

Pollenproblemen van *Primula vulgaris*



Coen van Atten
Alje Zandt

April-mei 1992

Een onderzoek in opdracht van de biologiewinkel onder begeleiding van het laboratorium voor plantenoecologie (faculteit Biologie), RijksUniversiteit Groningen.

Verslag

Vakgroep Biologie van Planten
Lab. voor Plantenoecologie R.U.G.
Biologisch Centrum
Haren (Gn).

Verlagen/scripties van het lab. voor 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 Vakgroepsbestuur.

INHOUDSOPGAVE

Pagina

1	Samenvatting	4
2	Inleiding	5
3	Experimenten	6
4	Methode	7
4.1	Inventarisatie insektenbezoek: proeftuin	7
4.2	Nectarmeting: hoeveelheid en diepte	7
4.3	Verspreiding pollen in relatie met patchgrootte, bij gelijke plantafstanden.	8
4.4	Bloeduurproef	9
4.5	Inventarisatie insektenbezoek: veld	9
4.6	Nectarhoeveelheden natuurlijke populaties	10
4.7	Pin/thrum-verhoudingen van de populatie	10
4.8	Pollenverdeling op stigma's	10
5	Resultaten	11
5.1	Inventarisatie insektenbezoek: proeftuin	11
5.2	Nectarmeting: hoeveelheid en diepte	13
5.3	Verspreiding pollen in relatie met patchgrootte, bij gelijke plantafstanden	14
5.4	Bloeduurproef	16
5.5	Nectarhoeveelheden natuurlijke populaties	17
5.6	Pin/thrumverhoudingen van de populaties	18
5.7	Pollenverdeling op stigma's	19
6	Discussie en conclusies	22
7	Literatuur	23

1 SAMENVATTING

Primula vulgaris Hudson (Stengelloze sleutelbloem) is een heterostyle plantensoort. De pinbloemen hebben een lange stijl en het pollen zit onderin de bloembuis. De thymbloemen hebben daarentegen een korte stijl en het pollen zit in de bloemopening. Bevruchting vindt plaats via intermorfe kruising. Zaadzetting na intramorfe kruising vindt alleen in geringe mate plaats bij pins.

De vraag is welke insecten verantwoordelijk zijn voor de bestuiving van *P. vulgaris* en wat de relatie is tussen insectenbezoek en populatiegrootte; dit is onderzocht in de proeftuin (Biologisch centrum, Haren) en in natuurlijke populaties in de omgeving van Brugge (België).

Het aantal insecten dat *P. vulgaris* bezocht bleek laag te zijn. Het mannetje van *Anthophora acervorum*, een bijensoort, was de belangrijkste bezoeker.

Pollenverzamelende honingbijen (*Apis mellifera*) vertoonden een sterke voorkeur voor thrums. Nectarzuigende insecten bezochten meer pins.

Thrums werden gemiddeld iets vaker bezocht dan pins.

De verwachting is dat intermorfe bestuiving bij pins hoger ligt dan bij thrums.

Opvallend was de pollenverdeling op stigma's van bloemen in natuurlijke populaties. Pinstigma's (n=86) bevatten gemiddeld ongeveer 5 keer zoveel pollen als thrumstigma's (n=92), respectievelijk 128 en 28 pollen per stigma. Het percentage eigen pollen was voor zowel pin (84%) als thrum (75%) hoog. De kans op intermorfe kruising lag voor pins (85%) duidelijk hoger dan voor thrums (57%). De verwachting is dan ook dat het percentage zaadzetting van pins hoger zal liggen dan van thrums.

