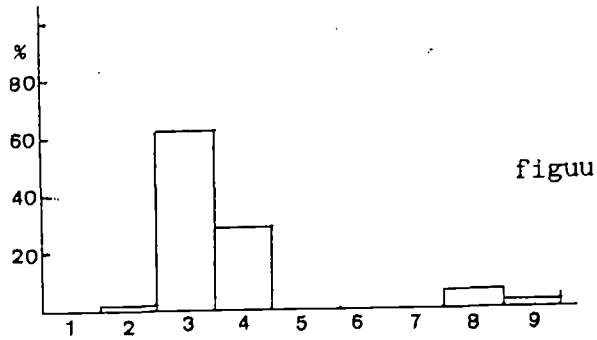
Fig.163 Het percentage perforaties in de bloemen van M.album op de verschillende data. Legenda zie fig.157. Alle verschillen zijn niet significant.

Fig.164 Het aantal malen dat een ♀ bloem van M.album werd bezocht per dag op de verschillende data. Legenda zie fig.157. Alle verschillen zijn niet significant.

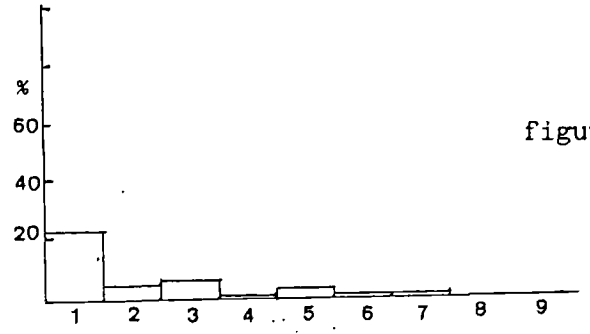
hoger dan op 14/8 (hoogste waarde 3,20 maal per bloem per nacht). Zie figuur 158.
Het aantal malen dat de bloemen overdag werden bezocht, was veel hoger in de populatie bij Oudemolen (hoogste waarde: 14,87 maal per bloem per dag) en het bezoek is op 19/8 meer dan op 12/8. De hoeveelheid bezoek aan de populatie bij Schipborg bleef ongeveer gelijk (ongeveer 2 maal per bloem per dag). Zie ook figuur 160.
Wanneer we het bezoek van een dag en een nacht, die dicht bij elkaar liggen, bij elkaar optellen krijgen we een maat voor het aantal malen dat de bloemen werkelijk bezocht werden (zie figuur 157). De populatie bij Schipborg wordt dan meer bezocht dan Oudemolen, maar de getallen liggen veel minder ver uiteen dan we op grond van alleen dag- of nacht-waarnemingen kunnen concluderen. Wanneer we alleen het bezoek aan vrouwelijke bloemen bekijken, verandert het beeld niet (zie figuren 161, 162 en 164).
Er is op de bloemen maar één soort nachtvlinder waargenomen, namelijk Trachea atriplicis of de meldevlinder. Deze soort foerageerde op nectar. Deze nachtvlinder bezoekt op verschillende manieren de bloemen: 1. legaal: door recht voor de bloem te vliegen, op de bloem te landen en de tong in de kroonbuis te steken; 2. illegaal: de vlinder landt op de kelk en steekt de tong aan de bovenzijde van de kelk in de bloem, de stigma's worden hierbij niet aangeraakt (inbraak). Het percentage inbraak door meldevlinders staat uitgezet in figuur 170. Dit percentage was 0% in Oudemolen en maximaal 46% in Schipborg. Bij dit type inbraak werden geen perforaties in de kelk gemaakt.
Overdag werden de bloemen vooral bezocht door zweefvliegen, voornamelijk Syrphys ribesii en Rhingia campestris. Deze foerageerden op pollen. Bij het bezoek aan de vrouwelijke bloemen werd waarschijnlijk pollen van de stigma's gehaald, er werd in ieder geval nooit op nectar gefoerageerd. Naast zweefvliegen en enkele andere vliegen werden de bloemen bezocht door Bombus terrestris en B.pascuorum. Deze hommels foerageerden op nectar. B.pascuorum bezocht de bloemen door op de bloem te landen en de tong in de buis te steken. B.terrestris bezocht de bloemen ook enkele malen op deze manier, maar kon duidelijk niet bij de nectar komen. B.terrestris bijt meestal een gaatje tussen twee ribben in de kelk en drinkt via deze weg nectar.
De verdeling van het bezoek overdag staat uitgezet in figuur 167. In Schipborg is B.terrestris de belangrijkste bezoeker en in Oudemolen is dit S.ribesii (zie ook figuur 166 en 168). Syrphys ribesii, Rhingia campestris, Bombus pascuorum, Chrysotoxum bisinctum en de Trachea atriplicis hadden een lichte voorkeur voor vrouwelijke bloemen (bepaald door het percentage bezochte bloemen dat vrouwelijk was te vergelijken met het percentage vrouwelijke bloemen in de plots) . Wat betreft het totale bezoek is er een voorkeur van 12% (zie ook figuur 171, 172 en 173).
De verdeling van het bezoek per etmaal staat uitgezet in figuur 169. Zowel in de populatie bij Schipborg als bij Oudemolen is de meldevlinder de belangrijkste bezoeker.
Er werden vaak perforaties in de kelk waargenomen. Die zijn waarschijnlijk door B.terrestris of andere hommels gemaakt. Het percentage bloemen met perforaties staat uitgezet in figuur 163. In de populatie bij Schipborg is dit percentage het hoogst in het midden van het bloeiseizoen (70%). In de populatie bij Oudemolen is dit 0% in de plots 1 en 2 en op 12/8 het hoogst in plot 3 (80%). Er is geen trend naar afname of toename van het percentage in de loop van de dag.
Er zijn negatieve correlaties tussen het aantal malen dat een vrouwelijke bloem bezocht wordt per nacht of per dag of per



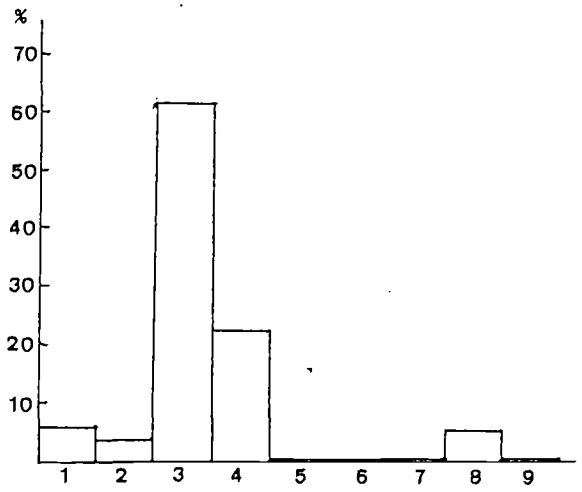
figuur 165



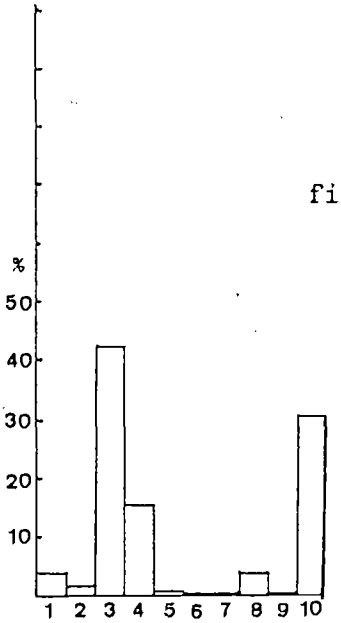
figuur 16



figuur 16



figuur 167



figuur 169

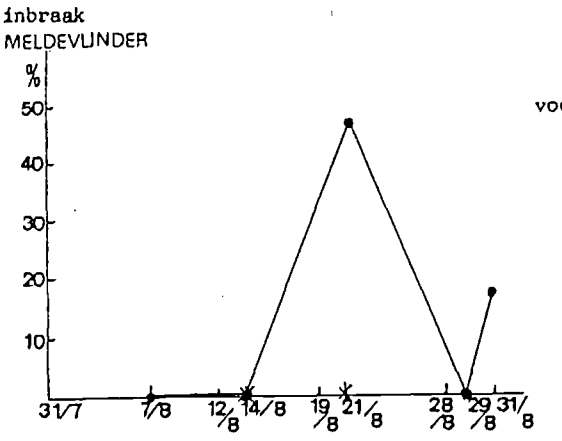
Fig.165 Het percentage bloemen in de populaties van M.album. Legenda zie fig.157. De plots zijn onderling significant verschillend. De populatie Oudemolen is significant verschillend van de populatie bij Schipborg.

Fig.166 De verdeling van het bezoek overdag aan de bloemen van M.album in de populatie bij Oudemolen. 1= Bombus terrestris, 2= B.pascuorum, 3= Syrphys ribesii, 4= Rhingia campestris, 5= Helophilus pendulus, 6= Musca spec., 7= Overige (vliegen), 8= Eristalis nemorum, 9= Chrysotoxum bisinctum. 100 %=173 bezoeken.

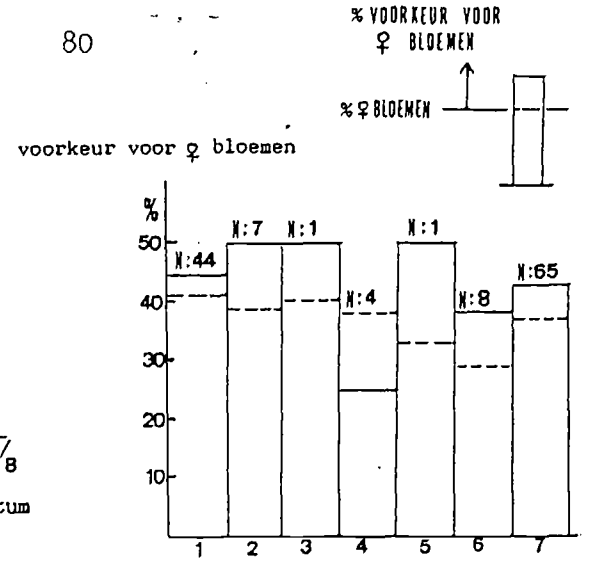
Fig.167 De verdeling van het bezoek overdag aan de bloemen van M.album in de populaties samen. Legenda zie fig.166. 100 %= 227 bezoeken.

Fig.168 De verdeling van het bezoek overdag aan de bloemen van M.album in de populatie bij Schipborg. Legenda zie fig.166. 100 %= 53 bezoeken.

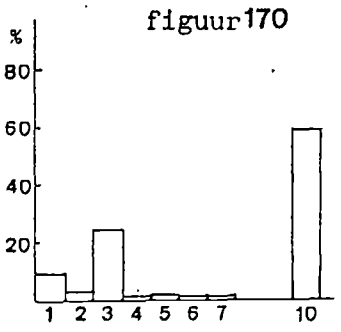
Fig.169 De verdeling van het bezoek aan de bloemen van M.album in beide populaties samen, overdag en 's nachts. Legenda zie fig.166, 10= meldevlinder. 100 %= 328 bezoeken.



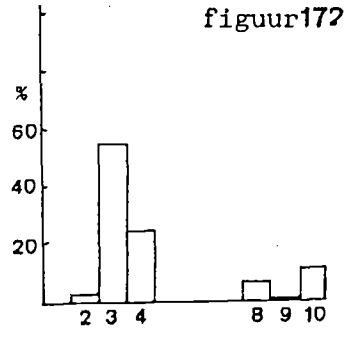
figuur170



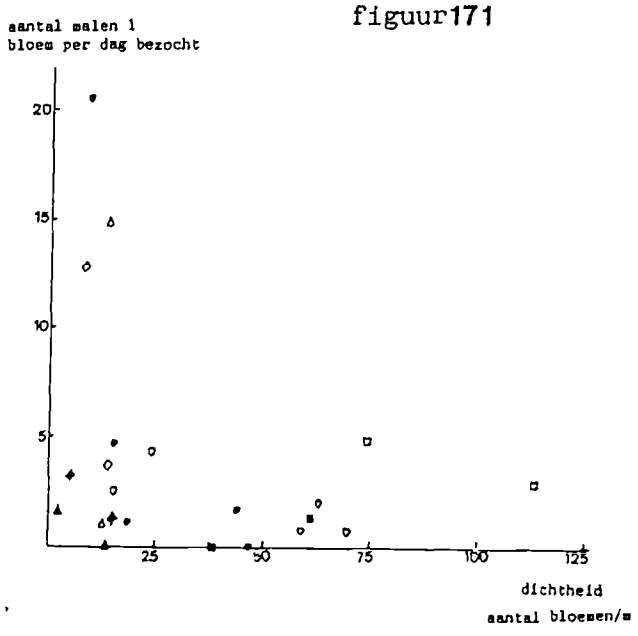
figuur171



figuur172



figuur173



figuur174

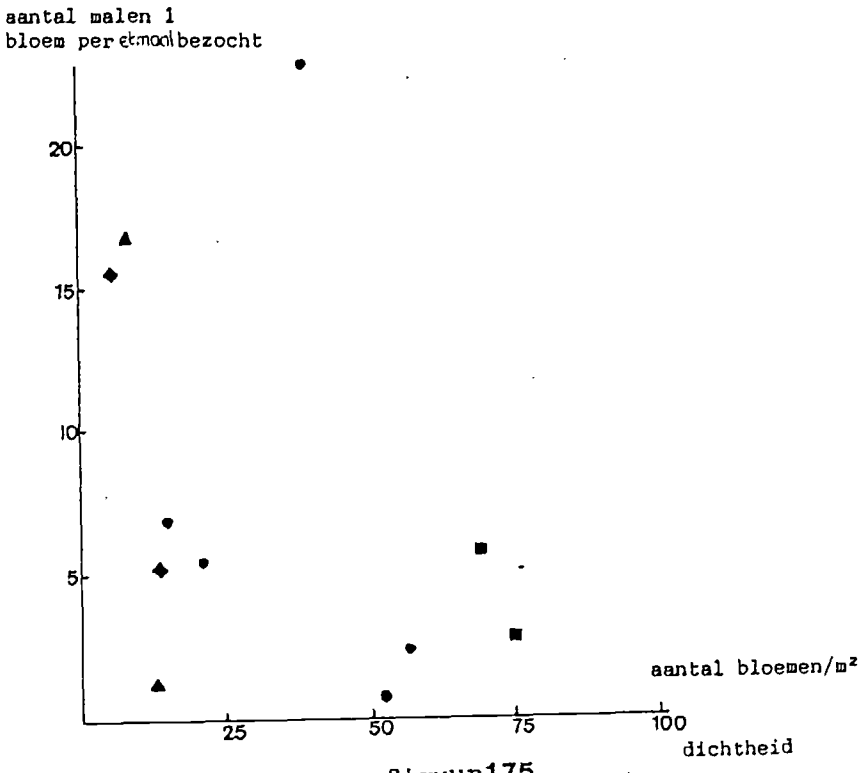
Fig.170 Het percentage bezoeken aan M.album van de meldevlinder waarbij ingebroken werd op de verschillende data; ● =populatie Schipborg, *=populatie Oudemolen.

Fig.171 Voorkeur van de insecten voor vrouwelijke bloemen. Uitgezet is het percentage bezochte bloemen dat vrouwelijk was (_____)ten opzichte van het totaal aantal bezochte bloemen, bekeken ten opzichte van het percentage ♀ bloemen in de populatie (_ _ _), bij verschillende insectensoorten. Er is een voorkeur voor vrouwelijke bloemen wanneer de doorgetrokken lijn hoger ligt dan de stippelijn en voorkeur voor de mannelijke bloemen wanneer dit andersom is. 1= Syrphys ribesii, 2= Rhingia campestris, 3= Bombus pascuorum, 4= Eristalis nemorum, 5= Chrysotoxum bisinctum, 6= meldevlinder, 7= totaal.

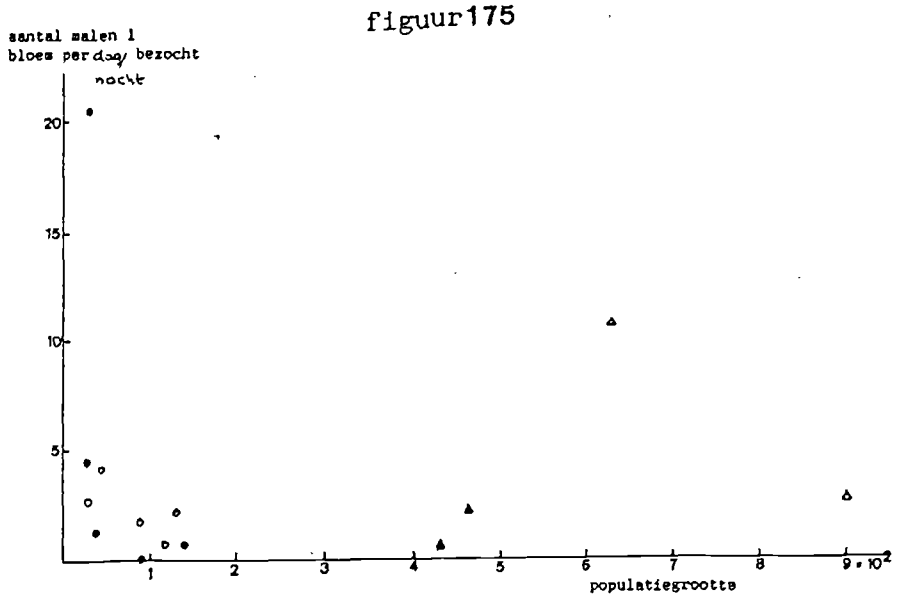
Fig.172 De verdeling van het bezoek aan de bloemen van M.album in de populatie bij Schipborg. Legenda zie fig.169. 100 %= 131 bezoeken.

Fig.173 De verdeling van het bezoek aan de bloemen van M.album in de populatie bij Oudemolen. Legenda zie fig.169. 100 %= 197 bezoeken.

Fig.174 Het aantal malen dat een bloem van M.album werd bezocht per dag of per nacht ten opzichte van de dichtheid van de bloemen. Populatie Schipborg: o; populatie Oudemolen: plot 1= ▲, plot 2= ■, plot 3= ♦; ingekleurd= bezoek nacht, open= bezoek overdag.

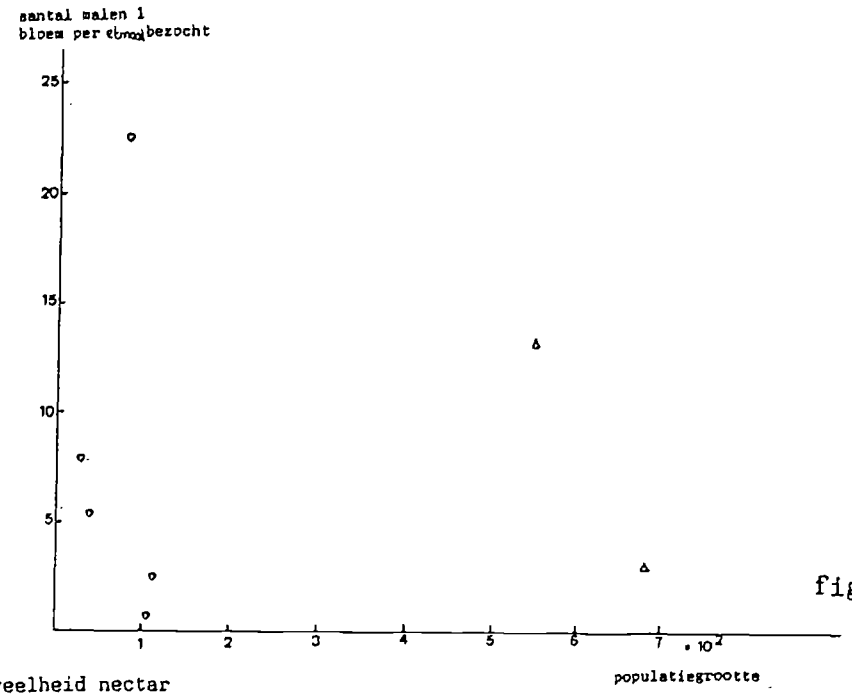


figuur 175

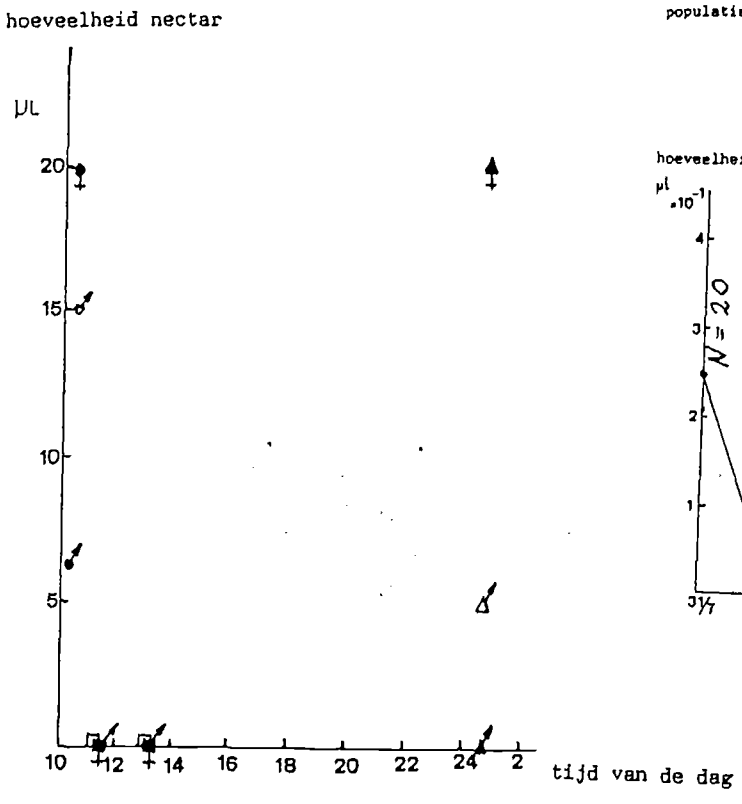


figuur 176

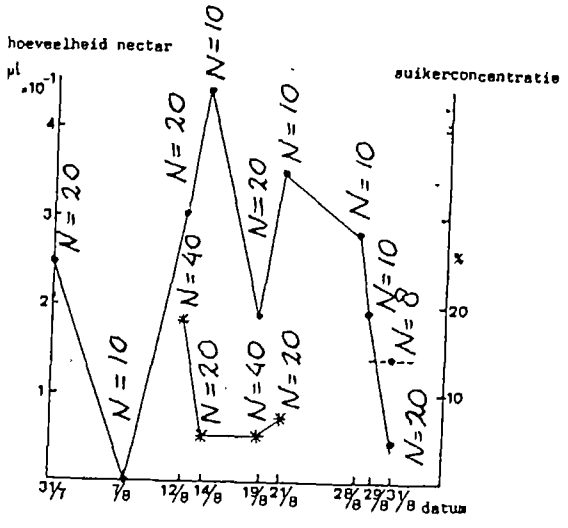
Fig.175 Het aantal malen dat een bloem van M.album werd bezocht per etmaal ten opzichte van de dichtheid van de bloeiende bloemen. Legenda zie fig.174.
Fig.176 Het aantal malen dat een bloem van M.album werd bezocht per dag of nacht ten opzichte van de populatiegrootte. Legenda zie fig.174.



figuur177



figuur178

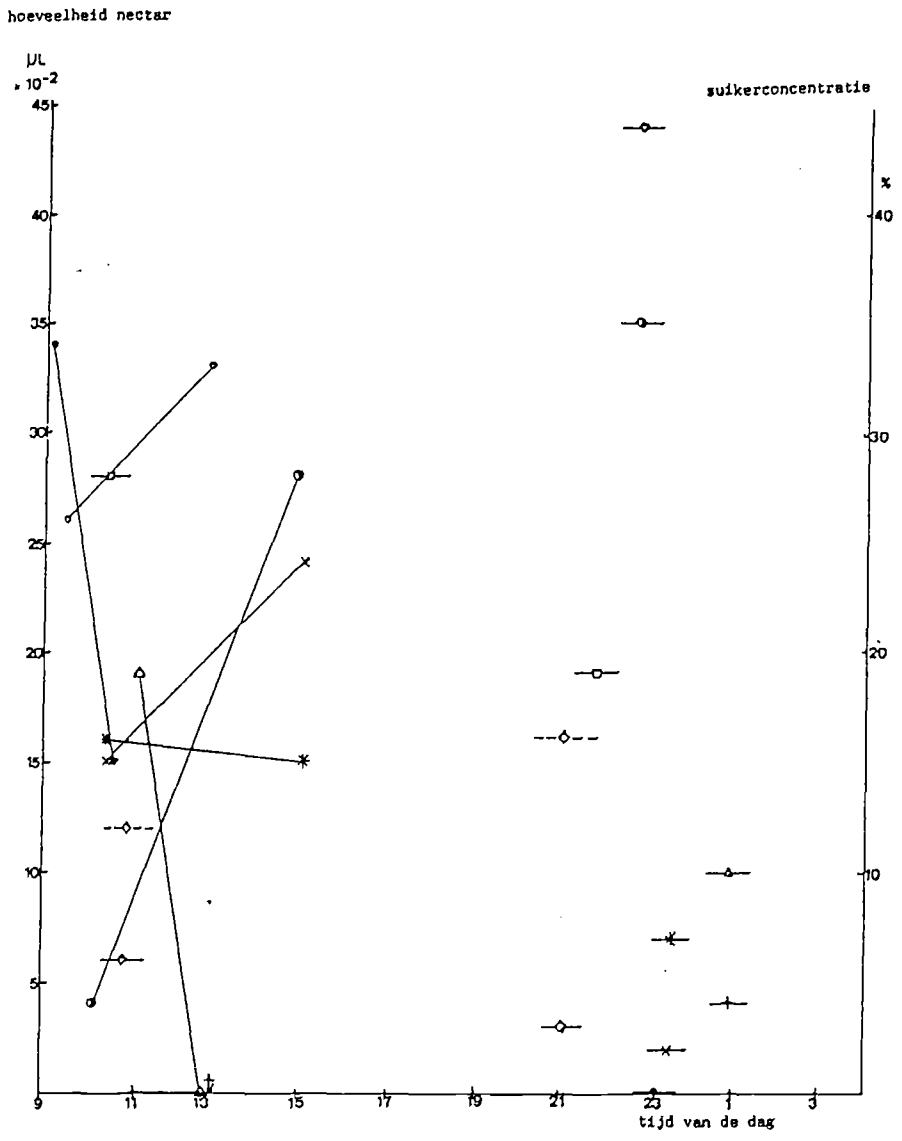


figuur179

Fig.177 Het aantal malen dat een bloem van M.album bezocht wordt per etmaal ten opzichte van de populatiegrootte. Legenda zie fig. 174.

Fig.178 De hoeveelheid nectar in de bloemen van M.album op verschillende tijden van de dag. Ingekleurd = bij plot 3, open= bij plot 4; ♀ =vrouwelijke bloem, ♂ =mannelijke bloem. Alle verschillen zijn niet significant. Legenda zie verder fig.174. Voor alle hoeveelheden geldt n=10.

Fig.179 De hoeveelheid nectar en de suikerconcentratie van de nectar in de bloemen van M.album op verschillende dagen. ____= hoeveelheid nectar, ---=suikerconcentratie, ● = populatie bij Schipborg, *= populatie bij Oudemolen. De hoeveelheden op de verschillende data zijn significant verschillend.



figuur 180

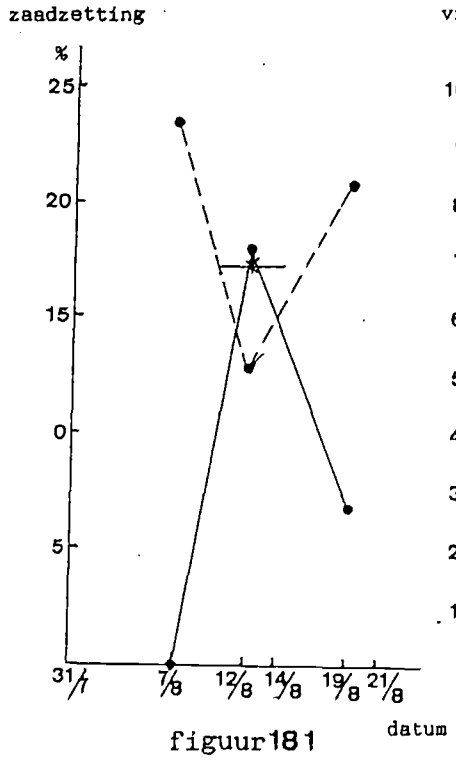
Fig.180 De hoeveelheid nectar en de suikerconcentratie van de nectar in de bloemen van M.album op verschillende tijden van de dag. ____=hoeveelheid nectar, ---=suikerconcentratie, ● = 31/7 en 7/8 populatie Schipborg, x= 12/8 en 14/8 populatie Oudemolen plot 2, *= 12/8 en 14/8 populatie Oudemolen plot 3, o=12/8 en 14/8 populatie Schipborg, += populatie Oudemolen plot 2, Δ = populatie Oudemolen plot 3, ◐ (half gesloten)= 19/8 en 21/8 populatie Schip-borg, ◻ = 28/8 en 29/8 populatie Schipborg, ◊ = 31/8 populatie Schipborg. Voor alle hoeveelheden geldt n=10.

etmaal en de dichtheid van bloeiende bloemen . Er zijn bovendien negatieve correlaties tussen het aantal malen dat een bloem bezocht wordt per nacht of per etmaal en de populatiegrootte, maar er is een positieve correlatie tussen het aantal malen dat een bloem wordt bezocht per dag en de populatiegrootte. Alle correlaties zijn echter niet significant (zie ook figuren 174 t/m 177).