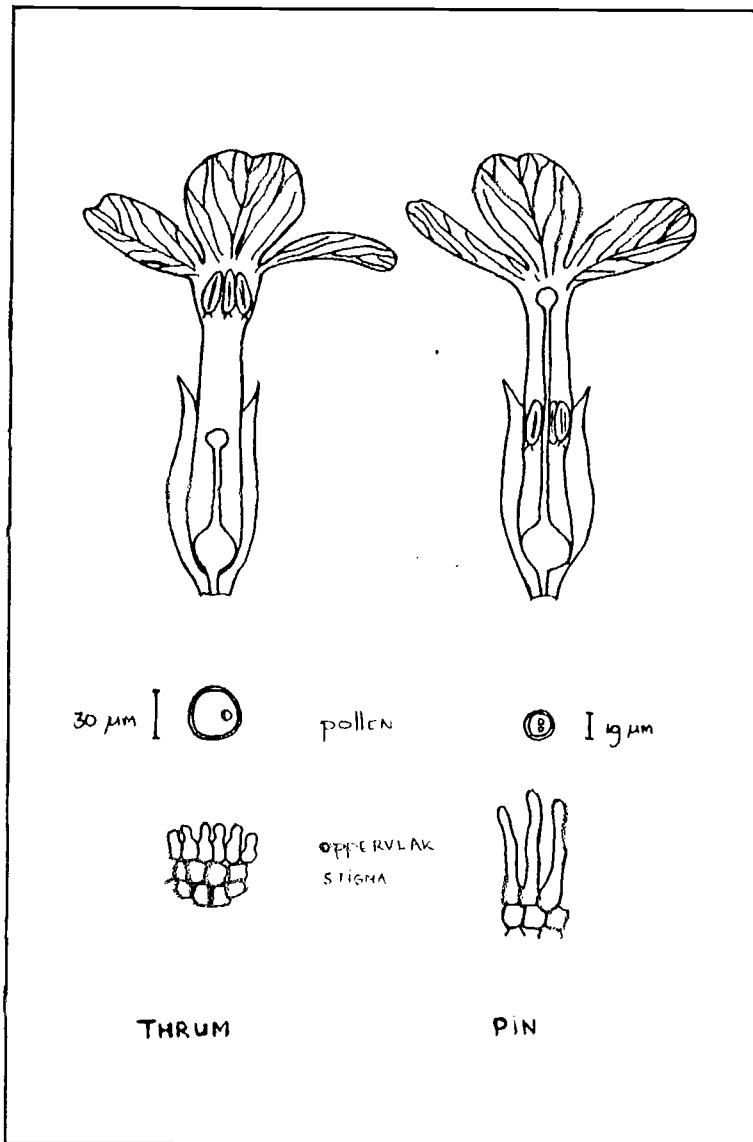
De kans op intermorfe bestuiving was in een kleine populatie geringer dan in een populatie van middelmatige grootte. Bij grotere populaties nam de kans op bestuiving weer af, doordat de verhouding tussen insectenbezoek (aantal en tijdsduur is hier van belang) en het aantal bloemen ongunstiger werd. De verwachting is dat *P. vulgaris* uit een populatie van middelmatige grootte gemiddeld de hoogste zaadzetting per bloem heeft.

2 INLEIDING

In dit onderzoek wordt de bestuivingsecologie van *Primula vulgaris* (Stengelloze sleutelbloem) onderzocht.

P. vulgaris is een rozetvormende, perenne soort uit de familie van de *Primulaceae*.

P. vulgaris is een heterostyle soort. Dit houdt in dat er twee bloemvormen bestaan, pin en thrum. De pin-vorm heeft een lange stijl en de helmhokjes bevinden zich halverwege de bloemkelk. De thrum-vorm heeft een korte stijl en de helmhokjes zitten in de bloemopening (figuur 1).



Figuur 1: Bloemvormen *P. vulgaris*

De pollen van beide vormen zijn niet gelijk. Thrum pollen (30,01 μm) zijn groter dan pin pollen (19,3 μm) (Ornduff 1979). Pins produceren 3 maal zoveel pollen (283.000) als thrums (89.000), respectievelijk (Ornduff 1979).

Ook de stigma's zijn verschillend. Het pinstigma heeft langere papillen dan het thrumstigma (figuur 1).

Bevruchting vindt vrijwel alleen plaats wanneer pollenkorrels van de ene vorm op het stigma van de andere vorm terecht komen (intermorfe kruising). Intramorfe kruisingen zijn van ondergeschikt belang. Bij pins vindt intramorfe kruising echter in geringe mate plaats. Bij thrums nooit (Woodell 1960; Ornduff 1979). Een gemiddelde populatie bestaat uit 53% pins en 47% thrums (Woodell 1960). Het blijkt echter dat er in Engeland minstens 146 populaties zijn met gelijke verdeling (Ornduff 1979).

De bestuiving van *P. vulgaris* vindt plaats door insecten. Er zijn drie groepen die hiervoor in aanmerking komen (Woodell 1960):

- 1) Grote insecten met een lange probosces (=tong/zuignuit), zoals wolzwevers, dagvlinders, motten en hommels
- 2) Pollen verzamelende insecten, met name bijen
- 3) Zeer kleine insecten, zoals kevers en thrips

Kleine insecten en motten zijn de meest waarschijnlijke bestuivers (Woodell 1960). De bezoekdruk van hommels, dagvlinders en wolzwevers is relatief laag. Bijen kunnen alleen bij de pollen van de thrums en kunnen dus alleen pins bevruchten (Woodell 1960). Er vindt echter ook zaadzetting bij thrums plaats (Richards 1986).

De vraag is welke insecten verantwoordelijk zijn voor de bestuiving van *P. vulgaris*.

Bij thrums is gevonden dat na insectenbezoek gemiddeld 48 % van de pollen is verwijderd, bij pins 20 % (Ornduff 1979). Dit kan verklaard worden uit het feit dat thrum pollen zich hoger in de bloem bevinden dan thrum pollen. Het is dan ook te verwachten dat de bestuiving van pins met thrumpollen vaker optreedt dan bestuiving van thrums met pinpollen. De verwachting is dan ook dat er meer pin- dan thrumplanten zaadzetten. Dit blijkt inderdaad zo te zijn (Marshden-Jones 1926; Richards 1986).

Het aantal natuurlijke populaties van *P. vulgaris* in Nederland is klein. De grootte van de populaties is gering. Voor de bestuiving van *P. vulgaris* zijn insecten nodig. De verwachting is dat een grote populatie meer insecten aantrekt dan een kleinere populatie. **De relatie tussen insectenbezoek en populatiegrootte is daarom in dit onderzoek, in een proeftuinsituatie, onderzocht.**

De onderzoeksvragen luiden dus als volgt:

1. Welke insecten bestuiven *P. vulgaris*?
2. Wat is de relatie tussen insectenbezoek en populatie-grootte?

3 EXPERIMENTEN

Proeftuin te Haren:

1. Inventarisatie insektenbezoek
2. Nectarmeting: hoeveelheid en diepte
3. Verspreiding pollen in relatie met patchgrootte, bij gelijke plantafstanden
4. Bloeduurproef

Natuurlijke populaties omgeving Brugge (België):

5. Inventarisatie insektenbezoek
6. Nectarhoeveelheden
7. Pin/thrum-verhoudingen van de populaties
8. Pollenverdeling op stigma's

4 METHODE

4.1 Inventarisatie insektenbezoek in de proeftuin

In de proeftuin is in april/mei 1992 geïnventariseerd welke insekten *P. vulgaris* bezochten. Elke patch is gedurende een halfuur geobserveerd als maat voor de bezoekdruk. De bezoekduur en de volgorde van pin- en thrumbezoek van elk insekt is steeds bijgehouden.

Tijdens andere proeven zijn incidenteel ook waarnemingen van insektenbezoek verzameld.

4.2 Nectarmeting: hoeveelheid en diepte

Van een aantal bloemen, zowel uit de tuin als onder een kooi vandaan, is de nectardiepte (afstand tussen de bloemopening en de nectarpiegel) en nectarhoeveelheid gemeten. De bloemen van onder de kooi hebben tijdens de gehele bloeiduur onder deze kooi (maaswijdte 1 x 1 mm, 4 lagen en 2.5 x 4.5 mm, 2 lagen) gestaan. Slechts hele kleine insekten konden deze planten bezoeken.