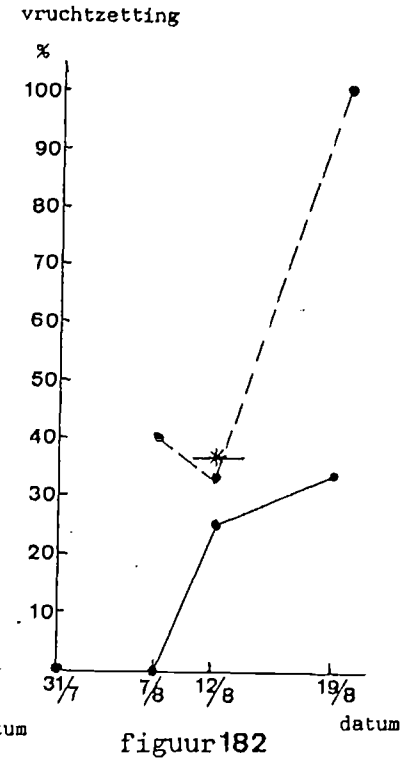
3.9.4 Hoeveelheid pollen op de stigma's.
Dit is niet onderzocht.

3.9.5 Nectar in de bloemen.
De hoeveelheid nectar in de bloemen is het hoogst in de populatie bij Schipborg in het midden van het bloeiseizoen ('s nachts 0,44 µl; sd:0,54 ,n=10) (zie figuur 179). Soms is de hoeveelheid 's nachts en soms is de hoeveelheid overdag hoger. De hoeveelheid nectar in de bloemen in de populatie bij Oudemolen is veel lager dan die in de bloemen in de populatie bij Schipborg (hoogst 0,18 µl; n=20). Er zijn maar enkele suikerconcentratiemetingen: op 31/8 overdag 12 % (mengsel van 5 bloemen) en in de nacht 16 % (mengsel van 3 bloemen).
Er is niet of nauwelijks een trend naar toe of afname van de hoeveelheid nectar of de suikerconcentratie in de loop van de dag (zie ook figuur 180). De hoeveelheid nectar in de vrouwelijke bloemen is iets hoger (niet significant) dan in de mannelijke bloemen (zie figuur 178).

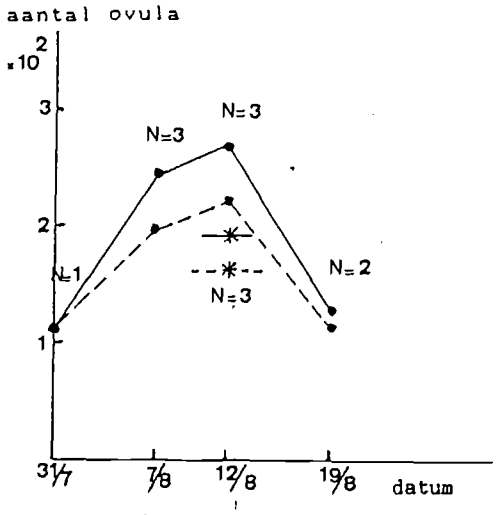
3.9.6 Vruchtzetting en zaadzetting.
De gemerkte bloemen werden na ongeveer 2 weken verzameld. Van de populatie bij Oudemolen werden geen van de zaaddozen teruggevonden omdat het gebied gemaaid was. Van deze populatie werden zaaddozen van niet gemerkte bloemen in de buurt van plot 3 meegenomen om een indruk te krijgen van de vruchtzetting en de zaadzetting van deze populatie. De vruchtzetting was 36,4 %. De vruchtzetting in de populatie bij Schipborg neemt na zowel insectenbestuiving als na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving toe in de loop van het bloeiseizoen (zie figuur 182). De vruchtzetting na insectenbestuiving varieert van 0 tot 33,3 %; na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving neemt dit percentage toe (niet significant) en varieert dan van 33,3 % tot 100 %.
Het gemiddeld aantal ovula is 165,3 (sd: 56,1; n=12) en is het hoogst op 12/8 in de populatie bij Schipborg (223,3; sd: 40,5; n=3). Het maximaal aantal ovula varieert van 110 tot 269 en is ook in de populatie bij Schipborg het hoogst op 12/8. De verschillen wat betreft het aantal ovula zijn echter niet significant (zie ook figuur 183).
De zaadzetting in de populatie bij Oudemolen is 17,30 % (sd: 31,3; n=10). De zaadzetting in de populatie bij Schipborg is na insectenbestuiving het hoogst in het midden van het bloeiseizoen: 17,8 % (sd: 35,7; n=4). De zaadzetting na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving is hoger dan na alleen insectenbestuiving (hoogste waarde 23,9 % (sd: 35,6 , n=5). Zie ook figuur 181. Alle gevonden verschillen zijn echter niet significant.
Er zijn zowel negatieve correlaties tussen de zaadzetting of de vruchtzetting en de dichtheid van de bloeiende bloemen in de populatie bij Schipborg als de populaties samen (zie ook figuur 185 en 186). De correlaties zijn echter niet significant. Er is geen correlatie tussen het bezoek in de nacht, het bezoek overdag



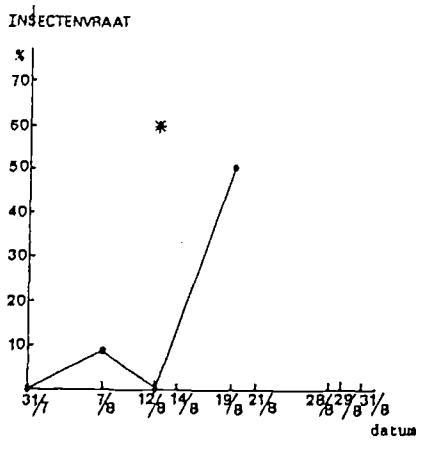
figuur 181



figuur 182

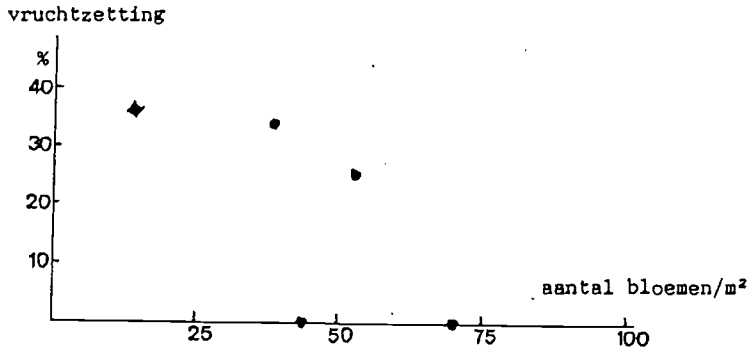


figuur 183



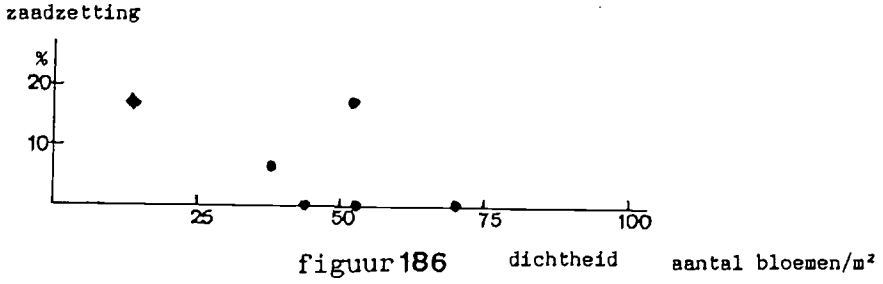
figuur 184

Fig.181 De zaadzetting in de bloemen van M.album op de verschillende data. • = populatie Schipborg, *=populatie Oudemolen, ___= na insectenbestuiving, ---= na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving. Alle verschillen zijn niet significant.
Fig.182 De vruchtzetting in de bloemen van M.album op de verschillende data. Legenda zie fig.181. Alle verschillen zijn niet significant.
Fig.183 Het aantal ovula in de bloemen van M.album op de verschillende data. • = populatie Schipborg, *= populatie Oudemolen, ___= maximum, ---= gemiddelde. Alle verschillen zijn niet significant.
Fig.184 Het percentage bloemen van M.album dat was aangetast door vraat van insecten. Legenda zie fig.183.

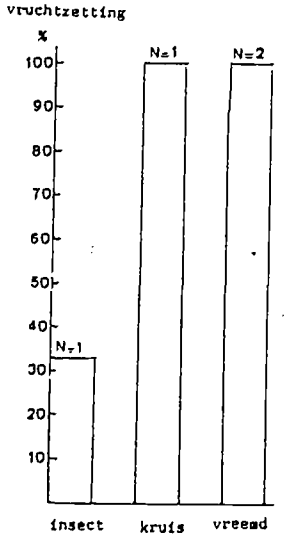


figuur185

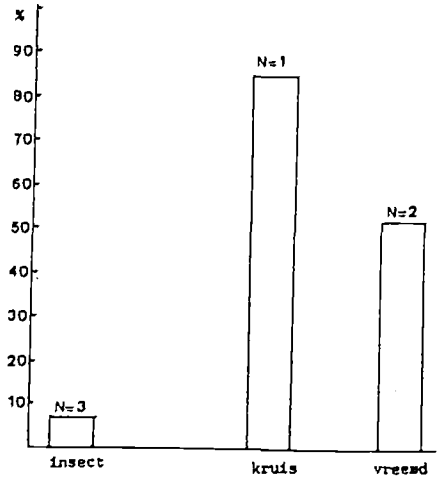
dichtheid



figuur186



figuur 187



figuur 188

Fig.185 De vruchtzetting in de bloemen van M.album ten opzichte van de dichtheid van de bloemen. ♦= populatie Oudemolen, ● = populatie Schipborg.
Fig.186 De zaadzetting in de bloemen van M.album ten opzichte van de dichtheid van de bloemen. Legenda zie fig.185.
Fig.187 De vruchtzetting in de bloemen van M.album na verschillende typen bestuiving. Legenda zie fig.14, vreemd= pollen van Campanula rotundifolia.
Fig.188 De zaadzetting in de bloemen van M.album na verschillende typen bestuiving. Legenda zie fig.187.

of het totale bezoek en de zaadzetting.
Een deel van de zaaddozen werd aangetast door vraat van insecten (vlinderlarven). Het percentage zaaddozen dat werd aangetast door insectenvraat nam toe in de loop van het bloeiseizoen (hoogste percentage 50,0 % (n=4)). Het percentage in Oudemolen was hoger nl. 59,1 % (n=22). Zie ook figuur 184.

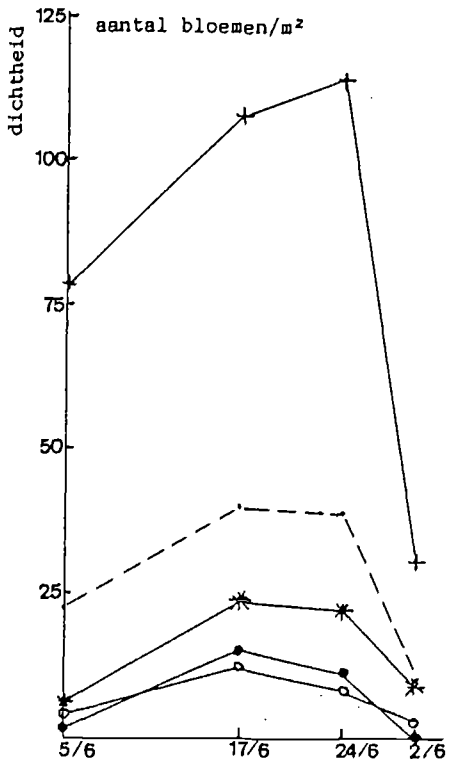
3.9.7 Verschillende typen bestuiving.
Er zijn erg weinig waarnemingen wat betreft dit onderdeel. De gevonden waarden worden hier wel gegeven maar er zullen geen conclusies aan verbonden worden. Zelfbestuiving (al dan niet kunstmatig is in deze bloemen niet mogelijk (plant tweehuizig). Zowel na kruisbestuiving als na kruisbestuiving na bestuiving met vreemd pollen (Campanula rotundifolia) is de vruchtzetting 100 %. Insectenbestuiving (vergelijkbare datum) levert 33,3 % vruchtzetting. Het effect van meerdere malen bestuiven is niet onderzocht (zie ook figuur 187).
De zaadzetting na kruisbestuiving is 84,3 % (n=1) en na kruisbestuiving na bestuiving met vreemd pollen neemt dit percentage af tot 51,6 % (sd: 17,1; n=2). Insectenbestuiving levert een significant lagere zaadzetting op (6,9 % (sd: 11,9; n=3)) als na kruisbestuiving en kruisbestuiving na bestuiving met vreemd pollen (zie figuur 188).

3.10 Lychnis flos-cuculi.

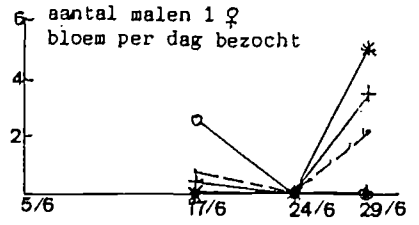
3.10.1 Morfologie.
De ongeveer 50 cm hoge planten hebben rose, protandrische bloemen. De bloemen hebben net als de bloemen van Melandrium een lange kroonbuis. De kroonslippen zijn diep ingesneden. De bloemen bloeien 5 tot 7 dagen. De 10 meeldraden staan in 2 rijen. In het eerste stadium zijn de helmhokken in de bovenste meeldradenrij (boven in de buis) open. Dit stadium duurt 1 tot 1½ dag. In het volgende stadium (duurt ook 1 tot 1½ dag) is de tweede meeldradenrij verder naar boven gegroeid en zijn de helmhokken van deze meeldradenrij open. In het laatste stadium is de bloem vrouwelijk. De stamper heeft geen stijlen en 5 stigma's die net als bij Melandrium omkrullen en uit de bloem steken. Dit stadium duurt 3 tot 4 dagen.

3.10.2 Dichtheid en populatieoppervlakte.
De bloemen in de populatie bloeiden al ongeveer 2 weken voor 5/6, zodat de totale bloeiduur van de populatie iets meer dan een maand is (juni). De dichtheid van de bloeiende bloemen is rond 20/6 het hoogst. De dichtheid van plot 1 en 2 is ongeveer gelijk (hoogst 12,7 bloemen/m²); de dichtheid van plot 4 is hoger (hoogst 24,0 bloemen/m²). De dichtheid van plot 3 is zeer hoog (hoogst 113 bloemen/m²). Zie ook figuur 189. De dichtheden van de plots zijn significant verschillend, de verschillende data niet. Het percentage vrouwelijke bloemen is nogal variabel (tussen de 11,6 en 61,5 %; zie figuur 193). De oppervlakte van de populatie is ongeveer 1200 m².

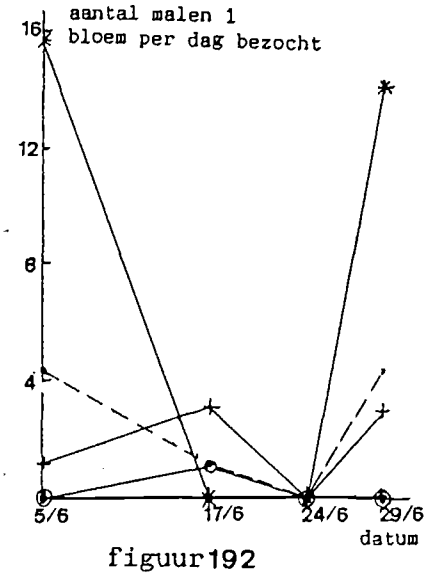
3.10.3 Insectenbezoek.
De bloemen worden voornamelijk bezocht door hommels en zweefvliegen. De bloemen in plot 1 en 2 worden nauwelijks bezocht (hoogst 1,1 maal per bloem per dag). De bloemen in plot 3 worden redelijk veel bezocht (hoogst 3,0 maal per bloem per dag) en de bloemen in plot 4 worden het meest bezocht (hoogst 14,1 maal per bloem per dag). Er is geen datum aan te wijzen



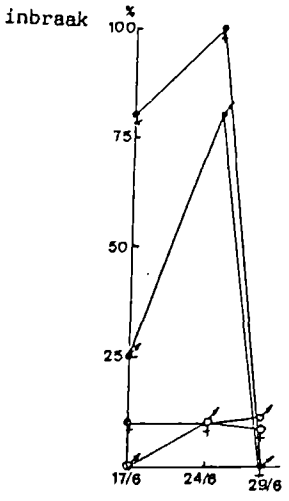
figuur 189



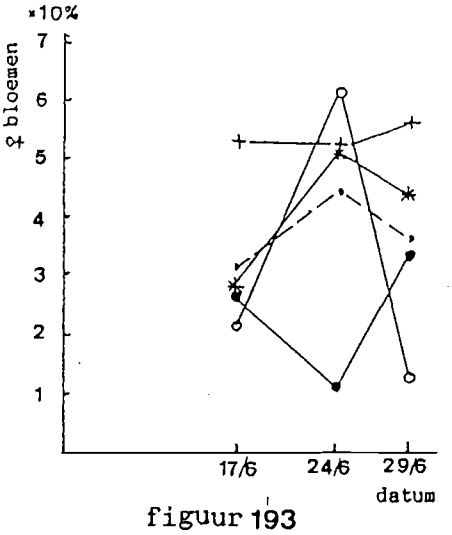
figuur 190



figuur 192

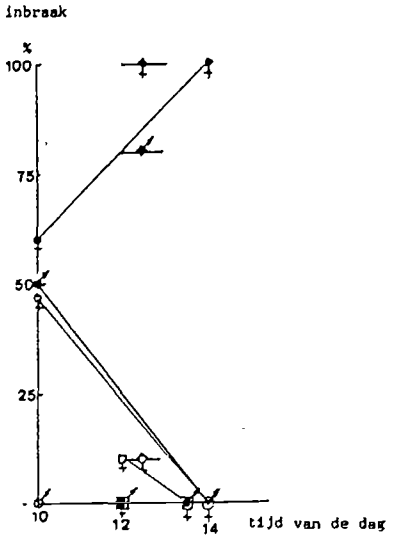


figuur 191

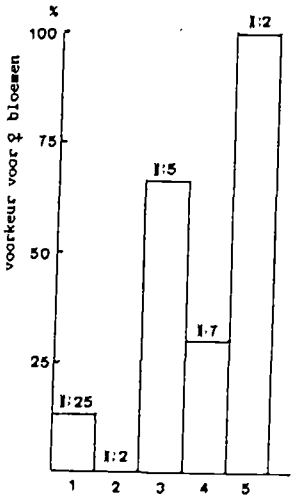


figuur 193

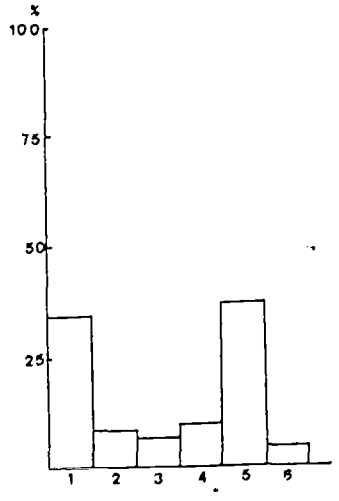
Fig.189 De dichtheid van de bloemen van L.flos-cuculi op de verschillende data. • =plot 1, o=plot 2, +=plot 3, *=plot 4,--- =gemiddelde. De plots zijn significant verschillend van elkaar.
Fig.190 Het aantal malen dat een bloem van L.flos-cuculi werd bezocht op de verschillende data. Legenda zie fig.189. De verschillen zijn niet significant.
Fig.191 Het percentage bloemen van L.flos-cuculi met perforaties op de verschillende data. ♀ =vrouwelijke bloem, ♂ =mannelijke bloem, ingekleurd= bij hoge dichtheid, open= bij lage dichtheid. De waarden op de verschillende data zijn significant verschillend.
Fig.192 Het aantal malen dat een bloem van L.flos-cuculi is bezocht per dag op de verschillende dagen. Legenda zie fig.189. Alle verschillen zijn niet significant.
Fig.193 Het percentage vrouwelijke bloemen in de populaties van L.flos-cuculi. Legenda zie fig.189. Alle verschillen zijn niet significant.



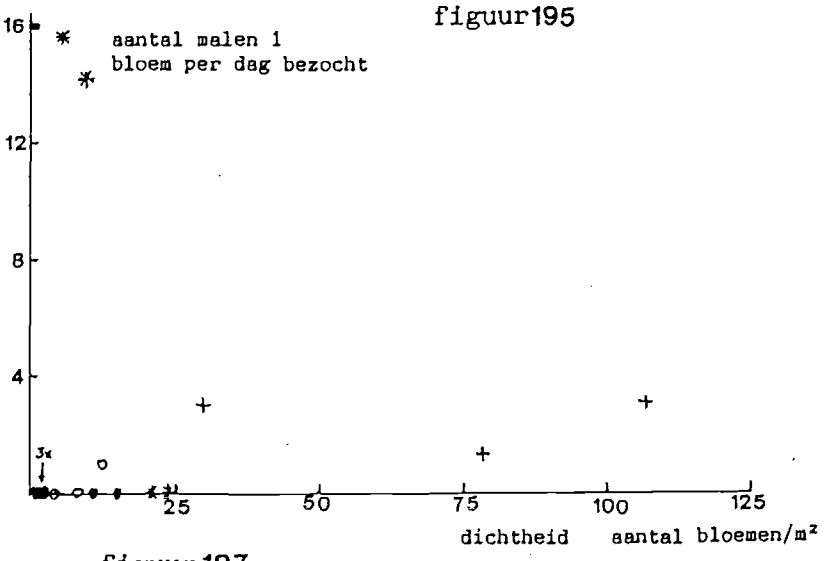
figuur 194



figuur 195



figuur 196



figuur 197

Fig.194 Het percentage bloemen van L.flos-cuculi met perforaties op verschillende tijden van de dag. Legenda zie fig.191. Alle verschillen zijn niet significant.
Fig.195 Het percentage van de bezochte bloemen van L.flos-cuculi wat vrouwelijk was. 1=B.lapidarius, 2=B.pascuorum, 3=B.terrestris, 4=B.pratorum, 5=Rhingia campestris.
Fig.196 De verdeling van het bezoek aan L.flos-cuculi. Legenda zie fig.195, 6=overige (zweefvliegen en vliegen). 100 %= 85 bezoeken.
Fig.197 Het aantal malen dat een bloem van L.flos-cuculi is bezocht ten opzichte van de dichtheid van de bloeiende bloemen. Legenda zie fig.189.

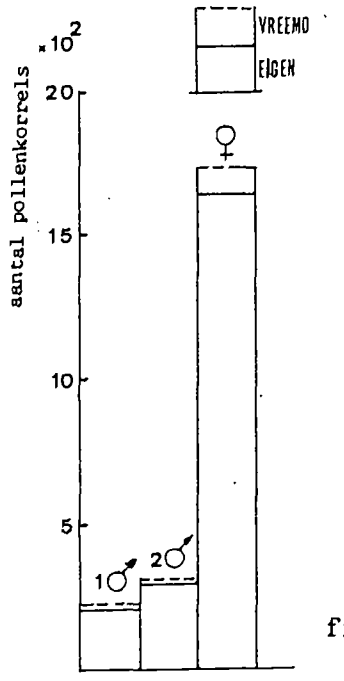
waarop de bloemen in alle plots het meest bezocht werden (zie figuur 192). Alle verschillen zijn niet significant.
Op 5/6 is er geen onderscheid gemaakt tussen bezoek aan mannelijke of vrouwelijke bloemen, op de andere waarnemingsdata wel. De hoeveelheid bezoek aan alleen vrouwelijke bloemen is veel lager dan het totale bezoek, en alleen op 29/6 blijft het bezoek het hoogst in plot 3 en 4 (zie figuur 190). De verschillen tussen de plots en de data zijn weer niet significant.
De bloemen worden het meest bezocht door Rhingia campestris en Bombus lapidarius (zie figuur 196). Rhingia bezoekt alleen vrouwelijke bloemen en foerageert op nectar. De zweefvliegen die de bloemen bezoeken, bezoeken ook de bloemen van andere planten in de populatie zoals de boterbloem, vergeetmijnietje, pinksterbloem en grootbloemige muur. De hommels die de bloemen bezochten foerageerden op nectar en hadden nooit pollenklompjes bij zich. De hommels hadden niet of nauwelijks voorkeur voor vrouwelijke bloemen (zie figuur 195). Hoewel nooit is waargenomen dat de hommels gaatjes aan het maken waren in de bloemen, werden toch regelmatig bloemen gevonden met perforaties in de kelk. Dit percentage is hoger in vrouwelijke bloemen en bij hoge dichtheden van bloeiende bloemen (zie figuur 191). Het percentage is het hoogst op 24/6 nl. 100 %. Er is geen trend naar af of toename in de loop van de dag (zie figuur 194).
Er zijn negatieve, maar niet significante correlaties tussen het aantal malen dat een bloem of een vrouwelijke bloem wordt bezocht en de dichtheid van bloeiende bloemen (zie ook figuur 197). De relatie met de populatiegrootte is niet onderzocht daar maar één populatie is bekeken.

3.10.4 Hoeveelheid pollen op de stigma's.

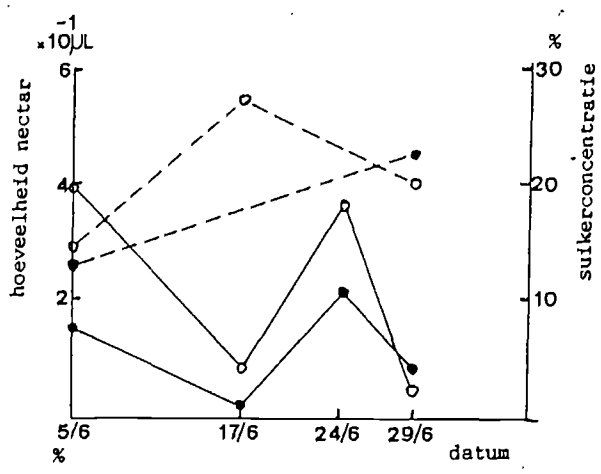
Er is significant meer pollen op de stigma's in het vrouwelijke stadium (127,6 korrels/stigma (sd: 110,9 ,n=7) als in het mannelijke stadium (eerste mannelijke stadium: 4,9 korrels/stigma (sd: 9,8 ,n=10); tweede mannelijke stadium: 9,1 korrels/stigma (sd: 10,6 ,n=9); pollen op de "stigma's" van mannelijke bloemen zal niet tot bevruchting leiden). Alleen in het vrouwelijke stadium was er vreemd pollen op de stigma's aanwezig: 3,0 korrels/stigma (sd: 2,1 ,n=7). Dit pollen was afkomstig van Composieten en Rhinanthus maar het grootste deel was van een onbekende soort.
Voor de hoeveelheid pollen op en naast de stigma's geldt hetzelfde; alleen de hoeveelheden zijn hoger (vrouwelijke stadium: 164,1 korrels/stigma (sd: 131,2; n=7). De hoeveelheid vreemd pollen is significant hoger op de stigma's van het vrouwelijke stadium (vrouwelijke stadium: 9,6 korrels/stigma (sd: 6,4; n=7)). Zie ook figuur 198.

3.10.5 Nectar in de bloemen.

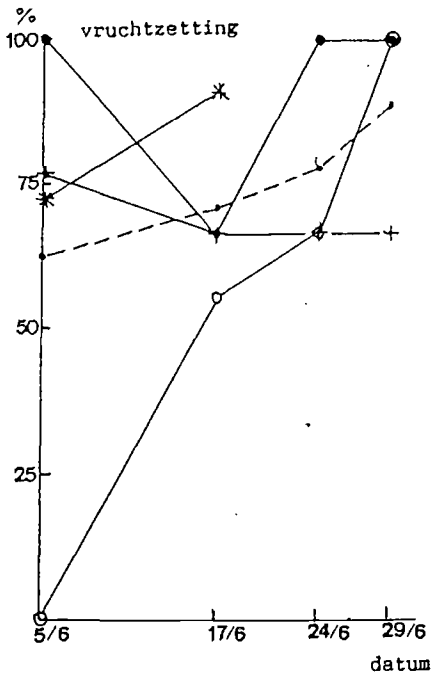
De hoeveelheid nectar in de bloemen blijft ongeveer gelijk (op 17/6 en 29/6 iets lager) in de loop van het bloeiseizoen. De hoeveelheid nectar is hoger in de bloemen bij de lage dichtheden (niet significant; hoogste waarde 0,39 µl (sd: 0,37; n=20).
De suikerconcentratie van de nectar blijft ook ongeveer gelijk in de loop van het bloeiseizoen en is het hoogst op 17/6 (27,5 % (sd: 27,6; n=2). Zie ook figuur 199.
De hoeveelheid nectar is rond 14.00 Of 15.00 het laagst (zie figuur 202) en is meestal hoger in de vrouwelijke bloemen en in de bloemen op plaatsen met lage dichtheden. Alle genoemde verschillen zijn niet significant.