Uit de literatuur (Pekkarinen 1979; Van de Goot 1981) zijn tonglengtes van bezoekende insekten verzameld om deze met de nectardiepte te kunnen vergelijken.

4.3 Verspreiding pollen in relatie met patchgrootte, bij gelijke plantafstanden

In de proeftuin bij het Biologisch centrum in Haren (Groningen) zijn drie patches met *P. vulgaris* gemaakt. De afstand tussen de planten was binnen de patches gelijk, het aantal planten varieerde tussen de verschillende patches. De kortste afstand tussen de planten bedroeg 0.25 meter.

De patches waren nagenoeg vierkant. Patch A, B en C bestonden uit respectievelijk 18, 50 en 145 planten (figuur 2).

2		1		4		7		14		21		32		43		58
	3		6		9		16		23		34		45		60	
5		8		11		18		25		36		47		62		73
	10		13		20		27		38		49		64		75	
12		15		22		29		40		51		66		77		92
	17		24		31		42		53		68		79		94	
19		26		33		44		55		70		81		96		103
	28		35		46		57		72		83		98		105	
30		37		48		59		74		85		100		107		118
	39		50		61		76		87		102		109		120	
41		52		63		78		89		104		111		122		125
	54		65		80		91		106		113		124		127	
56		67		82		93		108		115		126		129		136
	69		84		95		110		117		128		131		138	
71		86		97		112		119		130		133		140		139
	88		99		114		121		132		135		142		141	
90		101		116		123		134		137		144		143		146

Patch C

1		2		3		8
	4		5		10	
6		7		12		13
	9		11		15	
11		14		16		17
	16		17		18	

Patch A

1		2		3		8		13
	4		5		10		15	22
6		7		12		17		24
	9		14		19		26	31
11		16		21		28		33
	18		23		30		35	40
20		25		32		37		42
	27		34		39		44	45
29		36		41		46		47
	38		43		48		49	50

Patch B

thrum = oneven

pin = even

Figuur 2: Proeftuin patches met *P. vulgaris*. Donorplant is omcirkeld.

Alle planten zijn teruggeplukt, zodat elke plant 10 bloemen bevatte. Bij planten met minder dan 10 bloemen zijn buisjes met bloemen bijgeplaatst. De 10 overgebleven bloemen zijn rood gemerkt.

Op de helmhokjes van de bloemen van een thrumplant, ergens in het midden van elke patch, is fluorescerend poeder aangebracht; elke patch een andere kleur (nl. oranje, rood en groen). Er van uitgaande dat het poeder op een vergelijkbare wijze als het pollen verspreid wordt, kan het poeder als pollen beschouwd worden. De verspreiding van het fluorescerende poeder is een maat voor de bezoekdruk van de verschillende patchgroottes. De bezoekdruk wordt bepaald door het aantal insecten dat in de patch komt en het aantal bloemen die bezocht worden per insect.

Na drie dagen, met veel zon, zijn van elke plant twee stigma's genomen. Hiervan zijn preparaten gemaakt. De preparaten zijn bekeken onder het blauwe filter van een fluorescentie-microscop en er is vastgesteld of er fluorescerend poeder aanwezig was, van welke kleur en in welke mate (in diverse aantalscategoriën).