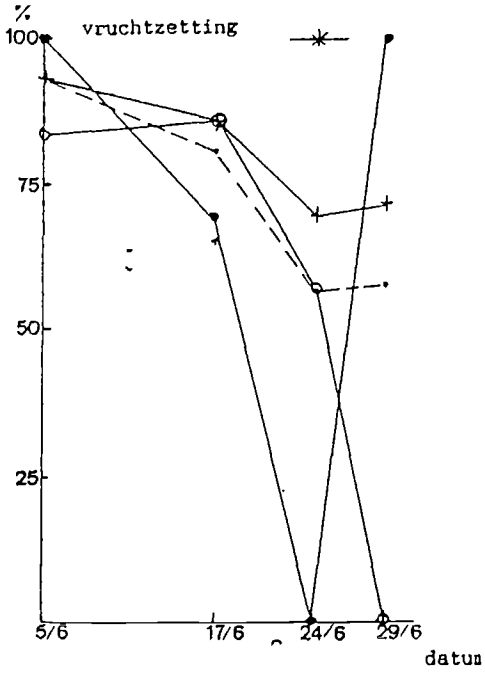
figuur 198



figuur 199



figuur 200



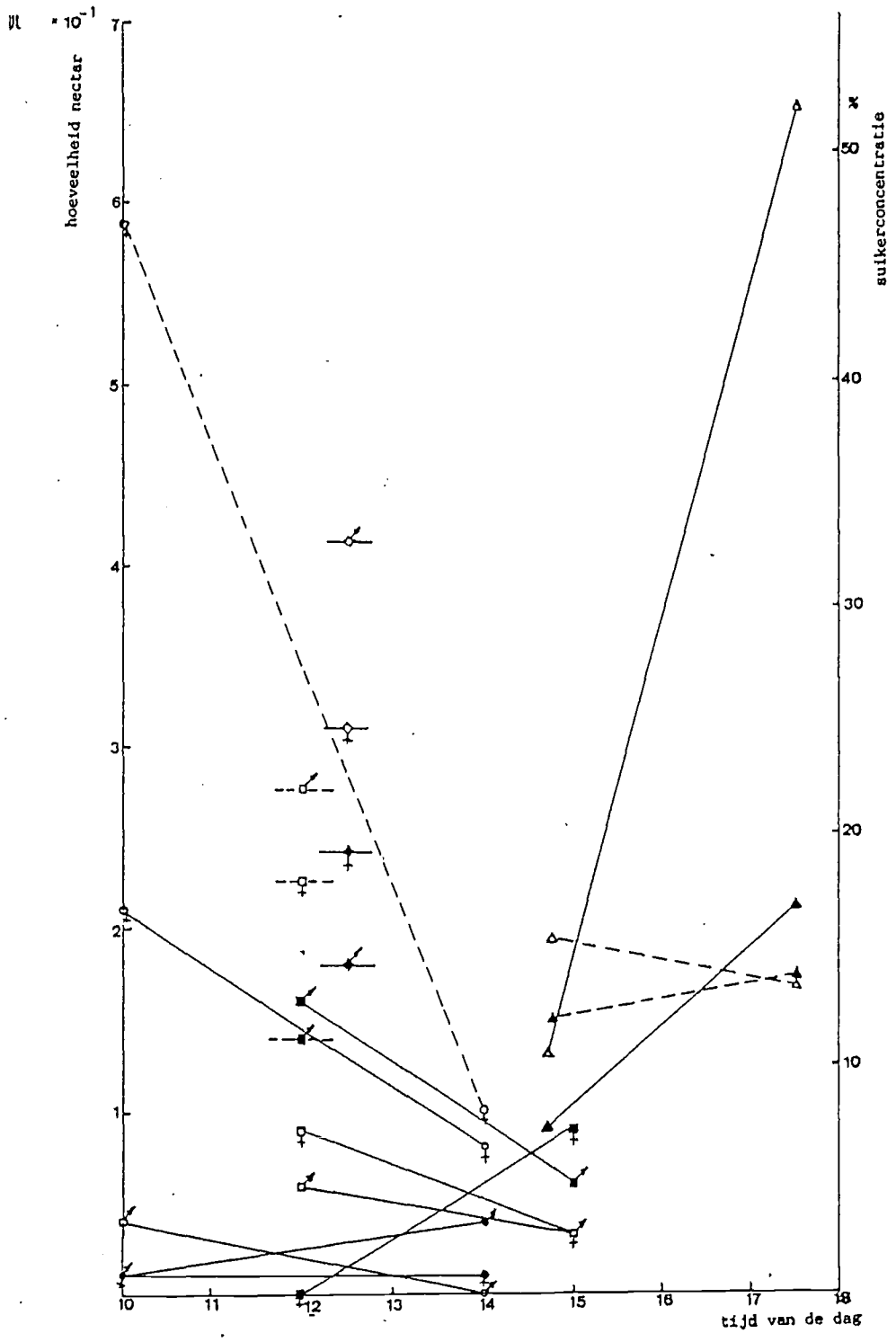
figuur 201

Fig.198 De hoeveelheid pollenkorrels op en naast de stigma's in de preparaten (Lychnis flos-cuculi). 1♂=helmhokken eerste meeldradenrij open, 2♂= helmhokken tweede meeldradenrij open, ♀ = vrouwelijk stadium. Zowel de hoeveelheid pollen van Lychnis als andersoortig pollen is significant hoger in het ♀ stadium.

Fig.199 De hoeveelheid nectar en de suikerconcentratie van de nectar in de bloemen van L.flos-cuculi op de verschillende data. • = bij hoge dichtheden aan bloemen, o= bij lage dichtheden aan bloemen, ___= hoeveelheid nectar, ---= suikerconcentratie van de nectar. De hoeveelheden zijn op de verschillende data significant verschillend.

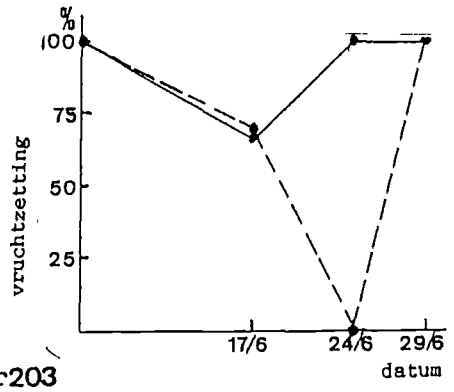
Fig.200 De vruchtzetting in de bloemen van L.flos-cuculi. Legenda zie fig.189. Alle verschillen zijn niet significant.

Fig.201 De vruchtzetting in de bloemen van L.flos-cuculi na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving. Legenda zie fig.189. Alle verschillen zijn niet significant.

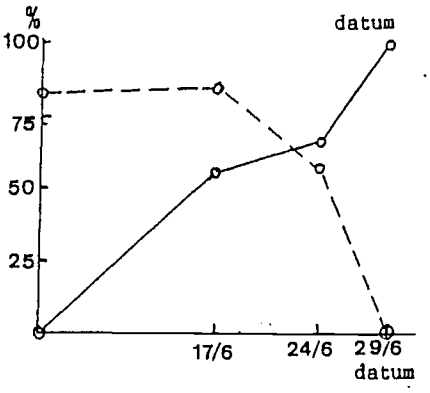


figuur 202

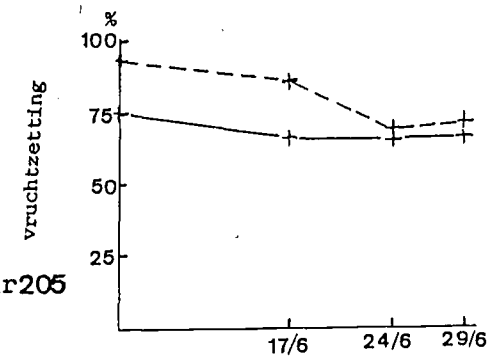
Fig.202 De hoeveelheid nectar en de suikerconcentratie van de nectar in de bloemen van L.flos-cuculi op verschillende tijden van de dag. ▲= 5/6, ● = 17/6, ♦= 24/6, ■= 29/6, open= lage dichtheid, geloten= hoge dichtheid, ♀ = vrouwelijke bloem, ♂ = mannelijke bloem, _____ = hoeveelheid,---= concentratie. Significant verschillend zijn de concentraties op de verschillende tijden van de dag bij ▲.



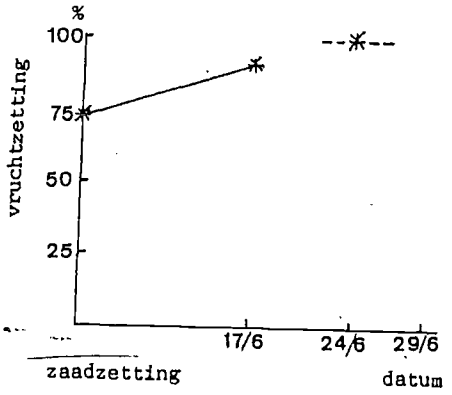
figuur203



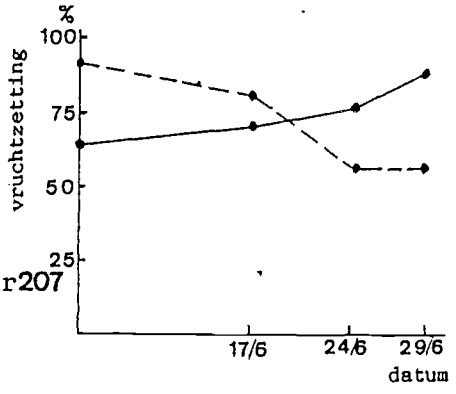
figuur204



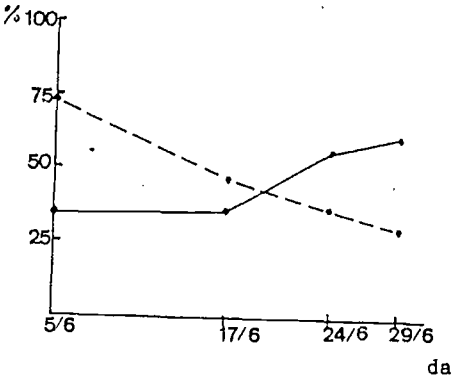
figuur205



figuur206



figuur207



figuur208

Fig.203 De vruchtzetting in de bloemen van L.flos-cuculi op de verschillende data in plot 1. ___= na insectenbestuiving, ---= na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving. Alle verschillen zijn niet significant.

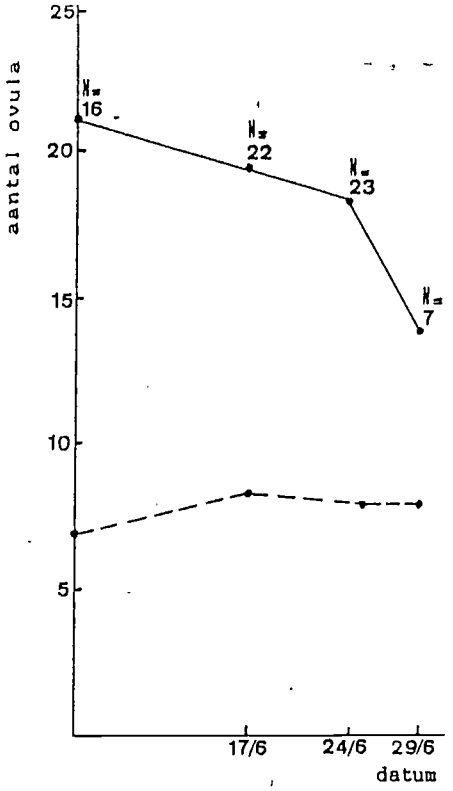
Fig.204 De vruchtzetting in de bloemen van L.flos-cuculi op de verschillende data in plot 2. Legenda zie fig.203. Alle verschillen zijn niet significant.

Fig.205 De vruchtzetting in de bloemen van L.flos-cuculi op de verschillende data in plot 3. Legenda zie fig.203. Alle verschillen zijn niet significant.

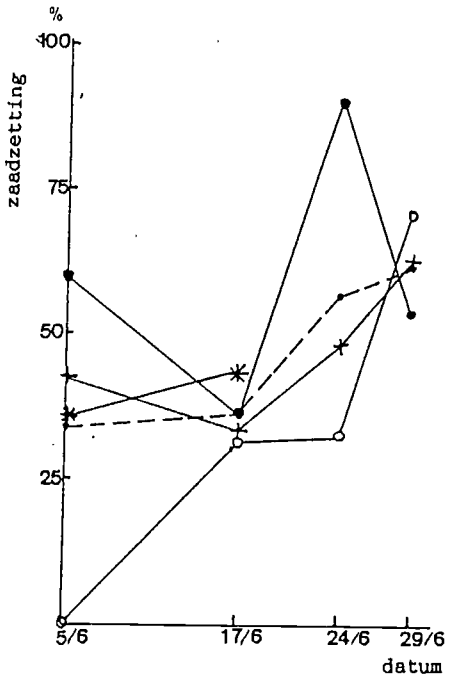
Fig.206 De vruchtzetting in de bloemen van L.flos-cuculi op de verschillende data in plot 4. Legenda zie fig.203. Alle verschillen zijn niet significant.

Fig.207 De gemiddelde vruchtzetting in de plots van L.flos-cuculi. Legenda zie fig.203. Alle verschillen zijn niet significant.

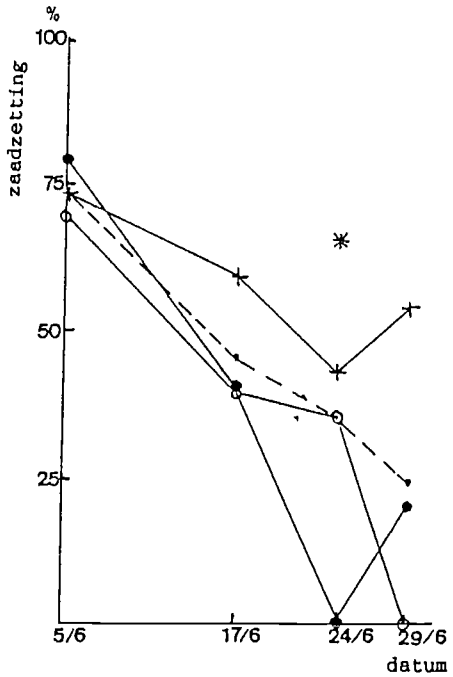
Fig.208 De gemiddelde zaadzetting in de bloemen van L.flos-cuculi op de verschillende data. Legenda zie fig.203. Alle verschillen zijn niet significant.



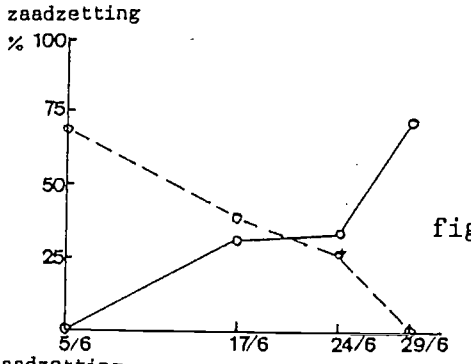
figuur 209



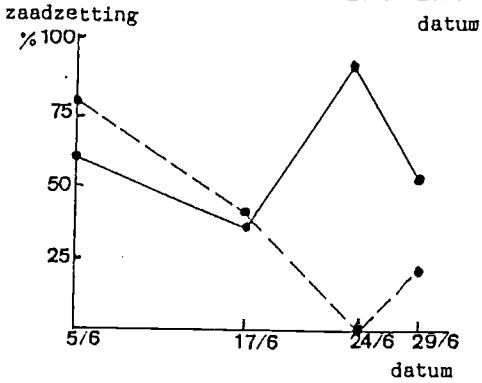
figuur 210



figuur 211



figuur 212



figuur 213

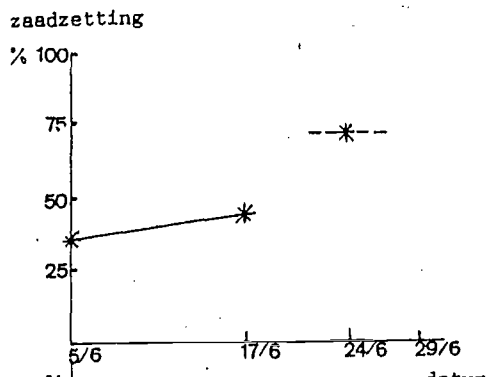
Fig.209 Het aantal ovula in de bloemen van L.flos-cuculi op de verschillende data. ___ = maximum, ---= gemiddelde. Alle verschillen zijn niet significant.

Fig.210 De zaadzetting in de bloemen van L.flos-cuculi op de verschillende data. Legenda zie fig.189. Alle verschillen zijn niet significant.

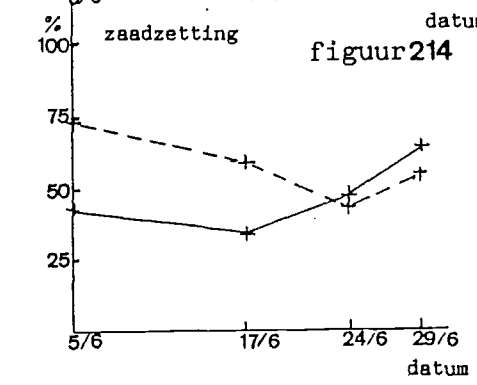
Fig.211 De zaadzetting in de bloemen van L.flos-cuculi na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving op de verschillende data. Legenda zie fig.189. De data zijn significant verschillend voor plot 3.

Fig.212 De zaadzetting in de bloemen van L.flos-cuculi op de verschillende data in plot 2. Legenda zie fig.203. Alle verschillen zijn niet significant.

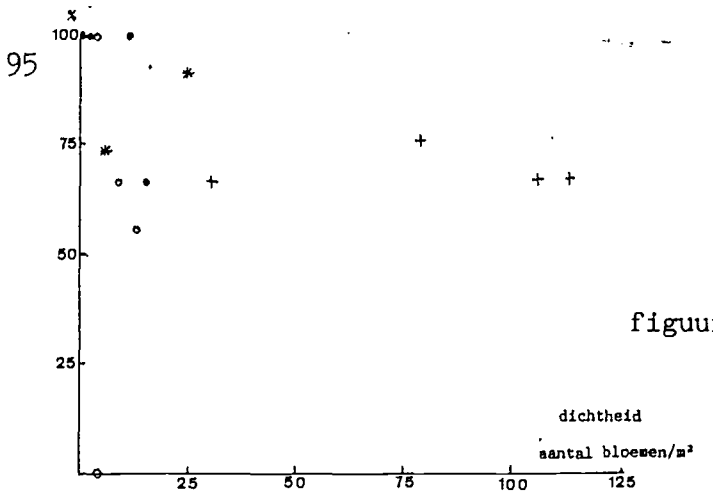
Fig.213 De zaadzetting in de bloemen van L.flos-cuculi op de verschillende data in plot 1. Legenda zie fig.203. Alle verschillen zijn niet significant.



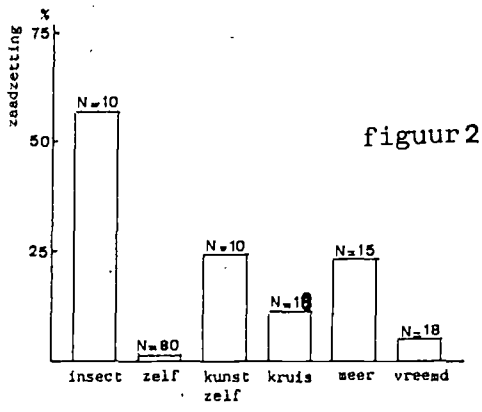
figuur 214



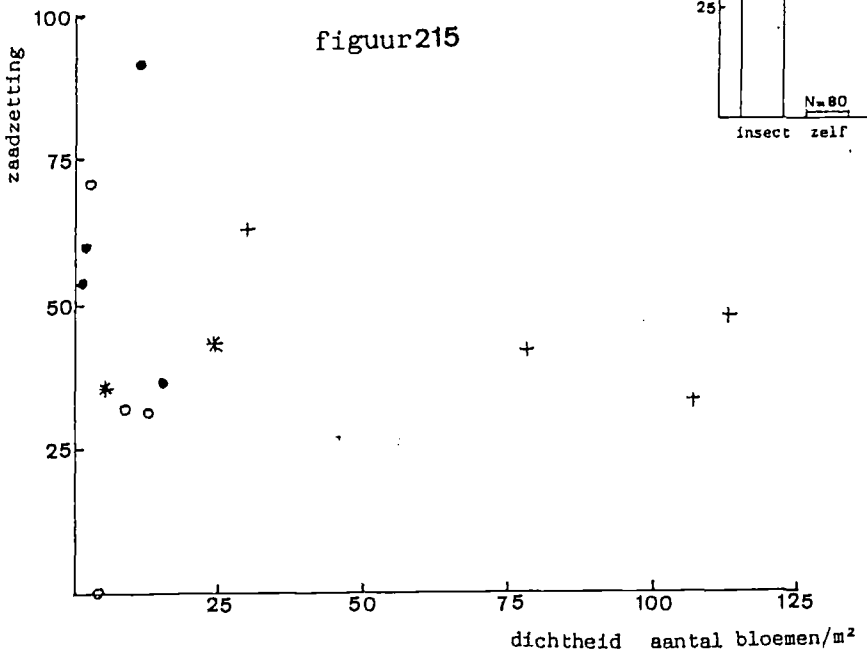
figuur 215



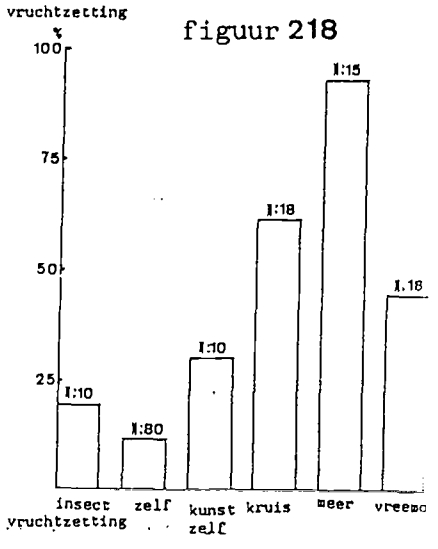
figuur 21



figuur 217



figuur 219



figuur 218

Fig.214 De zaadzetting in de bloemen van L.flos-cuculi op de verschillende data in plot 4. Legenda zie fig.203. Alle verschillen zijn niet significant.
Fig.215 De zaadzetting in de bloemen van L.flos-cuculi op de verschillende data in plot 3. Legenda zie fig.203. De 2 typen bestuiving zijn significant verschillend op 5/6 en 17/6.
Fig.216 De vruchtzetting in de bloemen van L.flos-cuculi ten opzichte van de dichtheid van de bloemen. Legenda zie fig.189.
Fig.217 De zaadzetting in de bloemen van L.flos-cuculi na verschillende typen bestuiving. Legenda zie fig.14, meer= 3 x bestuiven, vreemd=pollen van Trifolium pratense. Significant verschillend zijn: insect-alle andere typen, zelf-kruis, zelf-meer, kunst zelf-meer, meer-vreemd.
Fig.218 De vruchtzetting in de bloemen van L.flos-cuculi na verschillende typen bestuiving. Legenda zie fig.217.
Fig.219 De zaadzetting in de bloemen van L.flos-cuculi ten opzichte van de dichtheid van de bloemen. Legenda zie fig.189.

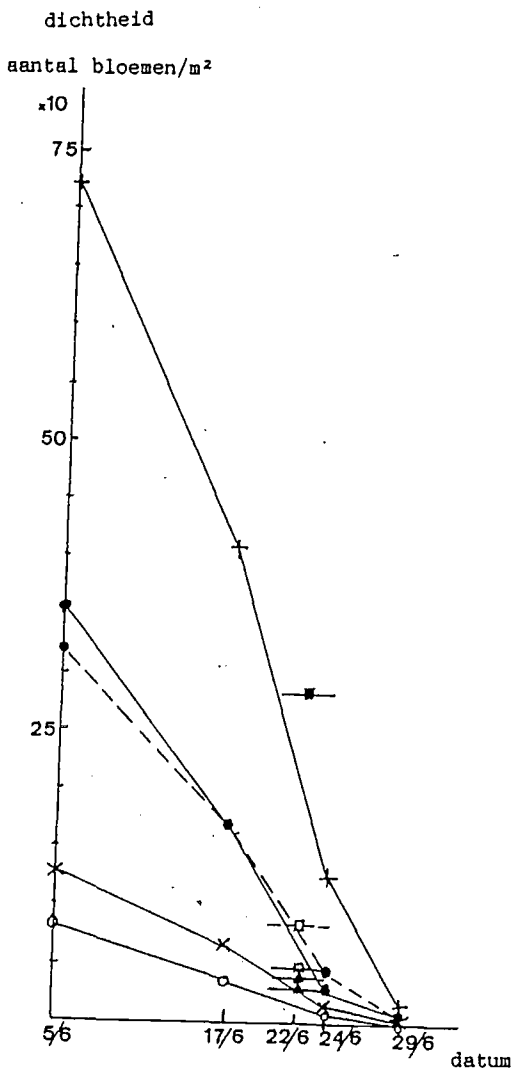
De nectarproductie (gekooide bloemen, meting na 2 uur) is in het eerste mannelijke stadium 0,04 µl/uur (n=2), in het tweede mannelijke stadium 0,00 µl/uur (n=2), in het vrouwelijke stadium 0,56 µl/uur (n=3) en in het oude vrouwelijke stadium 0,07 µl/uur (n=1). De suikerconcentratie varieerde van 27 % tot 35 % en er was geen correlatie met een bepaald stadium.

3.10.6 Vruchtzetting en zaadzetting.

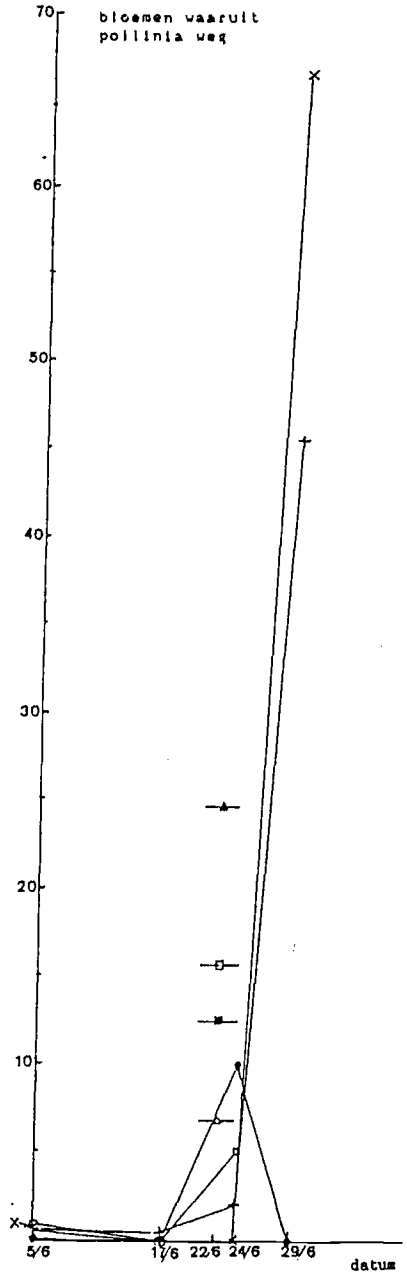
De gemerkte bloemen werden na ± 2 weken verzameld. De vruchtzetting na insectenbestuiving neemt iets toe in de loop van het bloeiseizoen en is over het algemeen het hoogst in plot 1 (varierend van 66,7 tot 100 %) en het laagst in plot 2 (varierend van 0 tot 100 %). Zie ook figuur 200. Alle gevonden verschillen zijn niet significant. De vruchtzetting na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving neemt af in de loop van het bloeiseizoen en varieert van 0 tot 100 % (zie figuur 201). De verschillen zijn niet significant. De vruchtzetting na insectenbestuiving neemt alleen in plot 3 en 4 iets toe (niet significant) na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving (zie figuren 203 t/m 207).
Het gemiddeld aantal ovula blijft ongeveer gelijk in het bloeiseizoen nl. 78,0 ovula (n=4 data). Het maximum aantal ovula neemt af in het bloeiseizoen (van 212 naar 138; zie figuur 209).
De zaadzetting na insectenbestuiving vertoont eenzelfde beeld als de vruchtzetting en varieert van 0 tot 90,2 % (zie figuur 210). De zaadzetting na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving vertoont ook eenzelfde beeld als de vruchtzetting en varieert van 0 tot 79,3 % (zie figuur 211). Deze zaadzetting neemt in de bloemen in plot 3 significant af in de loop van het bloeiseizoen. De zaadzetting na insectenbestuiving neemt alleen in plot 4 toe na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving (zie figuren 208, 212 t/m 215). Alle verschillen zijn wat betreft de zaadzetting en behalve als dit erbij staat, niet significant.
Er zijn negatieve, maar niet significante, correlaties tussen de zaadzetting en de dichtheid en de vruchtzetting en de dichtheid van de bloeiende bloemen (zie figuren 216 en 219). Er is geen correlatie tussen de hoeveelheid insectenbezoek en de zaadzetting of de hoeveelheid insectenbezoek aan vrouwelijke bloemen en de zaadzetting, ook niet als het bloeiseizoen gesplitst wordt in 2 delen of als het bezoek per plot wordt bekeken.

3.10.7 Verschillende typen bestuiving.

De vruchtzetting is na zelfbestuiving het laagst (11,3 %, n=80) en neemt toe na kunstmatige zelfbestuiving (30,0 %, n=10), neemt nog meer toe na kruisbestuiving (61,1 %, n=18) en neemt nog meer toe na meerdere malen (3 x) bestuiven (93,3 %, n=15). De vruchtzetting na kruisbestuiving na bestuiving met vreemd pollen (Trifolium pratense) neemt af in vergelijking met kruisbestuiving. Zie ook figuur 218. De vruchtzetting na insectenbestuiving is iets hoger dan na kruisbestuiving (65,3 %, n=4 plots).
De zaadzetting vertoont ongeveer hetzelfde beeld. Alleen de zaadzetting na kunstmatige zelfbestuiving is hoger (24,1 %, sd:37,8 ,n=10) dan na kruisbestuiving, meerdere malen bestuiven en kruisbestuiving na bestuiving met vreemd pollen (zie figuur 217). De zaadzetting na zelfbestuiving is significant lager dan na kruisbestuiving of na meerdere malen bestuiven en de zaadzetting na meerdere malen bestuiven is significant lager dan na kunstmatige zelfbestuiving en significant hoger dan na



figuur 219a



figuur 220

Fig.219a De dichtheid van de bloemen van D.majalis subsp.majalis en D.maculata in de verschillende plots op de verschillende data. D.majalis: ● =plot 1, o=plot 2, +=plot 3, x=plot 4 (Hornbulten),-- -- gemiddeld; D.maculata: ✱=plot 1, ▲=plot 2, □=plot 3, ■=plot 4,--□--=gemiddelde (Mosbeek). Alle verschillen zijn niet significant.

Fig.220 Het percentage bloemen van D.majalis subsp.majalis of D.maculata waaruit pollinia weg waren. Legenda zie fig.219a. De waarden op de verschillende data zijn significant verschillend.

kruisbestuiving na bestuiving met vreemd pollen. De zaadzetting na insectenbestuiving (56,7 %, sd:29,9 ,n=10) is significant hoger dan alle andere typen bestuiving.

3.11 Dactylorhiza majalis subsp.majalis.

3.11.1 Morfologie.

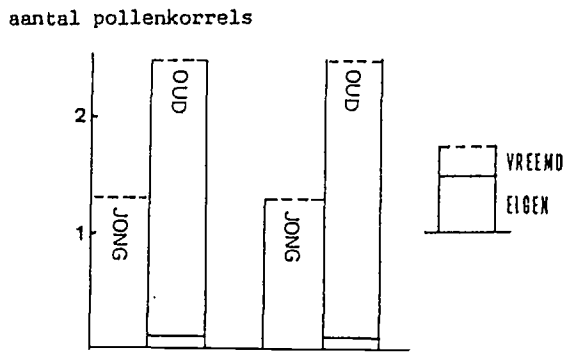
De ongeveer 30 cm hoge bloeistengel heeft aan het uiteinde een aar die 8 tot 33 rose bloemen bevat (meestal ± 17). De onderste bloemen in de aar bloeien eerst en iedere bloem bloeit 5 tot 10 dagen, gemiddeld ca. een week (schatting).
Er zijn per bloem 6 bloemdekbladen. Het onderste, breedste, wordt meestal als landingsplaats voor insecten beschouwd. De onderlip is eigenlijk het bovenste bloemdekblad, omdat het vruchtbeginsel tijdens de bloem gedraaid is. Na de bloei draait het weer terug. In het centrum van de bloem zit een soort zuiltje, dat verbonden is met de éne meeldraad en de stempel. De meeldraad en de stempel zijn van elkaar gescheiden door het snaveltje (rostellum). Wanneer men tegen het rostellum stoot komt het stuifmeel uit de twee helmhokjes in de vorm van twee pollinia vrij en deze kleven zich vast met de kleefschijfjes. Na enige tijd buigen de twee steeltjes om (Holm, 1978).

3.11.2 Dichtheid en populatieoppervlakte.

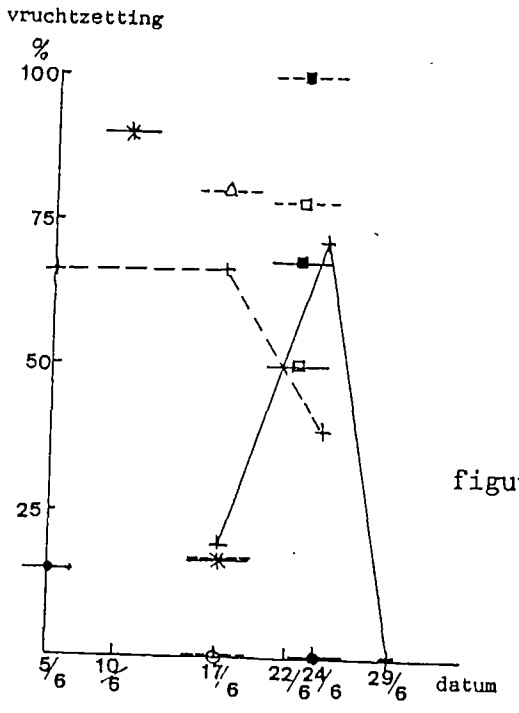
Plot 3 heeft de hoogste dichtheid aan bloemen (hoogste waarde 716,02 bloemen/m²), daarna volgen respectievelijk plot 1, plot 4 en plot 2 (zie figuur 219a). De verschillen zijn echter niet significant. De populatie bloeide al ongeveer 2 weken voorafgaand aan 5/6, zodat het eerste deel van de bloeitijd niet onderzocht is. De totale bloeitijd van de populatie is dan ca. 6 weken (voornamelijk juni). De oppervlakte van de populatie is geschat op 5000 m².

3.11.3 Insectenbezoek.

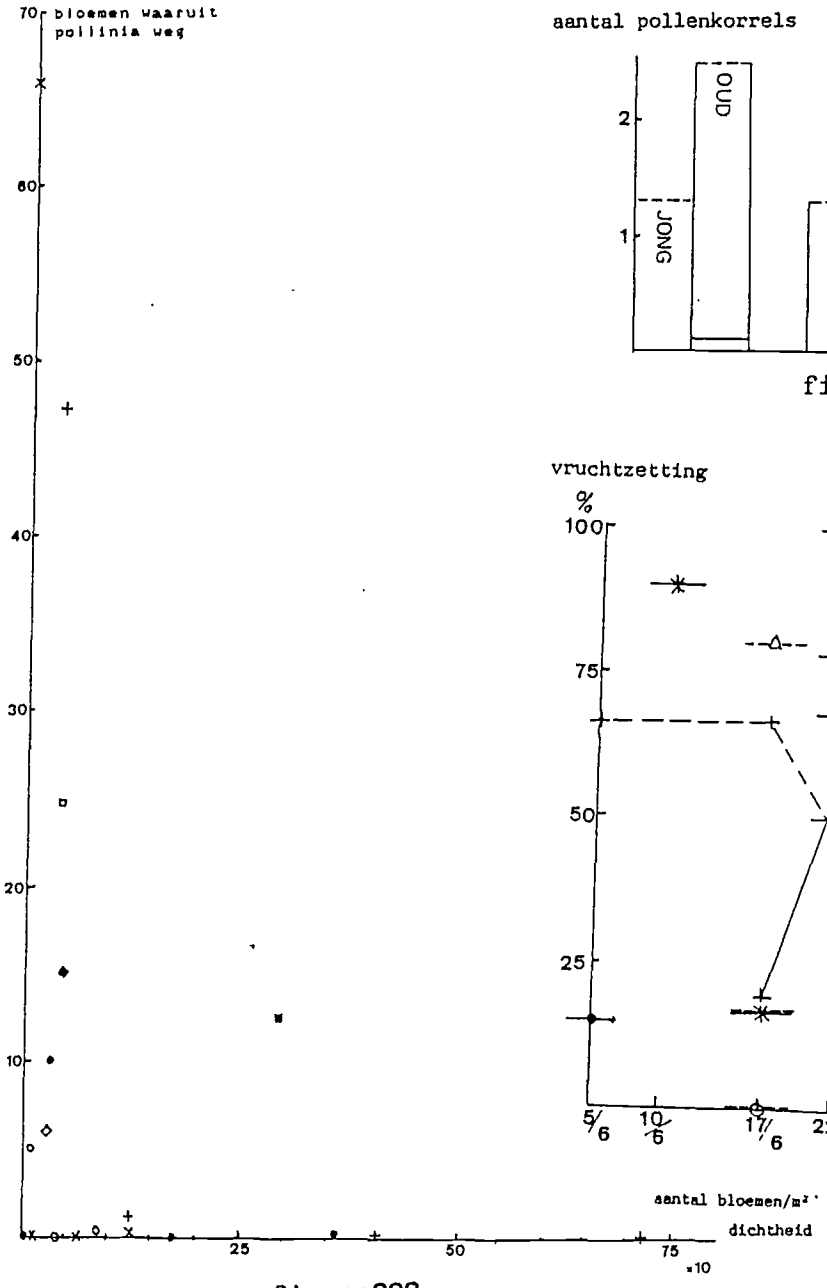
Tijdens de waarnemingen op de 4 dagen (± 6 uur per dag) die in de populatie onderzoek werden verricht heeft geen enkel insect de bloemen in de plots bezocht. Op 17/6 werd bij plot 4 een aardhommelkoningin waargenomen die 2 maal een bloeiwijze van D. majalis subsp.majalis bezocht. Op beide bloeiwijzen werden ± 8 bloemen bezocht. Hierbij stak het insect de kop iedere maal duidelijk in de bloem. Na het bezoek aan deze bloemen had de hommel echter geen pollinia op de kop. De hommel vervolgde zijn weg als volgt: de hommel bezocht 1 Senecio-bloeiwijze waar het pollen verzamelde, 1 Lychnis flos-cuculi bloem waar het nectar dronk, 1 Trifolium pratense bloeiwijze waar het nectar dronk, een aantal Rhinanthus angustifolius bloemen werden bezocht, er werd "aangevlogen" op een T. pratense bloeiwijze maar de bloemen werden alleen even aangeraakt en niet bezocht en vervolgens bezocht de hommel alleen nog bloemen van R.angustifolius. Of er op de stigma's van D. majalis subsp.majalis bij dit bezoek al dan niet pollinia waren gedeponeerd is niet bekend. Tijdens de waarnemingen op 17/6 aan Lychnis flos-cuculi op de Hornbulten werd éénmaal een steenhommel (werkster) waargenomen met één pollinium op de kop (deze hommel bezocht Lychnis). In Hortus de Wolff tenslotte, werd op 10/6 een aardhommelwerkster waargenomen die 1 bloem van één D. majalis subsp.majalis- bloeiwijze heel even bezocht. Deze hommel had voor en na het bezoek geen pollinia op de kop en bruine stuifmeelklompjes aan de poten.
Het percentage bloemen waarin pollinia op het stigma zaten ten



figuur 221

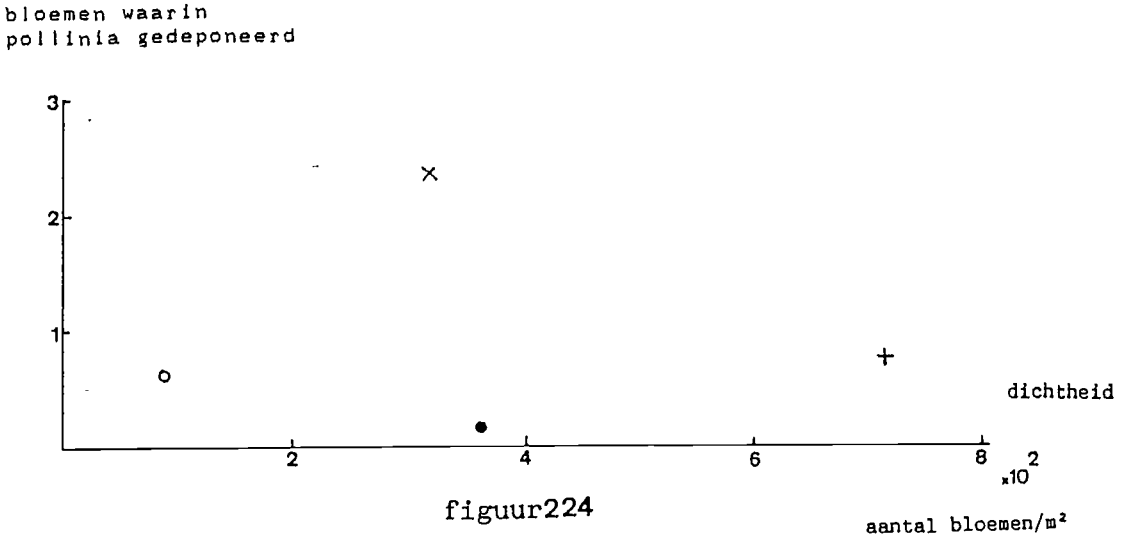


figuur 222

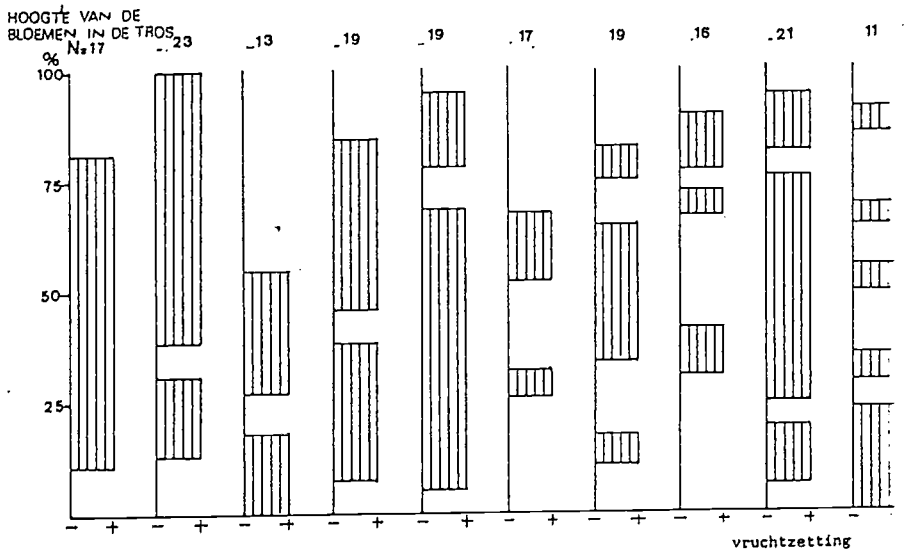


figuur 223

Fig.221 De hoeveelheid pollenkorrels op de stigma's van D.majalis subsp.majalis. jong= jonge bloem, oud= oude bloem, rechter kolom= op en naast stigma, linker kolom= op stigma. Alle verschillen zijn niet significant.
Fig.222 De vruchtzetting in de orchideeën. Legenda zie fig.219a. __= na insectenbestuiving,--= na insectenbestuivng + kunstmatige bestuiving, *= D.majalis subsp.majalis Hortus, ..--Δ-- =insectenbestuiving, pollinia op stigma waargenomen.
Fig.223 Het percentage bloemen van de orchideeën waaruit pollinia weg waren ten opzichte van de dichtheid. Legenda zie fig.219a. Voor ieder punt geldt n=30 planten.



figuur224



figuur225

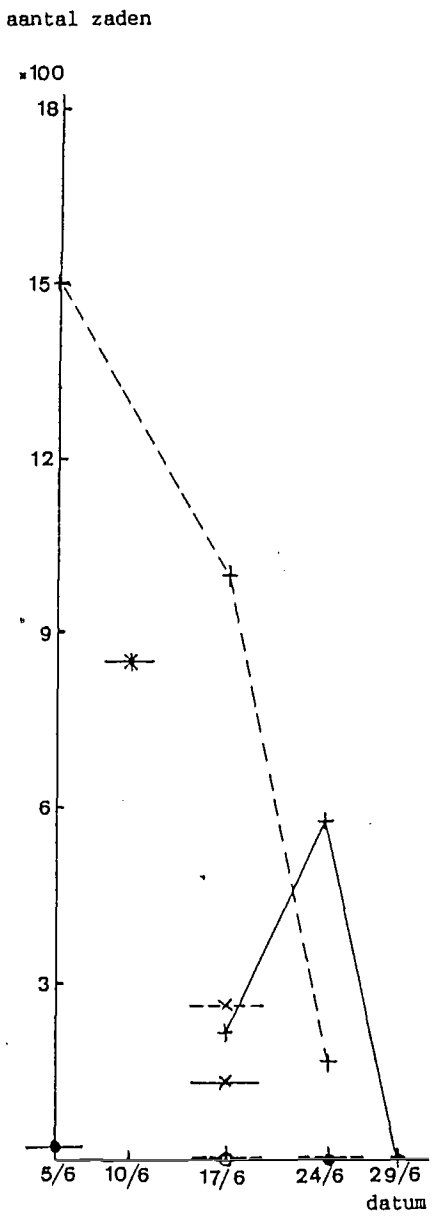
Fig.224 Het percentage bloemen waarin pollinia waren gedeponeerd (orchideeën) ten opzichte van de dichtheid. Legenda zie fig.219a.
Fig.225 De vruchtzetting in D.maculata in de Mosbeekpopulatie ten opzichte van de positie van de bloem in de tros. Het aantal bloemen in de tros=100 %. Onder=onderste bloemen, boven= bovenste bloemen. Vruchtzetting van de bloem is weergegeven met een + en een arcering. Het aantal bloemen in de tros is boven de balk vermeld.

opzichte van de dichtheid van de bloemen staat uitgezet in figuur 224 (hoogste waarde 2,35 %). De relatie is negatief maar niet significant. Het percentage bloemen waaruit pollinia verdwenen waren staat uitgezet in figuur 220. Opvallend is de toename van dit percentage aan het eind van het bloeiseizoen (hoogste waarde 66,67 %). Het percentage bloemen waaruit pollinia verdwenen waren ten opzichte van de dichtheid staat uitgezet in figuur 223. Er was een negatieve, maar niet significante correlatie tussen deze twee.
Regelmatig werden er kleine (2 tot 4 mm), meestal dode vliegjes in de bloemen gevonden. Het percentage bloemen met deze vliegjes varieerde van 0 tot 2,42 %. Het kwam niet voor dat deze vliegjes in de bloem zaten en dat ook pollinia op het stigma waren gedeponeerd.

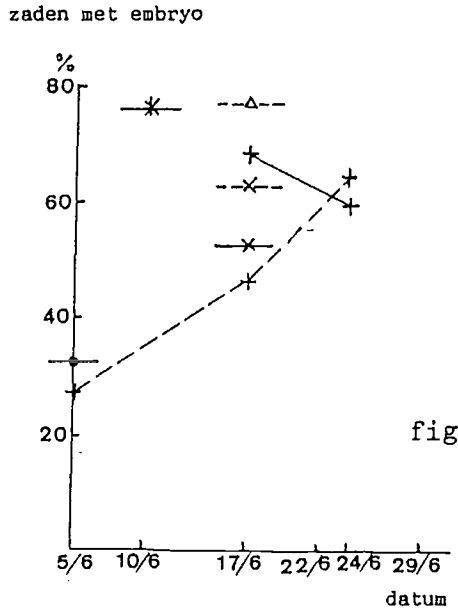
3.11.4 Hoeveelheid pollen op de stigma's.
Het aantal malen dat er pollinia aanwezig waren op de stigma's is al besproken onder 3.11.3. In figuur 221 staat het aantal orchideëen-pollen en andere pollenkorrels op (en naast) de stigma's uitgezet. Opvallend is het hoge aantal andersoortig pollen (hoogste waarde 2,4 korrels/stigma; sd: 3,1 ,n=10) t.o.v. orchideëen-pollen (hoogste waarde 0,1 tetraden/stigma; sd: 0,3; n=10) in vergelijking met de hoeveelheden andersoortig pollen op de stigma's van andere planten. Van welke soort dit andersoortig pollen was, is onbekend (1 maal werd Lychnis-pollen herkend). Verder valt op dat geen orchideëen-pollen op of naast de stigma's van de jonge stadia van de bloemen aanwezig was.

3.11.5 Nectar in de bloemen.
Ondanks dat regelmatig werd gemeten (op alle waarnemingsdagen, in alle plots, op de Hornbulten en in de Hortus (totaal n=>100), éénmaal ca. 2 uur na het beschadigen van het begin van de spoor) is er nooit nectar in de spoor of elders in de bloem aangetroffen.

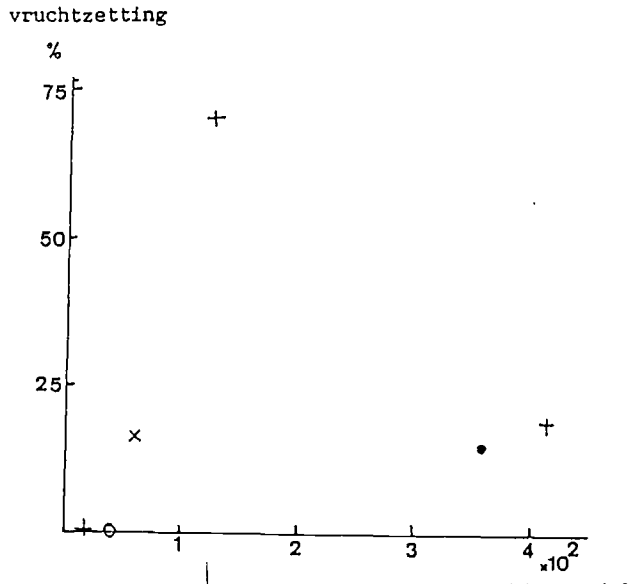
3.11.6 Vruchtzetting en zaadzetting.
De vruchtzetting (zie figuur 222) is zowel na insectenbestuiving als na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving nogal variabel maar is na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving (van 0 tot 66,7 %) over het algemeen hoger als na alleen insectenbestuiving (van 0 tot 18,4 %).
Het aantal zaden na insectenbestuiving is ook nogal variabel en in plot 3 en 4 is het aantal zaden na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving significant hoger (hoogste waarde 1500,0 zaden/zaaddoos, sd:1322,8 ,n=3) dan na insectenbestuiving (zie figuur 226). Het percentage zaden met embryos na insectenbestuiving is nogal variabel maar het percentage na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving neemt toe in de loop van het bloeiseizoen (plot 3; hoogste waarde 64,5 %, sd:11,7 ,n=5 ;significant). Het percentage na insectenbestuiving op 17/6 is significant hoger dan na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving (figuur 227).
Er is een positieve correlatie tussen de dichtheid en het aantal zaden of de vruchtzetting en een negatieve correlatie tussen de dichtheid en het percentage zaden met embryos. Zie ook figuur 228 t/m 230. Al deze correlaties zijn echter niet significant.
Tussen de zaadzetting en het percentage bloemen waaruit pollinia verdwenen waren is een positieve correlatie tussen 5/6 en 17/6 en een negatieve correlatie tussen 24/6 en 29/6 en samen ook een negatieve correlatie. Al deze correlaties zijn echter weer niet



figuur 226



figuur 227

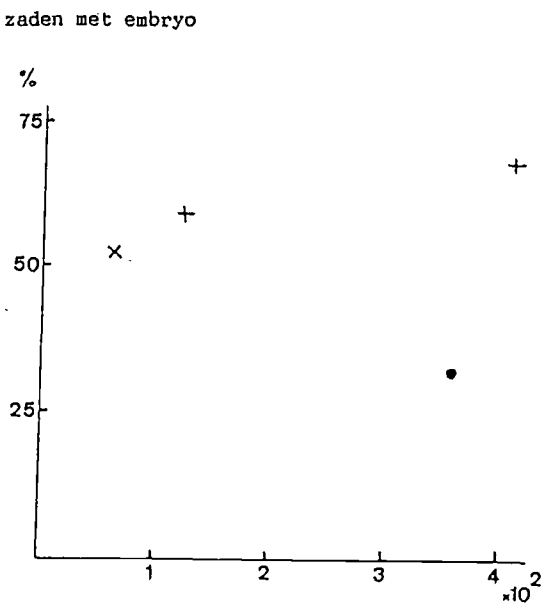


figuur 228

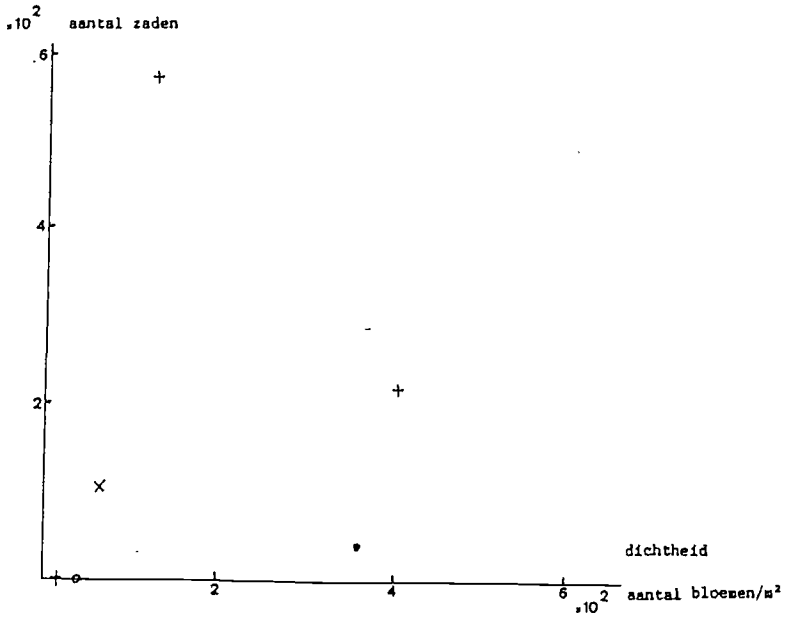
Fig.226 Het aantal zaden in de zaaddozen van de orchideeën op de verschillende data. Legenda zie fig.222. Significant verschillend zijn de 2 typen bestuiving op 5/6, plot 3 17/6, plot 3 24/6. De data zijn significant verschillend voor ____ plot 2 en 3 en--- plot 3. De plots zijn significant verschillend voor ____ en--- 17/6. * is significant verschillend van 5/6 Hornbulten en ▲ en plot 3 zijn significant verschillend.

Fig.227 Het percentage zaden met embryos bij D.majalis subsp. majalis op de verschillende data. Legenda zie fig.222. Significant verschillend zijn: de 2 typen bestuiving op 17/6 plot 3, plot 3 --- de data onderling, △ en plot 3 17/6.

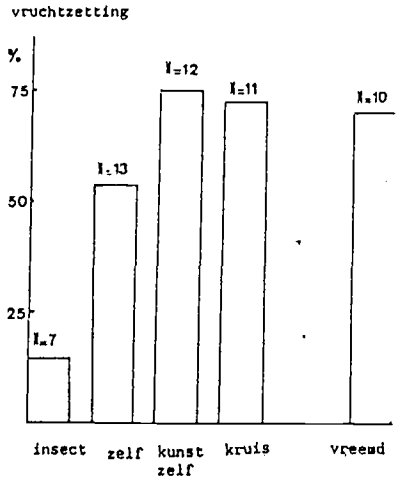
Fig.228 Het percentage vruchtzetting in D.majalis subsp. majalis ten opzichte van de dichtheid. Legenda zie fig.222.



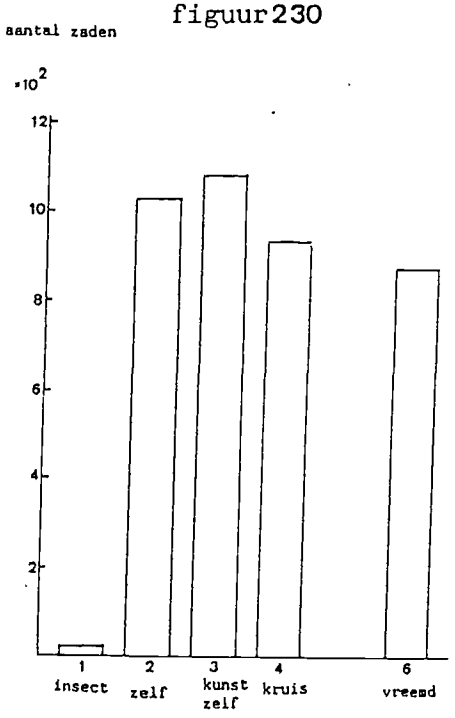
figuur229



figuur230

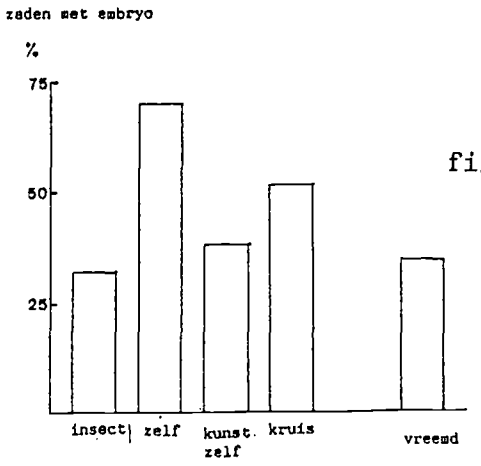


figuur231

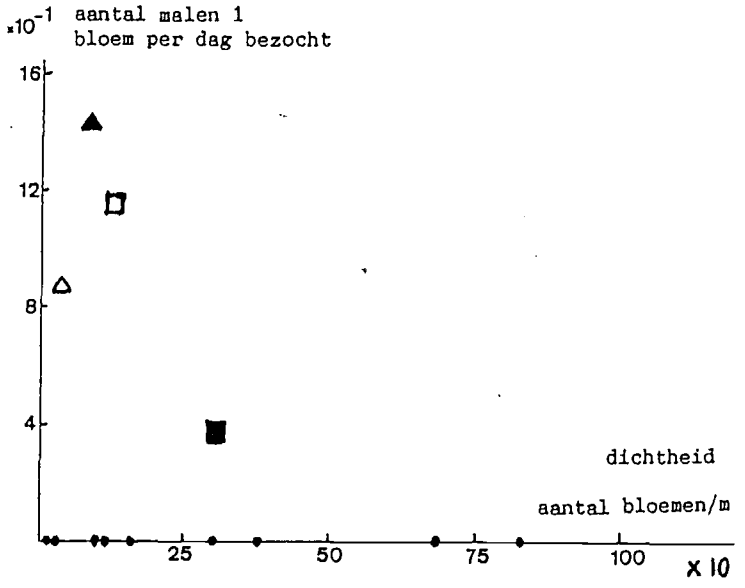


figuur232

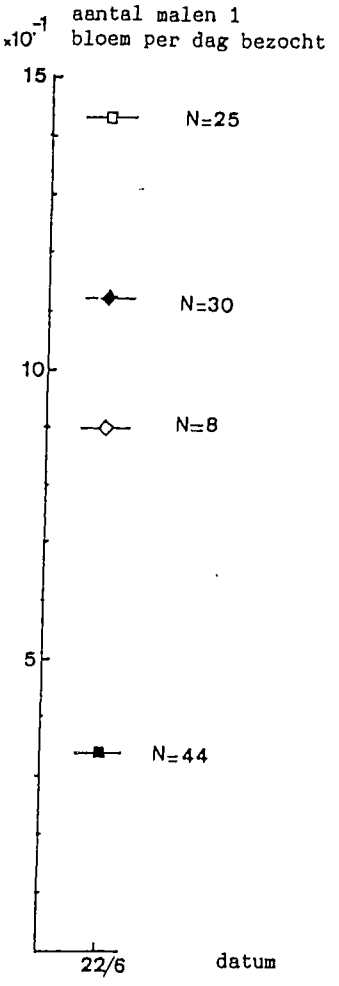
Fig.229 Het percentage zaden van D.majalis subsp.majalis met embryos ten opzichte van de dichtheid. Legenda zie fig.222.
Fig.230 Het aantal zaden van D.majalis subsp.majalis ten opzichte van de dichtheid. Legenda zie fig.222.
Fig.231 De vruchtzetting in de bloemen van D.majalis subsp. majalis na verschillende typen bestuiving. Legenda zie fig.14, vreemd pollen= soldaatje.
Fig.232 Het aantal zaden in de bloemen van D.majalis subsp. majalis na verschillende typen bestuiving. Legenda zie fig.231. Significant verschillend zijn: insect-alle andere typen bestuiving.



figuur233



figuur234



figuur235

Fig.233 Het percentage zaden van D.majalis subsp.majalis met embryos na verschillende typen bestuiving. Legenda zie fig.231. Proefgroottes zie ook fig.231.
Fig.234 Het aantal malen dat een bloem van D.majalis subsp.majalis of D.maculata per dag is bezocht ten opzichte van de dichtheid. D. majalis subsp.majalis: ● ; D. maculata: △=plot 1, ▲=plot 2, □=plot 3, ■=plot 4.
Fig.235 Het aantal malen dat een bloem van D.maculata per dag is bezocht op 22/6 in de Mosbeek. Legenda zie fig.234.

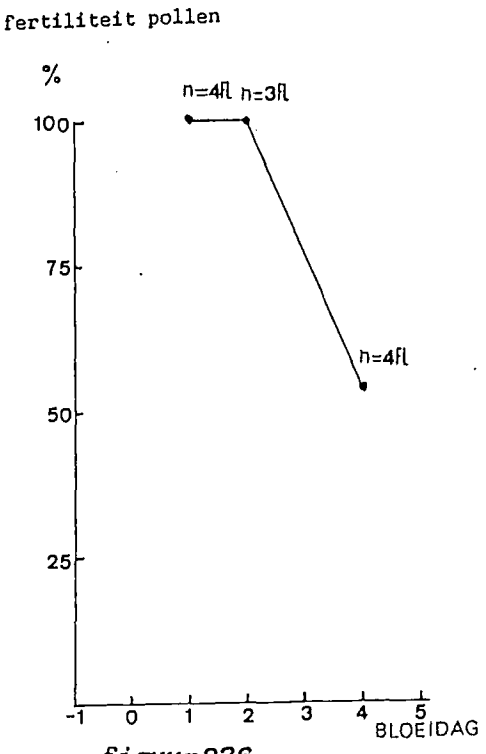
significant.

3.11.7 Verschillende typen bestuiving.
De vruchtzetting na zelfbestuiving is vrij hoog (53,9 %, n=13). Dit percentage neemt toe na kunstmatige zelfbestuiving, kruisbestuiving en kruisbestuiving na bestuiving met vreemd pollen (Orchis militaris, Phyteuma spicatum, Ranunculus spec.). De percentages van deze laatste 3 typen bestuiving zijn ongeveer gelijk en het percentage na insectenbestuiving is het laagst (14,3 %, n=7). Zie ook figuur 231.
Zelfbestuiving levert ongeveer evenveel zaden als kunstmatige zelfbestuiving, kruisbestuiving en kruisbestuiving na bestuiving met vreemd pollen (rond de 1000 zaden). Zie figuur 232. Insectenbestuiving levert significant minder zaden (21,4; sd:56,7 ,n=7) op dan zelf- of kruis-bestuiving. Het percentage zaden met embryos is significant hoger in bloemen met zelfbestuiving (69,7 %, sd:13,3 ,n=7) in vergelijking met de andere typen bestuiving (zie figuur 233).

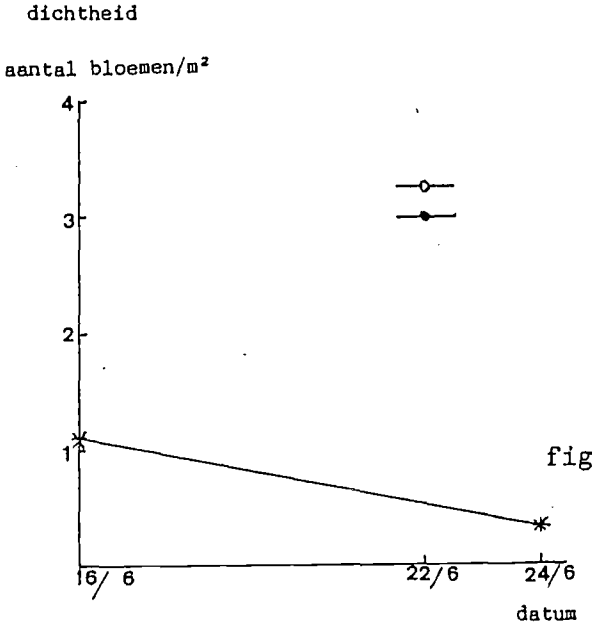
3.11.8 Vergelijking met Dactylorhiza maculata in de Mosbeek.
Bij het onderzoek aan P.vulgaris in de Mosbeek werd ook nog enig onderzoek verricht aan D. maculata. De resultaten van dit onderzoek zullen vergeleken worden met die van D.majalis subsp.majalis. De bouw van de bloemen van D. maculata is gelijk aan die van D. majalis subsp.majalis. Het verschil tussen de bloemen is voornamelijk de lengte van de onderlip, de kleur van de bloemen en de vorm van de vlekken op de bloemen (Heukels et al.,1983). De dichtheid van de bloemen in de plots in de Mosbeek neemt af van plot 4 naar plot 1 (hoogste waarde 288,0 bloemen/m²; zie figuur 219a). De oppervlakte van de populatie is ongeveer 250 m². In tegenstelling tot D. majalis subsp.majalis werd D. maculata wel regelmatig bezocht en wel door één soort vlieg (waarschijnlijk Dolichopus popularis). Het plot met de hoogste dichtheid werd het minst bezocht (0,34 maal per bloem per dag; zie figuur 235). De relatie tussen de hoeveelheid bezoek en de dichtheid is y= 4,9688 - 0,0150x, zie ook figuur 234 (niet significant). Bij D. maculata is het percentage bloemen waaruit pollinia verdwenen was in vergelijking met D. majalis subsp. majalis iets hoger (hoogste waarde 24,8 %; zie figuur 220). De relatie tussen het percentage bloemen waaruit pollinia weg waren en de dichtheid is y= 15,8970 - 0,0130x (niet significant). Dit komt ongeveer overeen met de relatie die bij D. majalis subsp.majalis is gevonden.
Ook in D. maculata is geen nectar aangetroffen.
De vruchtzetting is lager na insectenbestuiving (50,3 %, n=53) in vergelijking met na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving (71,6 %, n=46) en bij beide is de vruchtzetting hoger in plot 4 in vergelijking met plot 2 (zie figuur 222). Een hogere dichtheid levert dus een hogere vruchtzetting op. De plaats van de bloemen die vruchtzetten in de bloeiwijze is weergegeven in figuur 225. Bij de onderste bloemen en/of de bovenste bloemen in de bloeiwijze is vaak geen vruchtzetting opgetreden. In vergelijking met D. majalis subsp. majalis is het percentage vruchtzetting in D. maculata hoger.

3.12 Pinguicula vulgaris.

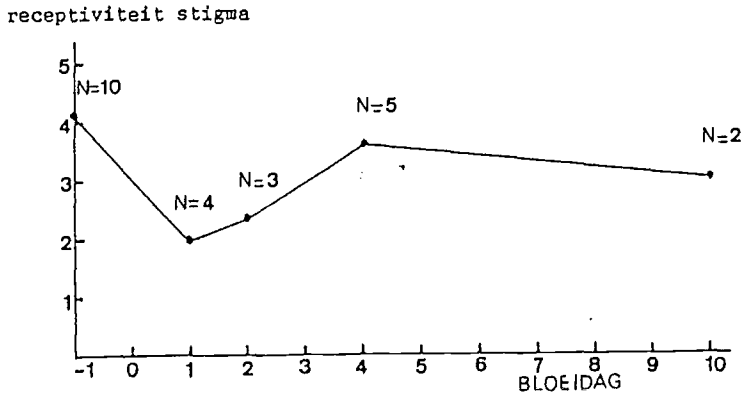
3.12.1 Morfologie.
De planten hebben ieder 1 tot 8, ongeveer 10 cm hoge bloeistengels, die één voor één omhoog groeien en elk 1 bloem



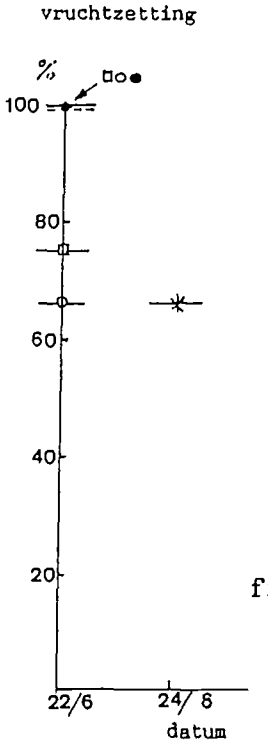
figuur 236



figuur 238



figuur 237



figuur 239

Fig.236 De fertiliteit van het pollen in verschillende bloeistadia van de bloemen van P.grandiflora.
Fig.237 De receptiviteit van het stigma in verschillende bloeistadia van de bloemen van P.grandiflora. 0= geen receptiviteit, 10= optimale receptiviteit.
Fig.238 De dichtheid van de bloemen van P.vulgaris op de verschillende data. • = Mosbeek plot 1, o= Mosbeek plot 2, □= Mosbeek gemiddeld, *= Hortus 24/6. Het verschil tussen de Mosbeek en de Hortus-populatie is significant.
Fig.239 De vruchtzetting in de bloemen van P.vulgaris op de verschillende data. Legenda zie fig.238, _____=na insectenbestuiving, ---=na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving. De verschillen zijn niet significant.

dragen. Een plant heeft meestal 1 bloeiende bloem tegelijkertijd. De paarsblauwe bloem is tweezijdig symmetrisch; de onderlip bestaat uit 3 kroonslippen en de bovenlip uit 2. Op de onderlip zitten kleine haartjes. Aan de basis van de bovenlip zit het vruchtbeginsel. De brede stempel buigt gedeeltelijk over het stigma heen. De twee meeldraden zitten aan weerszijden van het vruchtbeginsel, de helmhokken liggen onder het stigma. Het stigma kan omgeklapt worden zodat de helmhokken vrij komen te liggen. Aan het uiteinde van de bloem bevindt zich een vrij lange spoor. Een bloem bloeit korter dan 5 dagen.
De receptiviteit van de stigma's en de fertiliteit van het pollen is niet onderzocht bij Pinguicula vulgaris, echter wel bij P.grandiflora: de receptiviteit van het stigma neemt iets af in de loop van de bloei van een bloem (zie figuur 237). De fertiliteit van het pollen neemt ook af in de loop van de bloei van een bloem (van 100 % (sd:0,0 ,n=3 en n=4)naar 54,1 % (sd:29,4 ,n=4); zie ook figuur 236). De verschillen zijn echter niet significant.

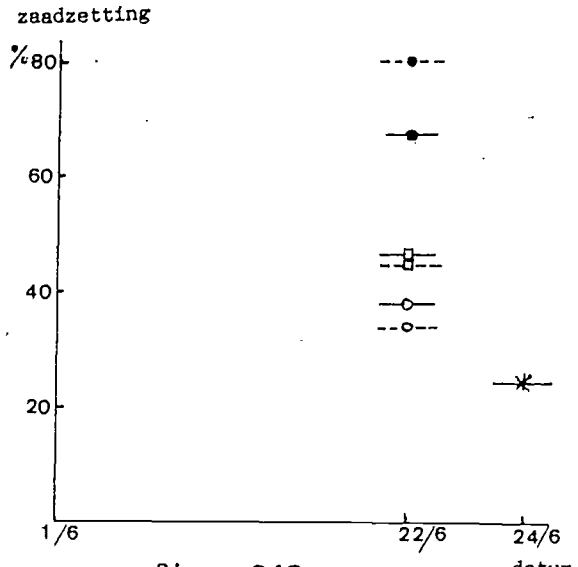
3.12.2 Dichtheid en populatieoppervlakte.
De dichtheid van de populatie in Hortus de Wolff neemt af in de loop van het bloeiseizoen en is significant lager (hoogste waarde 1,1 bloemen/m²) dan de dichtheid in de populatie in de Mosbeek (op 22/6) waar deze het hoogst is in plot 3 (3,3 bloemen/m²). Zie ook figuur 238. De meeste planten in de Mosbeek-populatie bloeiden al niet meer op 22/6. De oppervlaktes van de populaties zijn in de Mosbeek ongeveer 100 m² en in de Hortus 16 m². De populatie in de Hortus bloeide al ongeveer 2 weken voor 16/6 zodat de totale bloeiduur van deze populatie ongeveer 3 weken is.

3.12.3 Insectenbezoek.
Tijdens de waarnemingen in de Hortus (totaal ca. 5 uur) en op 22/6 in de Mosbeek zijn er geen insecten op de bloemen waargenomen. Op P. grandiflora is 3 maal een akkerhommel waargenomen, waarbij de eerste maal de bloem maar even aangeraakt werd (geen bezoek); de tweede en derde maal werd 1 bloem bezocht waarbij de akkerhommelkoningin de kop en het borststuk in de bloem stak en waarschijnlijk nectar dronk.

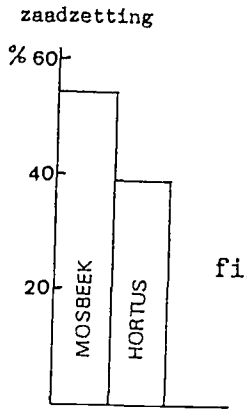
3.12.4 Pollen op de stigma's.
Niet onderzocht.

3.12.5 Nectar in de bloemen.
In de populatie in de Hortus was de hoeveelheid nectar op beide waarnemingsdagen 0,00 µl (n=20, 2 tijden en n=10). In de Mosbeek-populatie was de hoeveelheid nectar meestal 0 en 1 maal 0,37 µl (gem. 0,06 µl ,sd:0,15 ,n=6) met een suikerconcentratie van 3 % (n=1).

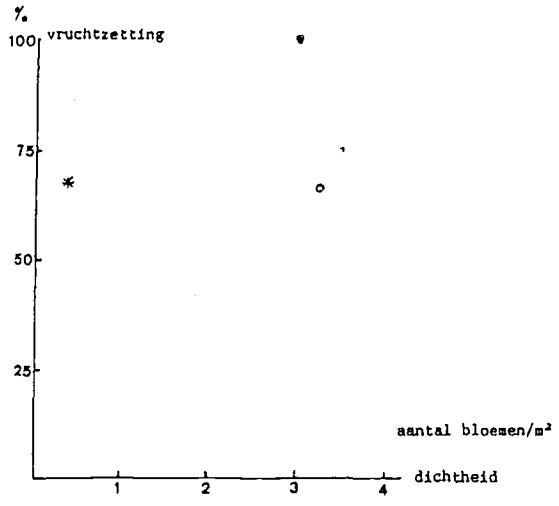
3.12.6 Vruchtzetting en zaadzetting.
De gemerkte bloemen werden in de Hortus na ± 3 weken verzameld en in de Mosbeek na ± 4 weken (voor sommige te laat). De gemerkte zaaddozen in de Hortus voor insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving waren in de Hortus alle verdwenen. De vruchtzetting na insectenbestuiving was op 24/6 in de Hortus 66,7 % (n=3). De vruchtzetting in de Mosbeek na insectenbestuiving was in plot 3 even hoog als in de Hortus (n=3) en in plot 1 100 % (n=1). De vruchtzetting na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving was in de de Mosbeek in alle plots 100 % (n=1 en n=3). Zie ook figuur 239. De vruchtzetting in niet gemerkte bloemen was in de Hortus



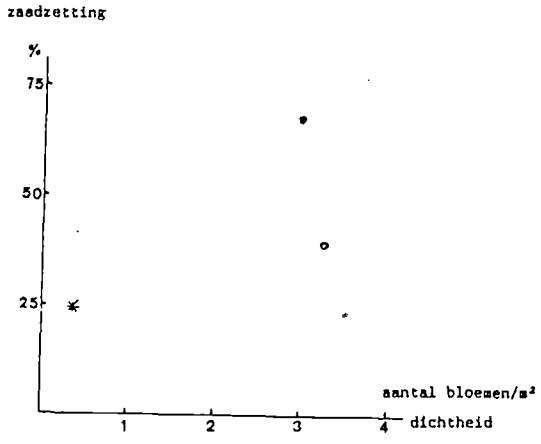
figuur240



figuur241

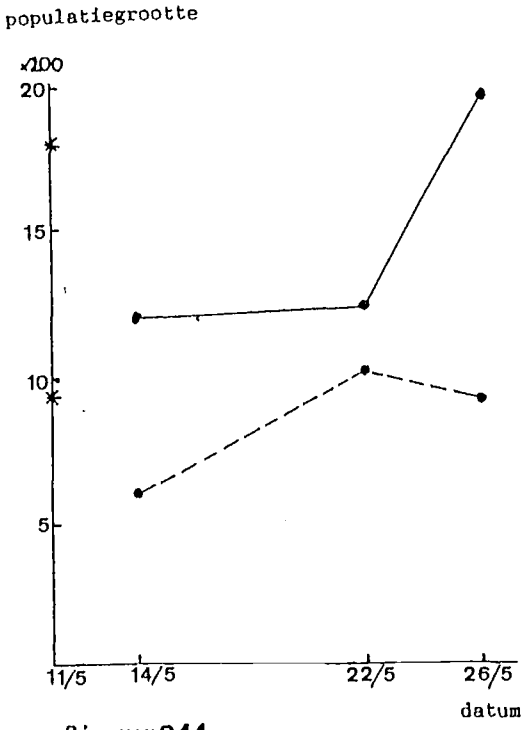


figuur242

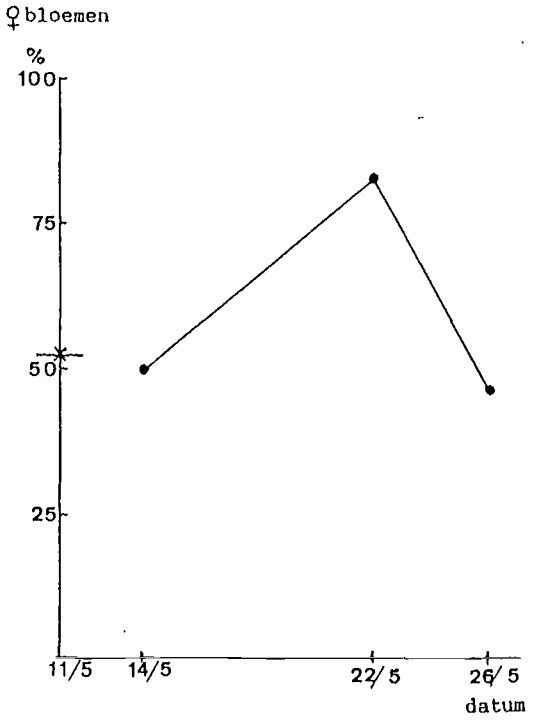


figuur 243

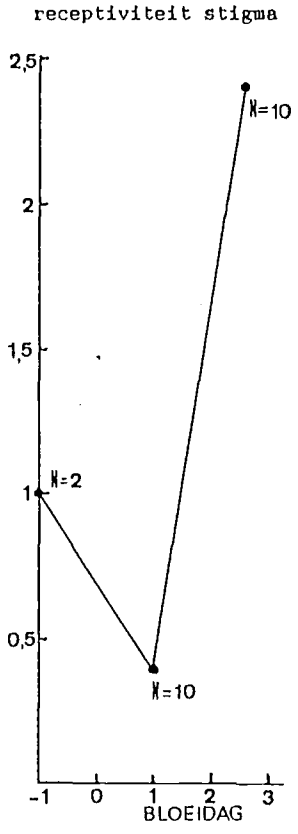
Fig.240 De zaadzetting in de bloemen van P.vulgaris op de verschillende data. Legenda zie fig.239. Significant verschillend zijn:---plot 1 en plot 3.
Fig.241 De zaadzetting in de bloemen van P.vulgaris in de Hortus-populatie en in de Mosbeek-populatie. De verschillen zijn niet significant.
Fig.242 De vruchtzetting in de bloemen van P.vulgaris ten opzichte van de dichtheid van de bloemen. Legenda zie fig.238.
Fig.243 De zaadzetting in de bloemen van P.vulgaris ten opzichte van de dichtheid van de bloemen. Legenda zie fig.238.



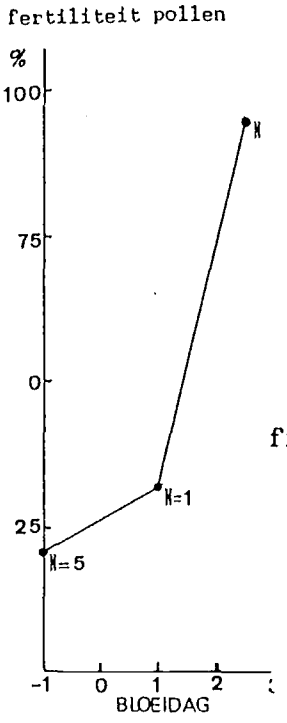
figuur244



figuur245



figuur246



figuur247

Fig.244 De populatiegrootte van de bloemen van V.dioica op de verschillende data. ---=aantal ♀ bloemen, •=populatie Wedbroeken, *=populatie Wilde Veen. Alle verschillen zijn niet significant.
Fig.245 Het percentage bloemen in de populaties van V.dioica. Legenda zie fig.244.
Fig.246 De receptiviteit van het stigma van de bloemen van V.dioica in verschillende bloeistadia (schaal van 0 tot 10).
Fig.247 De fertiliteit van het pollen in de verschillende bloeistadia van de bloemen van V.dioica.

hoger (100 %, n=4) dan in de Mosbeek (92,7 %, n=41).
Het aantal ovula in de bloemen was gemiddeld 197,1 (sd: 93,0; n=8). Het maximum was 300.
De zaadzetting na insectenbestuiving was in de Hortus op 24/6 lager (24,7 %, sd:24,5 ,n=3) dan in de Mosbeek. De zaadzetting in de Mosbeek-populatie was in plot 3 lager dan in plot 1 en ongeveer gelijk na insectenbestuiving (38,9 %, sd:34,7 ,n=3) of na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving (zie figuur 240). In plot 3 nam de insectenbestuiving toe van 67,7 % (n=1) naar 80,4 % (n=1) na insectenbestuiving + kunstmatige bestuiving. De zaadzetting in niet gemerkte bloemen was in de Mosbeek-populatie hoger (54,1 %, sd:27,2 ,n=41) dan in de Hortus-populatie (zie figuur 241). Alle verschillen zijn niet significant.
Er waren positieve, maar niet significante correlaties tussen de dichtheid van de bloeiende bloemen en de vruchtzetting en de zaadzetting (populaties samen; zie figuur 242 en 243).

3.12.7 Verschillende typen bestuiving.

Alle gemerkte zaaddozen in de Hortus die bedoeld waren voor dit deel van het onderzoek waren verdwenen behalve één voor zelfbestuiving: de vruchtzetting en de zaadzetting was 0 %.

3.13 Valeriana dioica.

3.13.1 Morfologie.

De ongeveer 30 cm hoge planten zijn tweehuizig. De bloemen zijn klein, lichtrose en staan in een scherm (ongeveer 20 bloemen per scherm; schatting). De mannelijke bloemen hebben 3 meeldraden die iets uit de bloem steken en een gereduceerde stamper aan de basis van de bloem. De vrouwelijke bloemen zijn kleiner en hebben een stamper met 3 stigmalobben. In de basis van de bloem zitten haren en de 3 gereduceerde meeldraden. De receptiviteit van het stigma is in het knopstadium vrij hoog en op de derde bloeidag het hoogst (zie figuur 246). De fertiliteit van het pollen neemt toe naarmate de bloemen ouder worden (bepaald t/m de derde bloeidag, hoogste waarde 95,7 % (sd: 4,7 ,n=5). Zie ook figuur 247. Alle verschillen zijn niet significant. De bloeiduur van één bloem is niet bepaald, maar is in ieder geval meer dan 3 dagen (n=15).

3.13.2 Dichtheid en populatiegrootte.

In de populatie Wedbroeken neemt het aantal bloeiende schermen toe in de loop van het bloeiseizoen (hoogste waarde 196 schermen). Het aantal bloeiende bloemen is niet bepaald. Van de populatie bij het Wilde Veen is maar één meting nl. op 11/5: 180 schermen (zie ook figuur 244). Het aantal bloemen per scherm is niet bepaald. Het percentage vrouwelijke schermen is in de populatie Wedbroeken het hoogst op 22/5 (82,9 %) en gemiddeld 60,0 % (sd: 20,0 ,n=3 data). In de populatie bij het Wilde Veen is dit 52,2 % (zie ook figuur 245). Alle verschillen zijn niet significant. De populatie Wedbroeken bloeide voor 11/5 al ongeveer 2 weken en de totale bloeiduur van deze populatie is dan ongeveer een maand (mei). De dichtheid in plot 1 op 22/6 was 3,3 schermen/m² en in plot 2 7,3 schermen/m².

3.13.3 Insectenbezoek.

De bloemen worden bezocht door vliegen. Op 26/5 werden de schermen in plot 2 27,2 maal bezocht per dag. Bij 20 bloemen per scherm (schatting) is 1 bloem 1,4 maal per dag bezocht. Er werd geen onderscheid gemaakt tussen bezoek aan vrouwelijke of mannelijke schermen.

De bloemen werden voor 40 % bezocht door Empis tesselata die nectar dronk in vrouwelijke bloemen en die vaak pollen aan de poten had. De overige 60 % van het bezoek bestond uit kleine vliegjes (soort onbekend), die voornamelijk pollen verzamelden.

3.13.4 Vruchtzetting en zaadzetting.

De gemerkte bloemen in de populatie Wedbroeken werden te laat verzameld (na ongeveer 4 weken) en er werd geen van de gemerkte bloemen teruggevonden. Er werden een aantal schermen meegenomen om toch een indruk te krijgen van de vrucht- en zaad-zetting. Het aantal zaden per scherm (waarvan dus al een gedeelte weg was) bedroeg 52,8 (sd: 34,0 ,n=4).

3.13.5 Verschillende typen bestuiving.

Er werd maar 1 kooi van de 12 geplaatste kooien teruggevonden en deze zat niet meer om een plant. Geen van de gemerkte planten werd teruggevonden, zodat er geen resultaten kunnen worden gegeven van de verschillende typen bestuiving.

HOOFDSTUK 4 CONCLUSIE EN DISCUSSIE.

4.1 Algemeen.

In het onderstaande gedeelte zullen de antwoorden worden gegeven op de verschillende deelvragen en de vraagstelling die genoemd zijn in de Inleiding (Hoofdstuk 1). Voor de duidelijkheid zal ik hier nog een keer de vragen herhalen waar achtereenvolgens op in gegaan zal worden:

1) De hoeveelheid insectenbezoek in relatie tot de populatiegrootte en de dichtheid van de bloeiende bloemen.
2) De hoeveelheid legaal/illegaal bezoek of bezoek aan mannelijke en vrouwelijke bloemen in relatie tot de populatiegrootte en de dichtheid van de bloeiende bloemen.
3) De hoeveelheid pollen die op de stigma's wordt gebracht in relatie tot de populatiegrootte en de dichtheid van de bloeiende bloemen.
4) Het nectaraanbod in relatie tot populatiegrootte en de dichtheid van de bloeiende bloemen.
5) De zaadzetting en de vruchtzetting in relatie tot populatiegrootte en de dichtheid van de bloeiende bloemen.
6) Verder zal, voor zover van belang, behandeld worden wat de invloed is van zelfbestuiving, kruisbestuiving, meerdere malen bestuiven of bestuiving met stuifmeel van andere plantensoorten op de zaadzetting en de vruchtzetting.

Al deze vragen zullen per onderzochte soort beantwoord worden.
Tenslotte zullen de conclusies betreffende de verschillende soorten met elkaar vergeleken worden en zal getracht worden een algemeen beeld voor alle onderzochte soorten te vinden.
Voordat nu begonnen wordt met de conclusies betreffende de verschillende soorten eerst nog een algemene opmerking over de proefgrootte. Het grootste deel van de onderstaande conclusies is gebaseerd op gegevens met zeer kleine proefgroottes. Hiermee moet bij alle conclusies rekening worden gehouden. Verder moet nog opgemerkt worden dat ondanks dat seizoensinvloeden vaak groot zijn, deze zo weinig mogelijk vermeld zullen worden in de onderstaande conclusies om het beeld van de relaties van de bestuiving, de vruchtzetting en de zaadzetting met de dichtheid en de populatiegrootte zo duidelijk mogelijk te houden.

4.2 Phyteuma nigrum.

Er is één kleine en één grote populatie van deze soort onderzocht maar wat betreft de kleine populatie waren er nauwelijks resultaten en daarom zullen hier alleen conclusies worden gegeven met betrekking tot de grote populatie van Phyteuma nigrum.
Er was maar één goede waarnemingsdag in het bloeiseizoen, dat slechts 3 weken duurde, zodat aan de gegevens niet te veel waarde gehecht mag worden. De bloemen die in plots met hoge dichtheden aan bloeiende bloemen stonden werden meer bezocht dan de bloemen in plots met lagere dichtheden aan bloeiende bloemen (hoogste waarde 2,0 maal per bloem per dag). De bloemen werden bezocht door B.pratorum en deze soort bezocht vaker mannelijke bloemen dan vrouwelijke bloemen, maar er werd niet actief stuifmeel verzameld (bij actief stuifmeel verzamelen zou de kans op bestuiving waarschijnlijk groter worden). Of deze voorkeur van de insecten de bestuiving nadelig heeft beïnvloed is niet onderzocht. Naast B.pratorum werden mieren, kevers en vliegen op

de bloemen waargenomen maar het belang van het bezoek van deze insecten voor de bestuiving wordt nihil geacht. Volgens andere onderzoekers worden de bloemen van P.nigrum ook bezocht door zweefvliegen, Andrena-soorten en Halictus-soorten (in Knuth,1899).
Of de grotere hoeveelheid insectenbezoek aan de bloemen in de plots met de hogere dichtheden ook resulteerde in een grotere hoeveelheid pollen op de stigma's van deze bloemen is niet onderzocht. Wel is onderzocht of er een verschil was tussen de hoeveelheid pollen op de stigma's van verschillende bloeistadia. De hoeveelheid pollen was groter op de stigma's van de vrouwelijke bloemen dan op de punt van de stijl van de mannelijke bloemen. Dit pollen op de mannelijke bloemen is niet van belang voor de bestuiving omdat het receptieve stigma nog niet opengevouwen is. De hoeveelheid niet-Phyteuma pollen op de stigma's was klein (gemiddeld 0,2 korrels/stigma) in vergelijking met de hoeveelheid Phyteuma-pollen (gemiddeld 49,4 korrels/stigma) en was voornamelijk afkomstig van Composieten, m.a.w. de insecten zijn behoorlijk trouw aan P.nigrum.
Ook wat betreft de hoeveelheid nectar in de bloemen zijn er geen gegevens over eventuele verschillen bij de verschillende dichtheden van de bloeiende bloemen in de plots.
De vruchtzetting in de populatie was vrijwel optimaal, d.w.z. de populatie werd zo goed bezocht dat extra bestuiving van de bloemen het percentage vruchtzetting niet of nauwelijks verhoogde.
Opgemerkt moet worden dat de zaaddozen te laat verzameld werden en gedeeltelijk al open waren zodat het werkelijke aantal geproduceerde zaden hoger is. De zaadzetting was alleen optimaal in de plots waar de dichtheid aan bloeiende bloemen laag was. Op plaatsen met hoge dichtheden aan bloeiende bloemen was dus het bezoek aan de bloemen (ondanks dat deze bloemen meer bezocht werden dan bloemen op plaatsen met lage dichtheden aan bloeiende bloemen) ontoereikend voor een optimale zaadzetting.
Zelfbestuiving is mogelijk in P.nigrum maar levert wel een lagere vrucht- en zaadzetting op dan kruisbestuiving (zaadzetting na zelfbestuiving 10,0%, na kruisbestuiving 34,4%). Deze zelfbestuiving treedt waarschijnlijk pas op in een bloem aan het eind van de bloei als de uiteinden van de stigmalobben tegen de stijl met pollen aankomen en is waarschijnlijk alleen van belang geweest op plaatsen waar de dichtheid aan bloeiende bloemen hoog was. Volgens Boudewijn (1981) is het aantal zaden na zelfbestuiving 0,4 zaden/bloem. In dit onderzoek was dit aantal veel hoger nl. 3,0 ± 4,4 (n=86). Meerdere malen bestuiven heeft een positief effect en niet-Phyteuma-pollen heeft een negatief effect op de vrucht- en zaadzetting. Zowel uit de waarnemingen van het insectenbezoek als uit de gegevens van de hoeveelheid niet Phyteuma-pollen op de stigma's (zie boven) bleek echter dat de insecten niet of nauwelijks andere plantensoorten bezochten zodat de lagere zaadzetting op plaatsen met hoge dichtheden aan bloeiende bloemen waarschijnlijk niet te verklaren is door een lage trouwgraad. Ook het feit dat minder vaak bestuiven de zaadzetting verlaagt kan geen verklaring zijn voor de lagere zaadzetting op plaatsen met hoge dichtheden aan bloeiende bloemen omdat de vrouwelijke bloemen hier juist meer in plaats van minder werden bezocht. Mogelijk ging er door het vele bezoek aan bloemen op plaatsen met hoge dichtheden stuifmeel verloren in plaats van dat er stuifmeel bij kwam.
Wat betreft de grote populatie van P.nigrum kunnen we samengevat zeggen dat de bloemen in deze populatie redelijk veel bezocht

werden, dat de insecten trouw waren aan de soort en voldoende Phyteuma-pollen op de stigma's brachten en zo zorgden voor een optimale vruchtzetting en een redelijk goede zaadzetting. Op plaatsen waar de bloemen dicht opeen stonden was de hoeveelheid insectenbezoek hoger dan op plaatsen met lage dichtheden aan bloeiende bloemen maar ontoereikend voor een optimale zaadzetting.
Of de bestuiving en de zaadzetting van P.nigrum ook afhankelijk zijn van de populatiegrootte is in mijn onderzoek helaas niet duidelijk geworden.

4.3 Phyteuma spicatum.

Er is maar één (vrij grote) populatie van P.spicatum onderzocht. Net als bij P.nigrum was er maar 1 goede waarnemingsdag in het bloeiseizoen. Verder moet nog opgemerkt worden dat de zaaddozen te laat verzameld werden (sommige waren al open). Dit heeft de resultaten wat betreft de zaadzetting natuurlijk beïnvloed.
Op plaatsen waar meer bloeiende bloemen bij elkaar stonden werden de bloemen meer bezocht dan bloemen op plaatsen met lage dichtheden aan bloeiende bloemen (5,3 maal en 3,0 maal per bloem per dag). De bezoekers van de bloemen waren hommels. Volgens Knuth (1899) worden de bloemen van P.spicatum echter ook bezocht door bijen en kevers. De hommels bezochten ongeveer evenveel mannelijke als vrouwelijke bloemen. Of dit de juiste verhouding is voor een optimale bestuiving is niet onderzocht.
De grotere hoeveelheid bezoek aan de bloemen op plaatsen met hogere dichtheden aan bloeiende bloemen zou verklaard kunnen worden door een groter nectaraanbod in deze bloemen (naast een eventuele grotere aantrekkelijkheid van de hogere dichtheid aan bloemen zelf). Of dit inderdaad zo is, is niet onderzocht. Of de grotere hoeveelheid bezoek ook leidde tot een grotere hoeveelheid pollen op de stigma's van deze bloemen is ook niet onderzocht.
De hoeveelheid bezoek aan de bloemen was dermate groot dat de vruchtzetting in de populatie optimaal was. Opgemerkt moet worden dat de onderzochte populatie in een botanische tuin stond met relatief veel bloemen. Dit kan de hoeveelheid bezoek aan de bloemen beïnvloed hebben. De zaadzetting in de bloemen was echter niet optimaal; deze was hoger naarmate de dichtheid van de bloeiende bloemen lager was (hoogste waarde 30,8%, laagste waarde 3,6%). Dit is merkwaardig omdat deze bloemen vaker bezocht werden dan de andere bloemen. Een mogelijke verklaring hiervoor is dat door dit vele bezoek er juist stuifmeel (wat zich op het stigma bevondt) verloren ging in plaats van dat er stuifmeel bij kwam.
Zelfbestuiving is net als bij P.nigrum mogelijk maar levert geen hoge zaad- en vruchtzetting op (zaadzetting 5,0%) en het zal van weinig belang geweest zijn in de onderzochte populatie.
Wat betreft de onderzochte populatie kunnen we samengevat zeggen dat de hoeveelheid insectenbezoek toereikend was voor een optimale vruchtzetting; de zaadzetting in de bloemen die op plaatsen stonden met hoge dichtheden aan bloeiende bloemen was echter niet optimaal ondanks dat deze bloemen meer bezocht werden dan de andere bloemen. Voor P.spicatum geldt dus (net als voor P.nigrum) dat als de bloemen meer werden bezocht de zaadzetting lager was dan we hadden verwacht.

4.4 Campanula rotundifolia.

Van deze soort is één grote en één kleine populatie onderzocht. De bloemen in de grote populatie werden meer bezocht door de insecten dan de bloemen in de kleine populatie (kleine populatie gemiddeld 7,4 maal per bloem per dag, grote populatie 1,6 maal

per bloem per dag). Wat betreft de hoeveelheid bezoek in relatie tot de dichtheid van de bloeiende bloemen in de populatie kunnen we bovendien het volgende zeggen: bloemen die zich op plaatsen bevonden waar de bloeiende bloemen niet dicht opeen stonden werden meer bezocht dan bloemen die op plaatsen stonden waar deze dichtheid hoog was.
Het insectenbezoek bestond voornamelijk uit zweefvliegen en kleine bijtjes. Hommels, vlinders en galwespen, die de bloemen ook bezoeken volgens Proctor and Yeo (1973) en Knuth (1899), zijn niet of nauwelijks op de bloemen waargenomen. Van belang is verder nog dat de kleine populatie veel bezocht werd door zweefvliegen en de grote populatie door kleine bijtjes; beide populaties hebben dus een verschillende belangrijkste bezoeker. De zweefvliegen en ook de bijen bezochten zowel de mannelijke als de vrouwelijke bloemen maar de bijen hadden een voorkeur voor het bezoeken van de mannelijke bloemen. Of dit de bestuiving (met name in de grote populatie) verslechterd heeft is niet bekend. Wat de bestuiving zeer waarschijnlijk wel heeft verslechterd is dat de zweefvliegen, wat voornamelijk van belang is voor de kleine populatie, af en toe andere plantensoorten bezochten. Bij het bezoek aan deze andere bloemen zal een deel van het Campanula-stuifmeel verloren gegaan zijn. Hoeveel stuifmeel er zich op de stigma's van de bloemen in de kleine populatie bevondt is echter niet onderzocht. Naast zweefvliegen en bijen zaten er ook vaak kleine kevertjes in de bloemen (in beide populaties). Het belang van deze insecten voor de bestuiving wordt nihil geacht. Waarschijnlijk leggen deze kevertjes eitjes in de bloemen waaruit later de kevertjes komen, die vaak in de zaaddozen aangetroffen zijn en die de zaden opeten.
Of de bijen meer stuifmeel op de stigma's brachten dan de zweefvliegen is niet onderzocht evenals verschillen tussen de hoeveelheid stuifmeel op de stigma's in de grote en de kleine populatie. Bij de wel onderzochte bloemen viel op dat de hoeveelheid vreemd pollen (pollen van andere plantensoorten) relatief laag was (hoeveelheid vreemd pollen gemiddeld 0,1 korrels/stigma en hoeveelheid Campanula-pollen gemiddeld 188,4 korrels/stigma).
De verschillen in hoeveelheid insectenbezoek kunnen niet verklaard worden door verschil in hoeveelheden nectar in de bloemen van de beide populaties want in beide populaties was de hoeveelheid nectar in de bloemen nihil.
De vruchtzetting was optimaal in beide populaties. In de grote populatie was de zaadzetting ook optimaal maar in de kleine populatie niet (gemiddelde zaadzetting in de grote populatie 43,2% (optimaal) en in de kleine populatie 26,0%). Zelfbestuiving is mogelijk in C.rotundifolia (waarschijnlijk op dezelfde manier als bij Phyteuma) maar levert geen optimale zaad- en vruchtzetting (zaadzetting 3,0%), ook niet als het stuifmeel op de stempel wordt gebracht (zaadzetting 2,9%). Zelfbestuiving zou van belang geweest kunnen zijn in de kleine populatie.
Vreemd stuifmeel heeft een negatief effect op de vrucht- en zaadzetting (zaadzetting na kruisbestuiving en bestuiving met vreemd pollen 7,9%, na kruisbestuiving 52,4%). Zoals we gezien hebben bezoeken vooral de zweefvliegen naast C.rotundifolia andere plantensoorten. Aangezien zweefvliegen de belangrijkste bezoekers zijn van de kleine populatie zijn kan de lage trouwgraad van de insecten een oorzaak zijn van de niet-optimale zaadzetting in deze populatie. Op bepaalde dagen, vooral aan het eind van het bloeiseizoen, werden de bloemen veel vaker dan 1 maal bezocht. Meerdere malen bestuiven verhoogde de zaadzetting

echter niet maar had ook geen verlaging van de zaadzetting tot gevolg.
Samengevat kunnen we zeggen dat de bloemen in beide populaties zo danig bezocht werden dat de vruchtzetting in beide populaties optimaal was. De bloemen in de kleine populatie werden minder bezocht dan die in de grote populatie en bovendien was de belangrijkste bezoeker van de kleine populatie een minder goede bestuiver dan die van de grote populatie. Dit had tot gevolg dat de zaadzetting van de kleine populatie slechter was dan die van de grote populatie. Wat betreft de dichtheid van de bloeiende bloemen viel op dat bloemen die niet dicht opeen stonden vaker bezocht werden dan bloemen die wel dicht opeen stonden. Maar daar meerdere malen bestuiven geen verhoging van de zaadzetting tot gevolg heeft en zowel de vruchtzetting als de zaadzetting al optimaal waren in de grote populatie was het echter niet van belang hoeveel meer dan 1 keer een bloem bezocht werd.

4.5 Pedicularis palustris.

Ook van deze soort is er maar één (grote) populatie onderzocht.
Het aantal malen dat de bloemen werden bezocht was in deze populatie hoger wanneer de bloeiende bloemen minder dicht opeen stonden (bijvoorbeeld 0,8 maal per bloem per dag bezocht bij een dichtheid van 272,7 bloeiende bloemen/m² en 5,5 maal per bloem per dag bezocht bij een dichtheid van 22,1 bloeiende bloemen/m²) en het insectenbezoek bestond uit allerlei soorten hommels. Ook Knuth (1899), Müller (1881) en Kwak (1972,1979) noemen hommels als bezoekers. Een aantal belangrijke bezoekers bezocht de bloemen illegaal (inbraak), d.w.z. de bloemen werden bezocht zonder dat de stigma's werden aangeraakt. De hoeveelheid legaal bezoek was ongeveer gelijk of de bloemen nu weinig dicht opeen stonden of niet.
In tegenstelling tot de hoeveelheid bezoek was de hoeveelheid pollen op de stigma's juist klein wanneer de dichtheid van de bloeiende bloemen laag was (hoge dichtheid gemiddeld 24,8 korrels/stigma en lage dichtheid gemiddeld 9,8 korrels/stigma). Verder viel op dat er relatief veel vreemd pollen (pollen van andere soorten) op de stigma"s aanwezig was (dit in vergelijking met andere onderzochte plantensoorten). De insecten lijken dus weinig trouw te zijn aan Pedicularis. Vreemd is echter dat tijdens de veldwaarnemingen voor dit onderzoek zelden is waargenomen dat de hommels bloemen van andere plantensoorten bezochten, bovendien waren er ook nauwelijks andere "hommel-bloemen" in of bij de populatie aanwezig. Macior (1983) onderzocht hoeveel bloemen vreemd pollen op de stigma's hadden bij Pedicularis-soorten in Amerika. Dit bleek een behoorlijk hoog percentage te zijn. Dit percentage "verontreinigde" stigma's was ook in dit onderzoek hoog, nl. 15,8 %. Ook Kwak (1972) vond dat de hommels niet zeer trouw waren aan P.palustris.
De hoeveelheid nectar in de bloemen en de suikerconcentratie van de nectar waren ongeveer gelijk in de bloemen bij de verschillende dichtheden aan bloeiende bloemen. De gevonden verschillen in hoeveelheden bezoek kunnen dus niet verklaard worden door verschillen in nectaraanbod.
De vruchtzetting en de zaadzetting waren bij alle verschillende dichtheden aan bloeiende bloemen min of meer optimaal. Zelfbestuiving is wel mogelijk in P.palustis maar leverde geen hoge vrucht- en zaadzetting op (zaadzetting 1,8%) en zal in de onderzochte populatie van weinig belang geweest zijn. Verder is het met betrekking tot het relatief vele vreemde pollen dat op de stigma's is gevonden interresant te weten dat vreemd pollen een

negatief effect had op de vrucht- en zaadzetting (zaadzetting 32,8% t.o.v. gemiddelde zaadzetting in de plots 69,4%). Maar toch kan dit effect niet groot geweest zijn want zoals we zagen was de vrucht- en zaadzetting in de gehele populatie vrijwel optimaal.
Wat betreft deze grote populatie van P.palustris kunnen we samengevat zeggen dat: het aantal malen dat de bloemen werden bezocht lager was bij hogere dichtheden aan bloeiende bloemen maar dat de hoeveelheid legaal bezoek ongeveer gelijk bleef bij de verschillende dichtheden. De bloemen die op plaatsen stonden met hoge dichtheden aan bloeiende bloemen hadden relatief meer pollen op de stigma's. Ondanks deze verschillen is de bestuiving op alle onderzochte plaatsen in de populatie voldoende geweest voor zowel een vrijwel optimale vruchtzetting als zaadzetting.

4.6 Pedicularis sylvatica.

Van deze soort is één vrij grote populatie goed onderzocht en één kleine populatie redelijk onderzocht. Daarnaast is van een andere kleine populatie de vrucht- en zaadzetting onderzocht en van nog een andere kleine populatie is alleen onderzocht hoeveel pollen er op de stigma's aanwezig was.
De hoeveelheid bezoek aan de bloemen in de kleine populatie was ongeveer evenveel als die in de grote populatie (± 1 maal per bloem per dag). In de grote populatie werden de bloeiende bloemen die dicht opeen stonden meer bezocht dan de bloemen die op plaatsen stonden met een lage dichtheid (bijvoorbeeld 3,2 maal per bloem per dag bezocht bij een dichtheid van 74,0 bloemen/m² en 0,0 maal per bloem per dag bezocht bij een dichtheid van 3,3 bloeiende bloemen/m²). Het insectenbezoek bestond uit allerlei soorten hommels. Knuth (1894), Kwak (1979) en Hess (1983) noemen ook hommels als bezoekers. De insecten braken niet in zoals bij P.palustris.
De hoeveelheid pollen op de stigma's was, net als de hoeveelheid bezoek, ongeveer gelijk in de grote en de kleine populatie. De hoeveelheid niet-Pedicularis-pollen (soort onbekend) was echter wel hoger in de grote populatie (0,6 korrels/stigma in de grote populatie en 0,0 korrels/stigma in de kleine populatie). De hommels waren dus minder trouw aan de bloemen in de grote populatie. Dit is vreemd omdat verwacht was dat de bezoekers in de grote populatie meer trouw zouden zijn (voldoende bloemen van P.sylvatica aanwezig).
De hoeveelheid nectar in de bloemen was lager op plaatsen waar de dichtheid hoger was (bijv. op 30/6 (bep. tijdstip) hoge dichtheid: 0,7 µl/bloem en lage dichtheid: 0,3 µl/bloem).
De vruchtzetting en de zaadzetting waren in de grote populatie min of meer optimaal. In de kleine populaties waren zowel de vruchtzetting en de zaadzetting vrij laag (lager dan 20%) en niet optimaal. Waarschijnlijk zijn de kleine populaties onvoldoende bezocht. De vruchtzetting en de zaadzetting waren in de grote populatie hoger bij hogere dichtheden aan bloeiende bloemen (de vruchtzetting bijv. (19/6) hoge dichtheid 88,9% en lage dichtheid 66,7%). Pedicularis sylvatica kan zichzelf bestuiven maar zelfbestuiving levert een vrij lage vrucht- en zaadzetting op (zaadzetting 10,5%) en zou van belang geweest kunnen zijn in de kleine populaties. Vreemd stuifmeel heeft een nadelig effect op de vrucht- en zaadzetting (zaadzetting 19,0%). Hoewel er op de stigma's van de bloemen in de grote populatie meer vreemd stuifmeel voorkwam dan in de kleine populatie (grote populatie gem. 0,6 korrels/stigma en kleine populatie 0,0 korrels/stigma) was dit blijkbaar toch onvoldoende om de vrucht- en zaadzetting te verlagen daar deze laatste twee vrijwel optimaal waren in de

grote populatie.
Wat betreft P.sylvatica kunnen we samengevat zeggen dat de hoeveelheid bezoek aan de bloemen hoger was bij hogere dichtheden aan bloeiende bloemen en hoger was in grote dan in kleine populaties. Hoewel de hoeveelheid stuifmeel op de stigma's in de populaties ongeveer gelijk was, waren de bloemen in de kleine populatie toch onvoldoende bezocht en bestoven en de kleine populaties hadden daardoor een vrij slechte vrucht- en zaadzetting. De grote populatie had op alle onderzochte plaatsen een vrijwel optimale vrucht- en zaadzetting.

4.7 Rhinanthus angustifolius.
Van deze soort zijn 3 populaties onderzocht: één hele grote, één middelgrote en één kleine populatie. De bloemen in de kleine populatie werden het meest bezocht, die in de middelgrote iets minder en die in de grootste populatie het minst (hoogste waarden: kleine populatie 9,1 , middelgrote populatie 5,4 en grote populatie 0,9 maal per bloem per dag). Het bezoek bestond uit allerlei soorten hommels (ook gevonden door Stockmann (1975), Bennema (1977), Kuijer-Feitsma (1977), Norder (1978), Drost et al. (1979,1982), Kwak (1979), Hummel (1978) en Winter (1982)), waarvan sommige inbraken in de bloemen. Wanneer het illegaal bezoek niet meegerekend wordt in de hoeveelheid bezoek aan de bloemen blijft het beeld hetzelfde.
De relatie met de dichtheid is wat ingewikkelder: In de grootste populatie werden de bloemen die dicht opeen stonden meer bezocht dan de bloemen die minder dicht opeen stonden (bijv. op 3/7 0,3 maal per bloem per dag bezocht bij een dichtheid van 221,2 bloeiende bloemen/m² en 0,0 maal per bloem per dag bezocht bij een dichtheid van 16,3 bloeiende bloemen/m²); maar in de middelgrote populatie was dit precies andersom. Bennema (1977) onderzocht ook de hoeveelheid bezoek ten opzichte van de dichtheid van de bloemen en vond een relatie in de vorm van een optimumkromme. Hierbij moet opgemerkt worden dat de hoeveelheid bezoek aan de bloemen van jaar tot jaar nogal verschilde: In het onderzoek van Norder (1978) en in mijn onderzoek werden de bloemen weinig bezocht maar in het onderzoek van Drost (1982) en Bennema (1977) werden de bloemen juist veel bezocht. Of dit invloed heeft op de relatie van de hoeveelheid bezoek aan de bloemen t.o.v. de dichtheid is niet bekend.
De hoeveelheid pollen op de stigma's is alleen onderzocht in de grote en de middelgrote populatie. De hoeveelheid pollen was het hoogst op de stigma's van de bloemen in de middelgrote populatie (gemiddeld 3,4 korrels/stigma). Bovendien was er meer pollen aanwezig op de stigma's van de bloemen die stonden op plaatsen waar de dichtheid aan bloeiende bloemen hoog was dan op plaatsen waar deze laag was (hoge dichtheid 6,0 korrels/stigma en lage dichtheid 3,6 korrels/stigma). Dit komt vrijwel overeen met de volgorde in de hoeveelheid bezoek en de hoeveelheid pollen op de stigma's nam dus toe bij meer bezoek aan de bloemen.
In de grootste populatie is de hoeveelheid nectar hoger als in de middelgrote populatie (bijv. 1,3 µl in de grote populatie en 0,1 µl in de middelgrote populatie). De populatie die dus het minst bezocht wordt had de meeste nectar in de bloemen. Maar de manier waarop de nectar is gemeten (in zogenaamde niet gekooide (open) bloemen) brengt met zich mee dat de hoeveelheid nectar beïnvloed wordt door de hoeveelheid bezoek. Dus hoe meer bezoek hoe minder nectar in de bloemen. Waarschijnlijk moeten de verschillen in hoeveelheid nectar dus verklaard worden door verschil in hoeveelheden insectenbezoek.

De vruchtzetting en de zaadzetting waren het hoogst in de kleinste populatie, iets minder in de middelgrote populatie en het slechtst in de grootste populatie (in genoemde volgorde: vruchtzetting 84,0%, 64,9%, 58,5%; zaadzetting 66,4%, 39,4%, 28,0%). Deze volgorde komt precies overeen met die van de hoeveelheid bezoek aan de populaties. De relatie met de dichtheid van de bloeiende bloemen was minder duidelijk. In de grote populatie was de zaadzetting lager maar de vruchtzetting hoger bij de hogere dichtheden aan bloeiende bloemen. Wat betreft de middelgrote populatie en de kleine populatie waren er geen relaties aan te wijzen.
Ondanks de vaak niet erg hoge waarden waren de zaadzetting en de vruchtzetting toch vrijwel steeds optimaal (op de vruchtzetting van de bloemen op plaatsen met lage dichtheden in de grote populatie na).
Wat betreft R.angustifolius kunnen we samengevat zeggen dat de bloemen in de kleine populatie meer bezocht werden dan die in de grote populatie. De hoeveelheid pollen op de stigma's was ook hoger op de stigma's van de bloemen in de kleine populatie en de vruchtzetting en de zaadzetting tenslotte waren ook hoger in de kleine populatie. Wat betreft de hoeveelheid bezoek, de vruchtzetting en de zaadzetting in relatie tot de dichtheid van de bloeiende bloemen was er geen éénduidig beeld en deze relaties zijn dus nog onduidelijk.

4.8 Rhinanthus minor.

Er zijn 2, vrij kleine populaties onderzocht. Eén van deze populaties bevondt zich tussen de hierboven besproken grote populatie van R.angustifolius. Deze kleine populatie werd nauwelijks bezocht (gemiddeld 0,02 maal per bloem per dag). Dit kwam waarschijnlijk door de aanwezigheid van de grote R.angustifolius-populatie. Mogelijk is R.angustifolius aantrekkelijker dan R.minor voor de hommels. De andere, ongeveer even grote populatie, werd wel veel bezocht (gemiddeld 3,9 maal per bloem per dag). De relatie met de dichtheid geeft weer een tegengesteld beeld: in de ene populatie is bij de hogere dichtheden de hoeveelheid insectenbezoek aan de bloemen hoger en in de andere populatie lager dan bij de lagere dichtheden aan bloeiende bloemen. Het insectenbezoek aan de bloemen bestaat net als bij R.angustifolius uit hommels (ook gevonden door Knuth (1899), Müller (1881), Kugler (1970), Proctor and Yeo (1973), Stockmann (1975), Bennema (1977), Hummel (1978), Norder (1978), Drost et al.(1979) en Kwak (1979). Ook werd er, net als bij R.angustifolius, ingebroken in de bloemen maar dit gebeurde alleen in de populatie die tussen de R.angustifolius-populatie stond.
Alleen de populatie, die niet tussen de R.angustifolius stond, is onderzocht op de hoeveelheid pollen op de stigma's. Hierbij werd geen onderscheid gemaakt tussen verschillende dichtheden aan bloeiende bloemen. Opvallend was dat er geen vreemd stuifmeel op de stigma's aanwezig was. Dit was echter te verwachten gezien de morfologie van de bloem.
De hoeveelheid nectar was hoger in de bloemen van de populatie die het meest werd bezocht (0,03 µl; andere populatie 0,09 µl). Deze grotere hoeveelheid nectar is ook een mogelijke verklaring voor het verschil in de hoeveelheid bezoek aan de bloemen.
Wat betreft de vrucht- en zaadzetting waren er alleen gegevens over de populatie die nauwelijks werd bezocht. Maar deze gegevens hadden een te kleine proefgrootte om er conclusies aan te verbinden.

Wat betreft R.minor kunnen we het volgende samenvatten: Hoewel de onderzochte populaties van R.minor ongeveer even groot waren, werd de ene populatie veel en de andere nauwelijks bezocht. Dat de ene populatie nauwelijks werd bezocht werd waarschijnlijk veroorzaakt door de overvloedige aanwezigheid van R.angustifolius. De relatie (van de hoeveelheid bezoek aan de bloemen) met de dichtheid was tegengesteld in de populaties. Wat betreft de vruchtzetting en de zaadzetting waren er te weinig gegevens om er conclusies aan te verbinden.

4.9 Melandrium album.

Van deze soort werden twee populaties onderzocht: één grote populatie met zowel mannelijke als vrouwelijke planten en één kleine populatie met alleen vrouwelijke planten. Een opvallend verschil van deze soort met de vorige soorten is dat deze soort 's nachts bloeit. Bij bewolkt weer overdag zijn de bloemen ook open. Er zijn dan ook zowel 's nachts als overdag (bewolkt weer) waarnemingen aan deze soort verricht. De hoeveelheid insectenbezoek aan de bloemen in de kleine populatie was wat betreft het bezoek overdag vrij laag (gemiddeld 2,3 maal per bloem per dag) maar wat betreft het bezoek 's nachts vrij hoog (gemiddeld 5,3 maal per bloem per "dag"). In de grote populatie was dit andersom (overdag 6,6 en 's nachts 1,5 maal per bloem per "dag"). Bekijken we het totale bezoek (per etmaal) dan was de hoeveelheid bezoek aan beide populaties ongeveer gelijk. Bij de hogere dichtheden aan bloeiende bloemen was zowel 's nachts als overdag de hoeveelheid insectenbezoek aan de bloemen hoger als bij de lagere dichtheden. Overdag bestond het insectenbezoek uit allerlei soorten zweefvliegen en uit enkele soorten hommels. Bezoek van zweefvliegen aan M.album wordt ook genoemd door Knuth (1899) en Proctor and Yeo (1973). 's Nachts werden de bloemen door één soort nachtvlinder bezocht (Trachea atriplicis). Knuth (1894,1899), Holm (1978), Richards (1978) en Van der Pijl (1966) noemen ook nachtvlinders als bezoekers, maar dan wel andere soorten. De hommels en de nachtvlinders bezochten de bloemen af en toe zonder het stigma aan te raken. Dit "illegale" bezoek trad bijna alleen op in de kleine populatie zodat het effectieve bezoek in de kleine populatie lager was dan in de grote populatie. Wat de precieze verschillen in effectiviteit zijn van de verschillende bezoekers is helaas niet onderzocht. In de grote populatie hadden we bovendien te maken met mannelijke en vrouwelijke bloemen maar de insecten hadden geen voorkeur voor het bezoeken van mannelijke of vrouwelijke bloemen. Wat de verhouding moet zijn voor een optimale bestuiving van M.album is niet bekend maar wel is bekend dat er, wanneer de bloemen door nachtvlinders worden bestoven, regelmatig mannelijke bloemen moeten worden bezocht om voldoende stuifmeel op de stigma's te brengen (Brantjes,1976). Het is duidelijk dat het ontbreken van mannelijke bloemen in de kleine populatie dus een groot nadeel was voor deze populatie. Of er zich inderdaad geen of weinig stuifmeel op de stigma's van de bloemen in de kleine populatie bevond in vergelijking met die in de grote populatie is helaas niet onderzocht.

De hoeveelheid nectar in de bloemen was in de grote populatie (gemiddeld 0,1 µl) lager als in de kleine populatie (gemiddeld 0,2 µl; bijna geen verschil tussen overdag en 's nachts). Dit komt waarschijnlijk doordat de hoeveelheid nectar hoger is in de vrouwelijke bloemen als in de mannelijke bloemen en zou een verklaring kunnen zijn voor de lagere hoeveelheid bezoek van de nachtvlinders (nectar-foerageerders) aan de grote populatie (de

zweefvliegen foerageerden voornamelijk op pollen).
De vruchtzetting en de zaadzetting waren hoger in de grote populatie dan in de kleine populatie (zaadzetting: kleine populatie 6,2%, grote populatie 17,3%; vruchtzetting: kleine populatie 14,6%, grote populatie 36,4%). Omdat er geen mannelijke bloemen in de kleine populatie aanwezig waren en de dichtstbijzijnde populatie met mannelijke bloemen meer dan 1,5km. verwijderd was, is dit ook niet zo vreemd. Toch is de vruchtzetting wel optimaal in de kleine populatie. Of de vruchtzetting en de zaadzetting optimaal waren in de grote populatie is niet bekend. Bij hogere dichtheden aan bloeiende bloemen waren zowel de vruchtzetting als de zaadzetting lager dan bij lagere dichtheden. Hoewel de zaadzetting in de grote populatie hoger was dan in de kleine populatie was deze toch relatief laag. Dit is waarschijnlijk veroorzaakt door het voorkomen van zogenaamde roest (een soort schimmel) in de mannelijke bloemen, wat er voor zorgt dat er geen pollen meer gevormd wordt. Uit een onderzoek van Alexander (1987) blijkt dat deze schimmel de bestuiving inderdaad nadelig beïnvloedt.
Verder moet nog opgemerkt worden dat M.album een vrij bijzonder mechanisme bezit voor het herstellen van de verhouding tussen de mannelijke en vrouwelijke bloemen. Mulcahy (1967) vondt namelijk dat het aantal pollenkorrels op het stigma bepaalt of er uiteindelijk mannelijke of vrouwelijke planten uit de zaden zullen komen. Pollenbuizen met een X-chromosoom groeien namelijk sneller, zodat bij veel pollen op het stigma de pollenbuizen met een Y-chromosoom geen kans krijgen bij de eicel te komen. De kleine populatie zonder mannelijke bloemen zal waarschijnlijk weinig pollen op de stigma's gekregen hebben en uit de zaden van deze populatie zullen dus mannelijke planten komen.
Wat betreft M.album kunnen we samengevat zeggen dat zowel de grote en de kleine populatie relatief veel bezocht werden. Bij hogere dichtheden aan bloeiende bloemen werden de bloemen bovendien meer bezocht dan bij lagere dichtheden aan bloeiende bloemen. Hoeveel pollen er op de stigma's aanwezig was is niet onderzocht. De vruchtzetting en de zaadzetting waren in beide populaties vrij laag (hoewel de vruchtzetting in de kleine populatie wel optimaal was). De oorzaken hiervan liggen waarschijnlijk niet in tekort aan insectenbezoek maar in de kleine populatie door het ontbreken van mannelijke bloemen en in de grote populatie door schimmelvorming in de mannelijke bloemen.

4.10 Lychnis flos-cuculi.

Van deze soort is één grote populatie onderzocht. De bloemen die stonden op plaatsen met hogere dichtheden aan bloeiende bloemen werden minder bezocht dan bloemen die stonden op plaatsen met lagere dichtheden (bijv. bij een dichtheid van 78,5 bloeiende bloemen/m² bloemen 1,3 maal per bloem per dag bezocht en bij een dichtheid van 5,5 bloeiende bloemen/m² bloemen 15,8 maal per bloem per dag bezocht). Het insectenbezoek bestond voornamelijk uit zweefvliegen en hommels (volgens Holm (1978), Proctor and Yeo (1973) en Knuth (1894) worden de bloemen ook bezocht door vlinders en bijen). Ook bij L.flos-cuculi werd ingebroken in de bloemen (door de hommels) en de hoeveelheid inbraak was hoger in de bloemen bij de hogere dichtheden aan bloeiende bloemen. De hommels hadden geen voorkeur voor mannelijke of vrouwelijke bloemen, wat betreft de zweefvliegen zijn er te weinig gegevens om hier iets over te zeggen. Wat de verhouding in het bezoek aan de mannelijke en de vrouwelijke bloemen moet zijn voor een optimale bestuiving is ook niet bekend.

Of de bloemen die op plaatsen stonden met een lage dichtheid aan bloeiende bloemen (die dus meer bezocht werden) ook meer pollen op de stigma's hadden dan bloemen op plaatsen met hogere dichtheden is niet onderzocht.
De hoeveelheid nectar in de bloemen was hoger in de bloemen die op plaatsen stonden met hoge dichtheden aan bloeiende bloemen (lage dichtheid gemiddeld 3,8 µl en hoge dichtheid gemiddeld 0,1 µl). Dit verschil komt waarschijnlijk door de lagere hoeveelheid bezoek aan deze bloemen.
De vruchtzetting en de zaadzetting waren optimaal op plaatsen met lage dichtheden aan bloeiende bloemen. Bloemen op plaatsen met hoge dichtheden aan bloeiende bloemen werden dus te weinig (legaal) bezocht voor een optimale vrucht- en zaadzetting. Dus hoe hoger de dichtheid aan bloeiende bloemen hoe lager de vrucht- en zaadzetting (bijv. bep. datum zaadzetting bij een dichtheid van 2,0 bloeiende bloemen/m² 59,1% en bij een dichtheid van 78,5 bloeiende bloemen/m² 42,2%). Zelfbestuiving is mogelijk in L.flos-cuculi maar levert een lage zaadzetting op (1,0 %) en is misschien van belang geweest voor de zaadzetting van de bloemen op plaatsen met hoge dichtheden. Wat verder nog van belang is dat vreemd stuifmeel een negatief effect heeft op de vrucht- en zaadzetting (5,6% in vergelijking met zaadzetting na kruisbestuiving 11,7%). De zweefvliegen bezochten namelijk, vooral op de plaats met de hoge dichtheid aan bloeiende bloemen, regelmatig andere soorten bloemen. Dit heeft de vrucht- en zaadzetting van de bloemen op deze plaats zeer waarschijnlijk verslechterd. Meerdere malen bestuiven verhoogt bovendien de vrucht- en zaadzetting (23,8% i.v.m. kruisbestuiving (11,7%)). De bloemen op de plaatsen met lage dichtheden aan bloeiende bloemen werden meer dan éénmaal bezocht en de vrucht- en zaadzetting is hier dan ook hoger dan op plaatsen met hoge dichtheden aan bloeiende bloemen (die minder dan éénmaal bezocht werden).
Wat beteft L.flos-cuculi kunnen we samenvatten dat de als de dichtheid van de bloeiende bloemen lager was de bloemen meer bezocht werden en de vruchtzetting en de zaadzetting hoger waren dan als de dichtheid van de bloemen hoger was. Of de hoeveelheid pollen ook hoger was op de stigma's van bloemen op plaatsen met lage dichtheden aan bloeiende bloemen is niet bekend.

4.11 Dactylorhiza majalis subsp.majalis.

Ook van deze soort is één grote populatie onderzocht. Vreemd genoeg was de hoeveelheid bezoek aan de bloemen in de gehele onderzoeksperiode nihil. Er moet echter opgemerkt worden dat in de eerste periode van het bloeiseizoen er niet is waargenomen en dat er in de periode waarin wel waarnemingen zijn gedaan alleen tussen 9.00 en 19.00 is waargenomen. Bovendien waren de weersomstandigheden in deze zomer erg slecht. Het aantal malen dat pollinia op het stigma zijn waargenomen kan eventueel ook een maat zijn voor de hoeveelheid bezoek en zeker voor de bestuiving (we houden dan geen rekening met eventuele zelfbestuiving). Ook het aantal malen dat pollinia uit de bloemen verdwenen waren kan een maat zijn voor de bestuiving, zij het in mindere mate. Zowel het aantal malen dat pollinia op het stigma aanwezig waren als het aantal malen dat pollinia uit de bloemen waren verdwenen, waren lager bij hoge dichtheden van bloeiende bloemen dan bij lagere dichtheden aan bloeiende bloemen. Door welke insecten de bloemen bestoven worden is niet duidelijk. Er werden regelmatig (dode) vliegen in de bloemen waargenomen maar hun belang voor de bestuiving wordt nihil geacht. Er werd zowel orchideeën-pollen als andersoortig pollen op de stigma's gevonden. Dit toont aan

dat de bloemen wel degelijk werden bezocht.
Volgens Sprengel (1793) moeten de bloemen door vliegen worden bezocht (hij zag vliegen met pollinia). Müller (1881) zegt dat de bloemen door de werksters van Bombus Rajellus (=jonellus) en Bombus pratorum bezocht worden (gebaseerd op pollinia op de kop van de insecten terwijl ze andere bloemen in de buurt van de orchideeën bezochten). Knuth (1899) noemt als bezoekers Apis mellifera, Bombus agrorum, B.confusus, B. distinguendus, B.hortorum (werksters), B.lapidarius (werksters), B.muscorum, B.terrestris, Eucera longicornis, Halictus leucozonius, Nomada sexfasciata, Osmia fusca, Diptera, Empiden en zweefvliegen. Thijsse (1934) noemt als bezoeker Ceratonia aurata (keversoort). D.majalis subsp.majalis wordt volgens Nilsson (1981) bezocht door Bombinae en Syrphidae. Holm (1978) en Richards (1978) noemen respectievelijk hommels en langtongige vliegen als bezoekers van het geslacht Dactylorhiza. Maar Boudewijn (1981) zag tijdens zijn waarnemingen in Drenthe net als ik geen bezoekers op D. majalis. Opvallend is dat veel onderzoekers geen of maar enkele bezoekers op de bloemen hebben waargenomen.
Men kan zich afvragen waarom insecten de bloemen zouden bezoeken. Het pollen in de bloemen is namelijk niet eetbaar voor de insecten (Holm,1978). Ik vond bovendien geen nectar in de bloemen. Ook Holm (1978) en Sprengel (1793) vonden geen nectar in de bloemen. Volgens Knuth (1894) wordt er nectar in de wand van de spoor gevormd en volgens Darwin (in Van der Pijl,1966) moet er in het begin van de spoor gebeten worden wil er nectar in de spoor komen (dit is ook getest in dit onderzoek: resultaat geen nectarproduktie). Het is dus niet duidelijk waarom de insecten de bloemen bezoeken. Ook Van der Pijl (1966) zegt dat de spoor geen nectar bevat en dat er dan ook nauwelijks bezoekers komen. De enigste bezoekers zijn, volgens Van der Pijl, zogenaamde nieuwkomers tijdens de eerste bloeidagen. Volgens Nilsson (1981) wordt het gedrag van nieuwkomers (zonder nest) gekenmerkt door het bezoeken van een aantal bloemen en wanneer de voedsel-stimulans uitblijft, door het haastig vertrekken naar andere bloemen. Dit gedrag kwam ook voor bij de 2 bezoekers van D. majalis subsp.majalis (zie resultaten), ondanks dat de bloemen al vrij lang bloeiden en de hommels waarschijnlijk wel nesten hadden (juni). Meestal worden de orchideeën ingedeeld in 2 groepen nl. belonende soorten (bevatten nectar) en misleidende soorten (bevatten geen nectar). D. majalis subsp.majalis behoort dus waarschijnlijk tot de laatste groep. Dit is ook de mening van Nilsson (1981).
Hoewel er geen bezoekers op de bloemen zijn waargenomen zetten de bloemen wel zaad. Zowel de zaadzetting als de vruchtzetting zijn hoger in de bloemen die op plaatsen staan met hoge dichtheden aan bloeiende bloemen (bijv. bij een dichtheid van 68,5 bloeiende bloemen/m² 106,7 zaden/bloem; vruchtzetting 8,8% en bij een dichtheid van 407,4 bloeiende bloemen/m² 218,4 zaden/bloem; vruchtzetting 12,6%). Zelfbestuiving (autogamie) is mogelijk in D. majalis subsp.majalis. Martens (in Van der Pijl,1966) vond dit ook; volgens Knuth (1899) en Boudewijn (1981) is zelfbestuiving niet mogelijk. Daar volgens mijn resultaten zelfbestuiving mogelijk is, de zaadzetting en de vruchtzetting hoog zijn en er nauwelijks bezoekers op de bloemen zijn waargenomen op de bloemen in de onderzochte populatie, moet een groot gedeelte van de bestuiving door zelfbestuiving zijn geschied. Een eventuele andere mogelijkheid is apomixie, wat ook bij orchideeën voorkomt (Van der Cingel, 1980). Wat betreft de resultaten van zelfbestuiving moet nog opgemerkt worden dat dit onderzocht is in

een andere populatie dan die tot nu toe besproken is. Er zouden, wat betreft zelfbestuiving, eventueel verschillen kunnen bestaan tussen de 2 populaties, hoewel ik het niet waarschijnlijk acht. Zelfbestuiving levert ongeveer een even hoge zaadzetting en vruchtzetting op als kruisbestuiving, m.a.w. zelfbestuiving levert kwantitatief geen nadeel op (gemiddeld 1030,7 zaden/bloem i.v.m. 936,4 zaden/bloem na kruisbestuiving). Maar het aantal zaden dat een embryo heeft ten opzichte van het totaal aantal zaden is hoger bij zelfbestuiving in vergelijking met andere typen bestuiving. Dus kwalitatief gezien is, zover onderzocht, het zaad na zelfbestuiving zelfs beter. Het aantal zaden in de bloemen die door de insecten bestoven konden worden was veel lager dan na kruisbestuiving. Dit betekent dat het bezoek aan de bloemen de zaadzetting en de vruchtzetting in de bloemen zelfs deed afnemen, waarschijnlijk door het meenemen van de pollinia. Dit alles doet vermoeden dat zelfbestuiving een belangrijke rol speelde in de populatie en dat de hoeveelheid bezoek een ondergeschikte rol had.
Ter vergelijking werd nog enig onderzoek verricht aan D.maculata. Maar hoewel de bloemen van D.maculata erg lijken op die van D. majalis subsp.majalis werd D. maculata wel veel bezocht; volgens Nilsson (1981) wordt D.maculata ook door veel meer soorten insecten bezocht dan D.majalis. Of deze soort zichzelf kan bestuiven is niet onderzocht. Een vergelijking tussen de soorten is dus waarschijnlijk (ondanks de gelijkenis van de bloemen) niet zo goed mogelijk.
Wat betreft D.majalis subsp.majalis kunnen we samengevat zeggen dat de bloemen nauwelijks bezocht werden; waarschijnlijk trad vaak zelfbestuiving op. De invloed van de dichtheid van de bloeiende bloemen op de bestuiving is niet duidelijk. De zaadzetting was hoger bij hoge dichtheden van bloeiende bloemen dan bij lagere dichtheden, maar werd niet optimaal.

4.12 Pinguicula vulgaris.

Van deze soort zijn 2 populaties onderzocht. Eén populatie was iets groter dan de andere maar beide waren vrij klein. Er zijn geen bezoekers op de bloemen gezien. Een vergelijkbare soort, Pinguicula grandiflora, die in de buurt van één van de populaties stond werd een paar maal bezocht door hommels. Thijsse (1934) noemt de rode koekoeksbij als bezoeker van P.vulgaris en Müller (1881) noemt Osmia, vlinders en kevers als bezoekers maar Knuth (1894) zag net als ik geen bezoekers op de bloemen. Of eventuele bezoekers pollen op de stigma's brachten is niet onderzocht. Er werd één maal wat nectar in de bloemen gevonden (meting in de spoor) en van deze nectar was de suikerconcentratie zo laag (3 %) dat dit waarschijnlijk verdund was met regenwater. Volgens Müller (1881), Knuth (1894,1899) en Barth (1982) is er wel nectar en deze bevindt zich in de spoor. Volgens Kugler (1970) zijn de haren, aan de binnenkant van de kroon, wellicht "voederharen".
Ondanks dat geen bezoekers op de bloemen zijn waargenomen was de vruchtzetting in de iets kleinere populatie zeer hoog (gemiddeld 83,3%). De vruchtzetting in de grotere populatie was ook hoog maar niet optimaal (gemiddeld 83,8%). De zaadzetting was hoger (maar niet optimaal) in de iets grotere populatie in vergelijking met de kleinere populatie (grotere populatie 50,1% en kleinere populatie 31,8%). De zaadzetting en de vruchtzetting waren iets hoger in de bloemen op plaatsen waar de dichtheid aan bloeiende bloemen hoog was (hoge dichtheid zaadzetting 67,7%, vruchtzetting 90,0%; lage dichtheid zaadzetting 38,9%, vruchtzetting 66,6%). Er

moet echter opgemerkt worden dat er van één populatie maar een waarnemingsdag was. Wat betreft het onderzoek naar verschillende typen bestuiving waren er te weinig resultaten om conclusies te trekken.
Wat betreft P. vulgaris kunnen we het volgende samenvatten: Ondanks dat de bloemen niet of nauwelijks bezocht werden waren de zaadzetting en de vruchtzetting relatief hoog. De zaadzetting en de vruchtzetting waren hoger bij hogere dichtheden aan bloeiende bloemen.

4.13 Valeriana dioica.

Van deze soort zijn twee redelijk grote populaties onderzocht maar van één populatie zijn nauwelijks gegevens en deze populatie zal hier dan ook buiten beschouwing worden gelaten. De bloemen in de wel redelijk onderzochte populatie die op plaatsen stonden met vrij hoge dichtheden aan bloeiende bloemen werden redelijk veel bezocht (1,0 schermen/dag). Dit bezoek bestond uit vliegen. Ook volgens Thijsse (1934) en Proctor and Yeo (1973) worden de bloemen bezocht door vliegen en Knuth (1899) noemt vliegen en bijen als bezoekers. Hoewel de planten tweehuizig zijn is geen onderscheid gemaakt tussen bezoek aan mannelijke of vrouwelijke bloemen. Ook zijn er geen gegevens over de hoeveelheid pollen op de stigma's en de hoeveelheid nectar in de bloemen. De zaadzetting leek redelijk hoog te zijn maar er is geen vergelijking tussen verschillende dichtheden of populaties of met andere typen bestuiving.
Wat betreft V. dioica kunnen we het volgende samenvatten: de bloemen die op plaatsen stonden met hogere dichtheden aan bloeiende bloemen werden meer bezocht. Andere aspecten betreffende de bestuiving, de vruchtzetting en de zaadzetting zijn nog onduidelijk.

4.14 Vergelijking van de soorten en algemene conclusie en discussie.

Vergelijken we de onderzochte soorten met elkaar dan zien we dat Melandrium album het meest werd bezocht (zie tabel 248). Pinguicula vulgaris en Dactylorhiza majalis subsp.majalis werden niet en dus het minst bezocht. Wanneer alleen het bezoek aan de vrouwelijke bloemen of alleen het legale bezoek wordt bekeken dan bleef deze volgorde ongeveer hetzelfde. De hoeveelheid pollen van de eigen soort op de stigma's was het hoogst bij Campanula rotundifolia en het laagst bij Dactylorhiza majalis subsp.majalis en het percentage vreemd pollen was het hoogst bij Dactylorhiza majalis subsp.majalis en het laagst bij Campanula rotundifolia. De hoeveelheid nectar was het hoogst in de bloemen van Pedicularis sylvatica, maar de suikerconcentratie van de nectar was het hoogst in Rhinanthus angustifolius. Beide waren hoger in de onderzochte Scrophulariaceae dan in de andere onderzochte soorten.
Vergelijken we de zaad- en vruchtzetting van de verschillende soorten met elkaar (zie tabel 249) dan zien we dat Phyteuma spicatum de hoogste vruchtzetting had. Wanneer naast mogelijke insectenbestuiving kunstmatig werd bestoven was de vruchtzetting het hoogst in Phyteuma spicatum en Pinguicula vulgaris. De vruchtzetting in Melandrium album was zeer laag en wanneer de bloemen naast mogelijke bestuiving door insecten kunstmatig bestoven werden bleef de vruchtzetting het laagst in Pedicularis palustris. De zaadzetting was het hoogst in Lychnis flos-cuculi en het laagst in Melandrium album. Wanneer naast mogelijke bestuiving door insecten de bloemen ook nog kunstmatig bestoven

soort:	bezoek	nut. bezoek	pollen stigma	pollen vreemd	hoev nectar	suikerconc.
Phyteuma nigrum	0,65	0,37	49,36	0,42	0,07	14,25
Phyteuma spicatum	2,09	0.87	-	-	0,04	12,00
Campanula rotundifolia	3.52	3,17	188.40	0,02	0,00	-
Pedicularis palustris	2,24	0,90	17,28	7,79	0,10	25,44
Pedicularis sylvatica	0.96	0,96	74.96	0,25	0,58	22,95
Rhinanthus angustifolius	1.89	1,79	6.29	2,18	0,26	37,52
Rhinanthus minor	0,66	0,66	50.89	0.00	0.21	19.50
Melandrium album	7,67	6.83	-	-	0.17	14.00
Lychnis flos-cuculi	2,40	0.94	71.91	5,26	0.17	17,88
Dactylorhiza majalis	0	0	0.05	99,47	0	-
Pinguicula vulgaris	0	0	-	-	0.02	3,00
Valeriana dioca	0.68	-	-	-	-	-

Tabel 248. De hoeveelheid bezoek, de hoeveelheid legaal bezoek of bezoek aan vrouwelijke bloemen, de hoeveelheid pollen op de stigma's en het percentage vreemd pollen hiervan, de hoeveelheid nectar en de suikerconcentratie van de nectar in de verschillende onderzochte soorten (gemiddelden van alle onderzochte populaties).

werden, werd de zaadzetting het hoogst in Rhinanthus minor en bleef het laagst in Phyteuma spicatum.
Vergelijken we de verschillende typen bestuiving met elkaar dan zien we dat de zaadzetting na bestuiving toenam in de volgende volgorde: zelfbestuiving, zelfbestuiving waarbij het pollen op het stigma wordt gebracht, kruisbestuiving (zie tabel 249). Mogelijke insectenbestuiving, meerdere malen bestuiven en kruisbestuiving na bestuiving met vreemd pollen hebben een positief of negatief effect op de zaadzetting (vergelijking met kruisbestuiving). Zelfbestuiving levert volgens Barth (1982) meestal een lagere zaadzetting of vruchtzetting op dan kruisbestuiving. Dat vreemd pollen een negatief effect op de zaadzetting, de groei van pollenbuizen of de ontwikkeling van de ovula kan hebben werd onder andere gevonden door Mackenna and Mulcahy (1983), Waser (1978), Ockenden and Currah (1977) en Thomson et al.(1981,1982). Het komt echter ook voor dat vreemd pollen geen negatief effect op de zaadzetting heeft (Kohn and Waser,1985). Bovendien is het mogelijk dat een verlaging van de zaadzetting optreedt door bezoek aan andere plantensoorten en dat zogenaamde stigmatische interferentie hier niet de oorzaak van is, maar de oorzaak ligt in het verloren gaan van pollen bij het bezoek aan de andere soort (Campbell and Motten,1985). Dat

soort:	zelf best	kunst zelf-best.	kruis best.	meer dere malen	vreemd pollen effect	insec-tenbe-st.	vrucht-zetting	optimale vrucht-zetting	zaad-zetting	optimale zaad-zetting
Phyteuma nigrum	10,00	11,47	34,43	64,00	27.13	20.14	81,25	72,22	21.74	35,84
Phyteuma spicatum	5,00	14,29	3,57	–	10.21	30,80	100.0	100,0	17,92	21,24
Campanula rotundifolia	2,97	2.90	52.38	22.87	7.86	39.25	77,10	65,02	37,74	38,71
Pedicularis palustris	1,75	9,69	19.56	11,39	32.79	69.42	57.54	55,49	44,21	36,31
Pedicularis sylvatica	10,48	29,73	22,75	0,54	18,98	48.53	61.23	67,60	30,52	27.97
Rhinanthus angustifolius	0,00	37,98	0,00	–	33,70	59,39	59,59	67,42	33,65	32.31
Rhinanthus minor	–	–	–	–	–	–	75.00	75,00	15,67	60.57
Melandrium album	–	–	84.27	–	51,59	8.40	18.39	57,77	8,40	19.05
Lychnis flos-cuculi	1,03	24,12	11,65	23,77	5,59	56,75	74,79	71,67	47.25	45.48
Dactylorhiza majalis	1030	1083,0	936.4	–	880.00	21,43	33.02	45.39	251,65	486,69
Pinguicula vulgaris	0.00	–	–	–	–	–	83.58	100.0	40,98	45,93
Valeriana dioca	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Tabel 249. De zaadzetting na zelfbestuiving, kunstmatige zelfbestuiving, kruisbestuiving, meerdere malen bestuiven, het effect van vreemd pollen, de zaadzetting na insectenbestuiving, de vruchtzetting na natuurlijke bestuiving, de optimale vruchtzetting, de zaadzetting na natuurlijke bestuiving en de optimale zaadzetting in de onderzochte soorten (alle getallen zijn de gemiddelden van de verschillende populaties).

meerdere malen bestuiven de zaadzetting en de vruchtzetting positief kan beïnvloeden is onder andere gevonden door de Vries and Dubois (1983), Mulcahy and Ottaviana (1983) en Snow (1982).
De Campanulaceae ontvingen, ondanks dat ze weinig of geen nectar produceerden toch redelijk veel tot veel bezoek en er kwam ook veel pollen op de stigma's maar desondanks was de zaadzetting maar redelijk hoog.
Vergelijken we de Campanulaceae onderling dan valt op dat ondanks dat Campanula rotundifolia geen nectar produceerde, toch veel werd bezocht en dat er veel pollen op de stigma's werd gebracht. Volgens Zimmerman (1982) worden pollenbloemen vaker bezocht dan nectarbloemen doordat de bloemen niet of minder snel "uitgeput" raken. De zaadzetting was hoger dan bij de Phyteuma-soorten (maar toch niet erg hoog) en vrijwel maximaal. Bij Campanula rotundifolia was dus (gemiddeld over het bloeiseizoen en alle onderzochte populaties) geen sprake van een door pollen gelimiteerde zaadzetting maar was waarschijnlijk sprake van zogenaamde resource-limitation en bij de Phyteuma-soorten was er wel sprake van een door pollen gelimiteerde zaadzetting. Wat de totale zaadopbrengst van de verschillende populaties betreft moet nog opgemerkt worden dat de totale bloeitijd van de populaties van de Phyteuma-soorten veel korter was dan die van Campanula rotundifolia en de populaties van deze laatste soort leverden dus veel meer zaad op. Daar staat tegenover dat de zaaddozen van deze soort sterk aangetast werden door insectenvraat.
Ondanks dat de Scrophulariaceae meer nectar en een hogere suikerconcentratie van de nectar hadden, werden ze niet meer bezocht dan de Campanulaceae. Er wordt over het algemeen aangenomen dat bloembezoekers soorten die meer nectar of een hogere suikerconcentratie van de nectar hebben meer bezocht worden. Pleasants (1981) en Heinrich (1976) toonden dit aan in onderzoeken aan bloemen die door hommels werden bezocht. De bezoekers van de Scrophulariaceae waren over het algemeen bovendien minder trouw aan de soorten dan bij de Campanulaceae. Dit is vreemd omdat de bezoekers aan de Scrophulariaceae over het algemeen hommels waren en hommels worden over het algemeen juist als de meest trouwe bezoekers van een soort gezien (in vergelijking met zweefvliegen; Real,1983). De trouwgraad van de bloemen wordt meestal gemeten aan de hand van de bloembezoekers (hoevaak een insect andere soorten bloemen bezoekt), en niet aan de hand van de soort en de hoeveelheden pollen op het stigma zoals in dit onderzoek. Deze laatste methode, dus het bepalen van de soort en de hoeveelheid pollen op het stigma, geeft een meer betrouwbaar beeld van de waarde van de bloembezoekers voor de plant. De voornaamste oorzaak van de verschillen in uitkomst tussen de 2 typen onderzoek is dat bij de telling van de pollenkorrels op de insecten wordt gekeken naar het pollen in de pollenklompjes of naar pollen op het hele insect en zelden naar plaatsen die vaak met het stigma in aanraking komen. De bestuivingsefficiëntie van hommels op zogenaamde aan hommels gespecialiseerde bloemen, is dus, in vergelijking met andere soorten insecten en daarop gespecialiseerde bloemen, veel lager dan de trouwgraad van die soorten insecten doet vermoeden. Een hommel kan bijvoorbeeld zeer trouw zijn aan een soort zonder efficiënt te zijn.
De zaadzetting was net als bij de Campanulaceae niet erg hoog in de Scrophulariaceae. Vergelijken we de soorten van de familie Scrophulariaceae onderling dan valt op dat P. sylvatica, P. palustris en R. angustifolius meer bezocht werden dan R. minor, ondanks dat deze soort niet of nauwelijks minder nectar

produceerde; de suikerconcentratie van de nectar was echter wel lager dan bij de andere 3 soorten. In vergelijking met de bezoekers aan R. minor waren de bezoekers veel minder trouw aan de andere 3 soorten. De bezoekers van R.minor brachten relatief weinig vreemd pollen op de stigma's in vergelijking met de andere 3 soorten.
De vruchtzetting was (vrijwel) optimaal in de Scrophulariaceae en de Campanulaceae.
De Caryophyllaceae produceerden een redelijke hoeveelheid nectar met een redelijk hoge suikerconcentratie (meer en met een hogere suikerconcentratie dan de Campanulaceae maar minder en met een lagere suikerconcentratie dan de Scrophulariaceae) en ze werden meer bezocht dan andere families. De bezoekers waren echter, net als bij de Scrophulariaceae, niet erg trouw aan de soorten. Vergelijken we de soorten van de familie Caryophyllaceae onderling dan zien we dat ondanks dat de suikerconcentratie van de nectar in Lychnis flos-cuculi hoger was, Melandrium album meer werd bezocht. Dit komt waarschijnlijk doordat M. album zowel in de nacht als overdag bezocht werd. Ondanks dat M. album meer bezocht werd, waren de zaadzetting en de vruchtzetting toch vrij laag en verre van maximaal in tegenstelling tot bij L. flos-cuculi. In Melandrium album bracht een groot deel van de bezoekers waarschijnlijk geen pollen op de stigma's en de zaadzetting en de vruchtzetting waren daardoor gelimiteerd (pollen-limitation). In Lychnis was de vruchtzetting en de zaadzetting (gemiddeld over de verschillende dagen in het bloeiseizoen) waarschijnlijk "resource-limited".
De soorten van de overige 3 families, de Orchidaceae, Lentibulariaceae en Valerianaceae werden niet of weinig bezocht en produceerden geen of weinig nectar, hadden veel vreemd pollen op de stigma's (Orchidaceae) en hadden geen optimale zaadzetting en vruchtzetting hoewel deze bij de Orchidaceae en de Lentibulariaceae hoger waren dan we naar aanleiding van de hoeveelheid bezoek zouden verwachten. Wellicht speelde zelfbestuiving een grote rol bij deze soorten.
Wat betreft de hoeveelheid insectenbezoek ten opzichte van de dichtheid en de populatiegrootte is het beeld weinig uniform (zie tabel 250). De lijnen in deze grafieken geven alleen trends weer van de hoeveelheid bezoek. De punten waaruit de lijnen berekend zijn, zijn nogal variabel. Deze variatie is voor een deel te verklaren doordat de punten van verschillende data, uit verschillende perioden van het bloeiseizoen, van dagen met verschillende weersomstandigheden en van verschillende populaties afkomstig zijn. Dat de periode in het bloeiseizoen van belang kan zijn is onder andere gevonden door Zimmerman (1980), Thomson et al.(1981) en Waser and Fugate (1986) en dat de weersomstandigheden van belang kunnen zijn werd aangetoond door Motten et al.(1981).
We zien een trend naar toename van het insectenbezoek ten opzichte van de dichtheid of de populatiegrootte in Phyteuma nigrum, Phyteuma spicatum, Campanula rotundifolia (alleen de relatie met de populatiegrootte), Pedicularis sylvatica, Rhinanthus angustifolius (alleen de relatie met de dichtheid in de grote populatie), Rhinanthus minor (in één van de populaties) Melandrium album en Valeriana dioica en er is een trend naar afname in Campanula rotundifolia (de relatie met de dichtheid), Pedicularis palustris, Rhinanthus angustifolius (de relatie met de dichtheid in de kleine populatie), Rhinanthus minor (in één van de populaties) en Lychnis flos-cuculi. Soorten van dezelfde familie vertonen dus niet dezelfde trend. De soorten die een

soort:	bezoek dichtheid kleine pop.	bezoek dichtheid grote pop	populatiegrootte
Phyteuma nigrum		↗	
Phyteuma spicatum		↗	
Campanula rotundifolia	↘	↘	↗
Pedicularis palustris		↘	
Pedicularis sylvatica		↗	↗
Rhinanthus angustifolius	↘	↗	↘
Rhinanthus minor ⌂	↗	↘	
Melandrium album	↗	↗	—
Lychnis flos-cuculi		↘	
Dactylorhiza majalis subsp. majalis			
Pinguicula vulgaris			
Valeriana dioica	↗		

Tabel 250. Trends van het aantal malen dat een bloem bezocht werd ten opzichte van de dichtheid van de bloeiende bloemen in de kleine populatie (kolom 1) en in de grote populatie (kolom 2) en ten opzichte van de populatiegrootte. ⌂= beide populaties ongeveer even groot. Een dalende lijn geeft een negatieve relatie weer, een stijgende lijn een positieve relatie en bij een horizontale lijn heeft de dichtheid of de populatiegrootte geen invloed.

soort:	zaadzetting dichtheid kleine pop	zaadzetting dichtheid grote pop	populatiegrootte
Phyteuma nigrum		↘	
Phyteuma spicatum		↘	
Campanula rotundifolia	↗	—	↗
Pedicularis palustris		—	
Pedicularis sylvatica		—	↗
Rhinanthus angustifolius		↘	↘
Rhinanthus minor			
Melandrium album	↘		↗
Lychnis flos-cuculi		↘	
Dactylorhiza majalis subsp. majalis		↗	
Pinguicula vulgaris		↗	↗
Valeriana dioica			

Tabel 251. Trends van de zaadzetting ten opzichte van de dichtheid en de populatiegrootte (uitgezet als in tabel 250).

soort:	vruchtzetting dichtheid kleine pop	vruchtzetting dichtheid grote pop	populatiegrootte
Phyteuma nigrum			
Phyteuma spicatum			
Campanula rotundifolia			
Pedicularis palustris			
Pedicularis sylvatica			
Rhinanthus angustifolius			
Rhinanthus minor			
Melandrium album			
Lychnis flos-cuculi			
Dactylorhiza majalis subsp. majalis			
Pinguicula vulgaris			
Valeriana dioica			

Tabel 252. Trends van de vruchtzetting ten opzichte van de populatiegrootte en de dichtheid (uitgezet als in tabel 250).

toename vertonen zijn over het algemeen de wat meer zeldzame soorten in de onderzoeksgebieden in vergelijking met soorten die een afname vertonen.
De hoeveelheid pollen op de stigma's (niet in figuur) was hoger bij hogere dichtheden aan bloeiende bloemen in Rhinanthus angustifolius en Pedicularis palustris en was gelijk bij de verschillende dichtheden bij Pedicularis sylvatica en was lager bij gotere populaties van Rhinanthus angustifolius.
Het was niet duidelijk of de hoeveelheid nectar hoger was in de bloemen van de verschillende soorten bij hogere dichtheden aan bloeiende bloemen of grotere populaties: lagere hoeveelheid bij Pedicularis sylvatica en hogere hoeveelheid bij Lychnis flos-cuculi en Melandrium album en geen verschil bij Pedicularis palustris.
Ook de relaties met de zaadzetting en de vruchtzetting waren weinig uniform (zie tabel 251 en 252).
Andere onderzoekers vonden een toename van de hoeveelheid insectenbezoek aan de bloemen bij toename van de dichtheid (Heinrich,1979; Schaal,1980; Waddington and Heinrich,1982; Real,1983). Rathcke (1983) stelde een optimumkromme voor en Sih and Baltus (1987) vond dat de hoeveelheid insectenbezoek van honingbijen en hommels toenam ten opzichte van de dichtheid en de hoeveelheid insectenbezoek van solitaire bijen afnam ten opzichte van de patch-grootte. In al deze andere onderzoeken is echter telkens de totale hoeveelheid insectenbezoek aan de bloemen in een bepaald gebied bekeken en niet zoals in dit onderzoek de hoeveelheid bezoek per bloem per dag in een bepaalde populatie.
Om wat meer betrouwbare relaties te vinden (de punten waarop de relaties gebaseerd zijn weken vaak ver van de lijn af) kunnen we nog de relaties van eenzelfde week in het bloeiseizoen van 2 populaties gaan vergelijken. Op deze manier worden seizoensinvloeden wat minder groot. Maar ook dan is er nauwelijks een goed betrouwbare relatie aan te wijzen. Verder moet bij het zoeken naar trends opgemerkt worden dat alleen gezocht is naar het bestaan van lineaire verbanden (er is alleen naar het bestaan van een optimumkromme gezocht (zoals Rathcke die vond) als er voldoende waarnemingen waren). Bij soorten waar een afname of toename van het insectenbezoek, de vruchtzetting of de zaadzetting gevonden is ten opzichte van de dichtheid van de bloeiende bloemen of de populatiegrootte is het dus mogelijk dat bij meer waarnemingen aan meer populaties alsnog een optimumkromme gevonden wordt. Verder moet nog opgemerkt worden dat bij alle, tot nu toe in deze allinea genoemde onderzoeken, geen sprake is van zeldzame soorten. Volgens Johnson and Hubbell (1975), Levin and Anderson (1970) en Silander (1978) worden zeldzame soorten minder bezocht dan meer voorkomende soorten. Wellicht gaan de door de boven genoemde onderzoekers gevonden relaties daarom niet meer op. Volgens Heinrich and Raven (1972) produceren soorten die de bloemen dicht bij elkaar hebben (hogere dichtheid) minder nectar maar in andere onderzoeken wordt dit niet gevonden (Carpenter,1983). Schmitt (1983) vondt dat de dichtheid van de bloemen in een Senecio-populatie geen invloed had op de zaadzetting maar afhankelijk was van de tijd in het bloeiseizoen. Ook volgens Zimmerman (1980) krijgen de bloemen die midden in het bloeiseizoen bloeien voldoende bezoek voor een optimale zaadzetting, de bloemen die ervoor of erna bloeien echter niet. De populatiegrootte en de dichtheid van de bloeiende bloemen is waarschijnlijk echter op dat moment (midden bloeiseizoen) het hoogst. In een onderzoek van Carpenter (1983) blijkt bij verschillende dichtheden van bloeiende bloemen de

zaadzetting niet afhankelijk te zijn van de hoeveelheid insectenbezoek. Er werd echter alleen in de piek van het bloeiseizoen gemeten, en wellicht was de zaadzetting in deze periode op alle plaatsen in de populatie optimaal. Volgens Platt et al.(1974) en Augspurger (1980) is de bestuiving van de bloemen op plaatsen met lage dichtheden aan bloemen voldoende voor een optimale zaadzetting en volgens Schaffer and Schaffer (1979) en Schemske (1980) geldt dit ook voor bloeiwijzen met weinig bloeiende bloemen. In mijn onderzoek was de vruchtzetting min of meer optimaal in de populatie(s) van Phyteuma nigrum, Phyteuma spicatum, Campanula rotundifolia, Pedicularis palustris, Pedicularis sylvatica en in 1 populatie van Rhinanthus minor. De zaadzetting was min of meer optimaal in de populatie(s) van Campanula rotundifolia (grote populatie), Pedicularis palustris en Pedicularis sylvatica. Opgemerkt moet worden dat het al dan niet optimaal zijn van de zaadzetting en de vruchtzetting op verschillende manieren bepaald is: de relatie met het insectenbezoek is bepaald m.b.v. correlatie-coefficiënten tussen bezoek en zaadzetting (geen relatie =optimaal) en optimale vruchtzetting of zaadzetting, zie materiaal en methoden (2.6). Het wel of niet optimaal zijn van de vruchtzetting of de zaadzetting is (voor zover hier een conclusie over gegeven kan worden: er waren maar 5 soorten met kleine populaties) niet afhankelijk van de populatiegrootte. De zaadzetting was niet zoals Platt et al. (1974) en Augspurger (1980) vonden in kleine populaties altijd optimaal.
Een aantal van de kleine populaties werden zo weinig bezocht en/of bestoven en hebben hierdoor een zo slechte vrucht- en zaadzetting dat deze populaties hierdoor zouden kunnen verdwijnen. Deze populaties zijn de kleine populaties van Pedicularis sylvatica en Melandrium album. De lage vrucht- en zaadzetting van de kleine populatie van M.album komt echter niet door weinig insectenbezoek, maar waarschijnlijk doordat de bezoekers geen of te weinig pollen op de stigma's brachten. Dit is waarschijnlijk grotendeels te wijten aan het ontbreken van mannnelijke bloemen in de populatie. Door de lage aantallen pollen op de stigma's is de kans echter groot dat uit het zaad van deze populatie mannelijke planten zullen ontstaan (zie 4.9). Hierbij wil ik nog opmerken dat dit niet betekent dat geen van de andere populaties bedreigd zou kunnen zijn. In dit onderzoek is tenslotte alleen de bestuiving, de zaadzetting en de vruchtzetting onderzocht. Het is heel goed mogelijk dat de andere kleine populaties dreigen te verdwijnen door andere biotische en/of abiotische factoren.
Tenslotte geef ik hier voor de duidelijkheid nog een kort antwoord op de vraagstelling:
Als de dichtheid of de populatiegrootte van de bloeiende bloemen toeneemt, neemt afhankelijk van de soort en de populaties, de hoeveelheid insectenbezoek af of toe of blijft gelijk. Hetzelfde geldt voor de hoeveelheid pollen op de stigma's. Ook de vruchtzetting en de zaadzetting nemen, afhankelijk van de soort en de populaties, af of toe bij of blijven gelijk.

HOOFDSTUK 5 SUGGESTIE'S VOOR VERDER ONDERZOEK.

Om een duidelijker en meer betrouwbare relatie te krijgen tussen de bestuiving, de zaadzetting en de populatiegrootte is het noodzakelijk om van een soort meerdere populaties te onderzoeken. Bijvoorbeeld 10 populaties van één soort met toenemende populatiegroottes. Als meest geschikte soorten hiervoor stel ik Rhinanthus angustifolius en Phyteuma nigrum voor omdat aan deze soorten al enig onderzoek gedaan is of wordt. Als derde soort hiervoor is Dactylorhiza majalis subsp.majalis erg interresant omdat kleine populaties van deze soort wellicht een lage zaadzetting hebben en deze soort bovendien niet of nauwelijks bezocht wordt.
Wat betreft verschillen in genetische structuur in grote en in kleine populaties is nog nauwelijks onderzoek verricht. Het onderzoek van M. ter Steege (1988) zal hier wellicht meer duidelijkheid over brengen.
In dit onderzoek is niet onderzocht wat de invloed is van het al dan niet geïsoleerd zijn van de populaties. In een onderzoek aan meerdere populaties van één soort zou dit wellicht wel in het onderzoek kunnen worden betrokken.
Enkele aspecten die in dit onderzoek niet of onvoldoende duidelijk werden zijn:

- wat is het belang van soorten bezoekers voor de bestuiving m.a.w. hoeveel pollen brengen de verschillende soorten bezoekers op het stigma; dit zou bij Melandrium album (nachtvlinders en zweefvliegen) bijvoorbeeld meer duidelijkheid verschaffen over hoe goed een populatie bestoven wordt.
- door welke insecten worden Dactylorhiza majalis subsp.majalis bezocht en wat is de "bestuivings-strategie" van D.majalis subsp.majalis populaties.
- idem voor Pinguicula vulgaris.

In dit onderzoek zijn alleen soorten onderzocht die door insecten worden bestoven. Een vergelijkbaar onderzoek maar dan bij windbestuivers zou wenselijk zijn. Een mogelijke soort is Carex aquaticus, waarbij in Nederland geen ontwikkelde vruchten zijn waargenomen (Grootjans and van Tooren,1984).

LITERATUURLIJST

Alexander,H.M.(1987). Pollination limitation in a population of Silene alba infected by the anther-smut fungus, Ustilago violaceae. Journal of ecology 75: 771-780.

van Andel,J.,Wesselingh,R.A.,van Donk, H.J.(1988). The performance of progeny groups from two populations of Phyteuma nigrum, with particular reference to the chance of survival or extinction. Acta Botanica Neerlandica 37 (2): 165-169.

Augspurger,C.K.(1980). Mass-flowering of a tropical shrub (Hybanthus prunifolius): influence on pollinator attraction and movement. Evolution 34: 475-488.

Barth,F.G.(1982). Biologie einer Begegnung. Deutsche Verlags-Anstalt. Stuttgart.

Bennema,F.(1977). Reproduktieve isolatie tussen Rhinanthus serotinus en R.minor. Doctoraalverslag Plantenoecologie RUG.

Boudewijn,T.(1981). Bestuivingsoecologie van enkele soorten uit het stroomdallandschap Drentsche A. Doctoraalverslag Plantenoecologie RUG.

Brantjes,N.B.M.(1976). Bloemengeur bij maneschijn, oecologisch onderzoek met nachtvlinderbloemen. Proefschrift, Nijmegen.

Campbell,D.R.,Motten,A.F.(1985). The mechanism of competition for pollination between two forest herbs. Ecology 66(2): 554-563.

Carpenter,F.L.(1983). Blz.215-234. In: Jones,C.E., Little,R.J.. Handbook of experimental pollination biology. Scientific and Academic Editions, London.

van der Cingel,N.(1980). De bestuiving van orchideeën. Orchideeën 42(4): 123-161.

van Donk,R.(1986). Oecologie van relictpopulaties. Onderwerpbeschrijving Plantenoecologie RUG.

Drost,J.,Munsterman,M.,Winter,L.(1979). Isolatiemechanismen bij Rhinanthus serotinus en R.minor. Verslag 3de jaars cursus Plantenoecologie RUG.

-- ,Eekman,G.,Winter,L.(1982). Enkele aspecten van populatieregulatie bij Rhinanthus serotinus. Doctoraalverslag Plantenoecologie RUG.

Grootjans,A.P.,van Tooren,B.F.(1984). Ecological notes on Carex aquaticus communities. Vegetatio 57: 79-89.

Handel,S.N.(1983). Pollination ecology, plant population structure and gene flow. Blz.163-211. In: Pollination biology, Real,L., Academic Press,Inc.London.

Heinrich,B.(1976). The foraging specializations of individual bumblebees. Ecological Monographs 46: 105-128.

-- (1979). Resource heterogeneity and patterns of movement in foraging bumblebees. Oecologia (Berlin) 40: 235-245.

-- ,Raven,P.H.(1972). Energetics and pollination ecology. Science N.Y. 176: 597-602.

Hess,D.(1983). Die Blüte. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.

Heukels,H.,van der Meyden,R.(1983). Flora van Nederland. Wolters-Noordhoff, Groningen.

Holm,E.(1978). Bloembiologie. B.V.W.J.Thieme & Cie Zutphen.

Hummel,H.(1978). Kruisbestuiving, zelfbestuiving en hybridisatie bij Rhinanthus serotinus en R.minor. Doctoraalverslag, RUG.

Johnson,L.K.,Hubbell,S.P.(1975). Constrasting foraging strategies and coexistence of two bee species on a single source. Ecology 56: 1398-1406.

Knuth,P.(1894). Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und der Befruchtung der Blumen. Verlag Wilhelm Engelmann, Leipzig.
-- (1899). Handbuch der Blütenbiologie. Verlag Wilhelm Engelmann, Leipzig.
Kohn,J.R.,Waser,N.M.(1985). The effect of Delhinium nelsonii pollen on seed set in Ipomopsis aggregata, a competitor for hummingbird pollination. Amer.J.Bot. 72(7): 1144-1148.
Kugler,H.(1970). Blütenökologie. Gustav Fisher Verlag. Stuttgart.
Kuijer-Feitsma,W.(1977). Hybridisatie en isolatie bij enkele soorten uit het geslacht Rhinanthus. Doctoraalverslag Plantenoecologie RUG.
Kwak,M.M.(1972). De bestuiving van Pedicularis palustris L. door hommels (Bombus Latr.) op Schiermonnnikoog. Doctoraalverslag Plantenoecologie RUG.
-- (1979). The role of bumblebees in the pollination and variation of some Rhinanthoideae. Dissertatie RUG.
-- (1987). Pollination and pollen flow disturbed by honeybees in bumblebee-pollinated Rhinanthus populations. Blz.273-283. In: Disturbance in grasslands, eds. J.van Andel, J.P.Bakker, R.W.Snaydon, Dr.W.Junk Publishers, Amsterdam.
Levin,D.A.,Anderson,W.W.(1970). Competition for pollinators between simultaneously flowering species. The American Naturalist 104: 455-467.
MacInnes,K.L.(1972). Reproductive ecology of five Arctic species of Pedicularis (Scrophulariaceae). Univ. of Western Ontario, Ph.D.Dissertation.
MacKenna,M.A.,Mulcahy.D.L.(1983). Ecological aspects of gametophitic competition in Dianthus chinensis. Blz.419-424. In: Pollen: Biology and implications for plant breeding. Elsevier Biomedical, New York.
Macior,L.W.(1980). Population ecology of the furbish lousewort, Pedicularis furbishiae S.Wats. Rhodora: 82, No.829.
-- (1983). The pollination dynamics of sympatric species of Pedicularis (Scrophulariaceae). Amer.J.Bot. 70(6): 844-853.
Motten,A.F.,Campbell,D.R.,Alexander,D.E.,Miller,H.L.(1981). Pollination effectiveness of specialist and generalist visitors to a North Carolina population of Claytonia virginica. Ecology 62: 1278-1287.
Mulcahy,D.L.(1967). Optimal sex ratio in Silene alba. Heredity 22: 411-423.
-- ,Ottaviana,E.(1983). Pollen: Biology and implications for plant breeding. Elsevier Biomedical, New York.
Müller,H.(1881). Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insecten und ihre Anpassungen an dieselben. Uitg.Wilhelm Engelmann, Leipzig.
Norder,J.(1978). Bestuiving door hommels van twee soorten ratelaars (Rhinanthus serotinus en R.minor). Doctoraalverslag Plantenoecologie RUG.
Nilsson,L.A.(1981). Pollination ecology and evolutionary processes in six species of orchids. Dissertatie Universitatis Uppsala.
Ockenden,D.J.,Currah,L.(1977). Self-pollen reduces the number of cross-pollen tubes in the styles of Brassica oleracea L. New.Phytol. 78: 675-680.
Ouborg,N.J.(1988). Genetische verarming: de problematiek van het beheer van kleine plantenpopulaties. De Levende Natuur 89(1): 7-13.

van der Pijl,L.(1966). Orchid flowers: their pollination and evolution. University of Miami Press, Coral Gables, Fla.

Platt,W.J,Hill,G.K.,Clark,S.(1974). Seed production in a prairie legume (Astralagus canadensis L). Interactions between pollination, predispersal seed predation, and plant density. Oecologia (Berlin) 17: 55-63.

Pleasants,J.M.(1981). Bumblebee response to variation in nectar avialability. Ecology 62: 1648-1662.

Proctor,M.,Yeo,P.(1973). The pollination of flowers. Collins, London.

Rathcke,B.(1983). Competition and facilitation among plants for pollination. Blz.305-329. In: Pollination biology, Real,L., Academic Press,Inc.London.

Real,L.(1983). Pollination biology. Academic Press,Inc.London.

Richards,A.J.(1978). The pollination of flowers by insects. Linnean Society Symposium Series No.6. Linnean Society of London. Academic Press, London.

Schaal,B.A.(1980). Measurement of gene flow in Lupinus texensis. Nature (London) 284: 450-451.

Schaffer,W.M.,Schaffer,M.V.(1979). The adaptive significance of variations in reproductive habit in the Agavaceae II: pollinator foraging behavior and selection for increased reproductive expenditure. Ecology 60: 1051-1069.

Schemske,D.W.(1980). Floral ecology and hummingbird pollination of Combretum farinosum in Costa Rica. Biotropica 12(3): 169-181.

Schmitt,J.(1983). Flowering plant density and pollinator visitation in Senecio. Oecologia (Berlin) 60: 97-102.

Sih,A.,Baltus,M.S.(1987). Patch size, pollinator behavior, and pollinator limitation in catnip. Ecology 68(6): 1679-1690.

Silander,J.A.(1978). Density-dependent control of reproductive success in Cassia biflora. Biotropica 10: 292-296.

Snow,A.A,.(1982). Pollination intensity and potential seed set in Passiflora vitifolia. Oecologia (Berlin) 55: 231-237.

Sprengel,C.K.(1793). Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und der Befruchtung der Blumen. Verlag.Wilhelm Engelmann, Leipzig.

ter Steege,M.(1988). Onderzoek naar de allozymvariatie bij 3 populaties van Phyteuma nigrum. Onderwerpbeschrijving. Plantenoecolgie RUG.

Stelleman,P.(1982). De betekenis van de biotische bestuiving bij Plantago lanceolata. Proefschrift,U.v.A., Amsterdam.

Stockmann,L.(1975). Bestuiving Rhinanthus sp. door hommels. Doctoraalverslag RUG.

Thijsse,J.P.(1934). De bloemen en haar vrienden. Verkade's fabrieken N.V., Zaandam.

Thomson,J.D.,Andrews,B.J.,Plowright,R.C.(1981). The effect of a foreign pollen on ovule development in Diervilla lonicera (Caprifoliaceae). New Phytol. 90: 777-783.

-- ,Maddison,W.P.,Plowright,R.C.(1982). Behavior of bumblebee pollinators on Aralia hispida Vent. (Arialiaceae). Oecologia (Berlin) 54: 326-336.

de Vries,D.P.,Dubois,L.A.M.(1983). Pollen and pollination experiments X.The effect of repeated pollination on fruit- and seed set in crosses between the hybrid tea-rose CVS sonia and ilona. Euphytica 32: 685-689.

Waddington,K.D.,Heinrich,B.(1982). Patterns of movement and floral choice by foraging bees. Blz.215-230. In:Foraging Behavior: Ecological, ethological and psychological approches. Garland Press, New York.

Waser,N.M.(1978). Interspecific pollen transfer and competition between co-occuring plant species. Oecologia (Berlin) 36: 223-236.

-- ,Fugate,M.L.(1986). Pollen precedence and stigma closure: a mechanism of competition for pollination between Delphinium nelsonii and Ipomopsis aggregata. Oecologia (Berlin) 70: 573-577.

Winter,L.(1982). De invloed van inteelt op populaties van Rhinanthus serotinus. Doctoraalonderwerp, RUG.

Zimmerman,M.(1980). Reproduction in Polemonium: competition for pollinators. Ecology 61(3): 497-501.

-- (1982). The effect of nectar production on neighborhood size. Oecologia (Berlin) 52: 104-108.