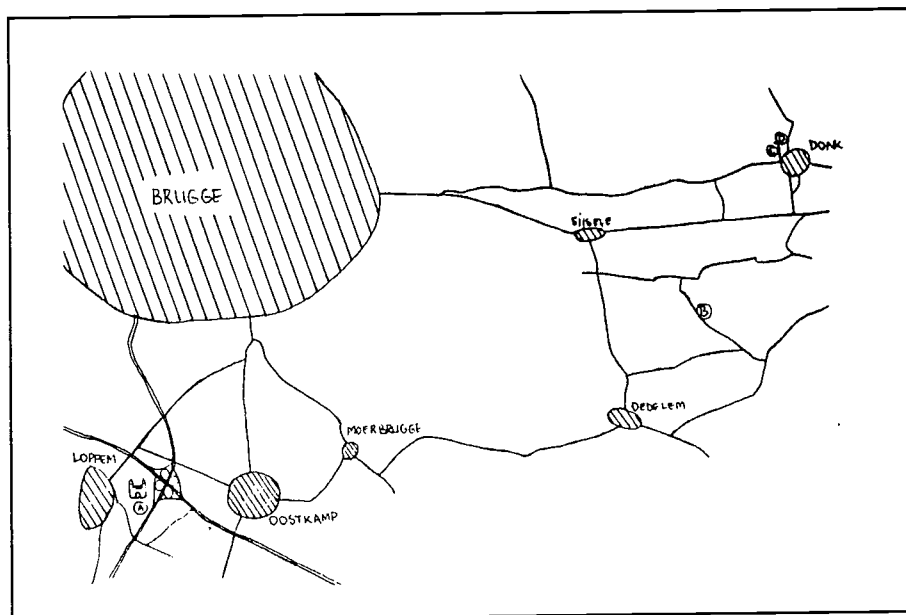
4.4 Bloeduurproef

Om de bloeduur van een individuele bloem te bepalen zijn 6 planten gebruikt: 3 pins en 3 thrums.

Van elke plant zijn tenminste 10 knoppen gemerkt. Vrijwel dagelijks werd bekeken wat de toestand van de gemerkte bloemen was. Dit is tijdens de gehele bloeiperiode gedaan. Er is onderscheid gemaakt tussen: bloem niet zichtbaar, kroonbladen zichtbaar maar bloem nog niet open, bloem open, bloem uitgebloeid en bloem voortijdig overleden.

4.5 Inventarisatie insektenbezoek van natuurlijke populaties

In het veld zijn waarnemingen van insektenbezoek verzameld, zowel overdag als twee maal gedurende een kwartier aan het begin van de avondschemering. De natuurlijke populaties die bezocht zijn liggen in de omgeving van Brugge (België) (figuur 3; tabel 1).



Figuur 3: Natuurlijke populaties van *P. vulgaris* in de omgeving van Brugge (België).
A: Loppem; B: Oedelem; C: Sloot Donk;
D: Weiland Donk

plaats	pin(n)	thrum(n)	niet- bloeiend (n)	totaal(n)
oedelem B	4	7	1	12
donk C	154	132	33	319
donk D	178	159	105	442
donk E	21	16	5	42
wei loppem A	149	121	70	340
t.o.wei loppem	10	16	19	45
wei/bos loppem	5	8	0	13
loppem 1	2	5	0	7
loppem 2	3	2	0	5
loppem 4	0	2	0	2
loppem 6	4	0	0	4
loppem 7	8	7	3	18
loppem 8	11	6	0	17
totaal:	549	481	236	1266

Tabel 1: Natuurlijke populaties van *P. vulgaris* in de omgeving van Brugge(België).

4.6 Nectarhoeveelheden natuurlijke populaties

Van een aantal planten in de populaties bij Loppem en Donk is de nectarhoeveelheid met capillairtjes van 1 μ l gemeten. Het capillairtje werd onderaan door de bloembuis geprikt, ter hoogte van de kelkbladen.

Dit is gedaan om de standing crop te meten, als maat voor de bezoekdrukverhouding van insecten op pin versus thrum.

4.7 Pin/thrum-verhoudingen van populaties

In de omgeving van Brugge (België) staan populaties *P. vulgaris* van verschillende groottes (figuur 3). Van alle populaties is het aantal planten geteld. Van de populaties met meer dan 50 bloeiende planten (n=4) is de verhouding bepaald tussen pin en thrum planten.

4.8 Pollenverdeling op stigma's

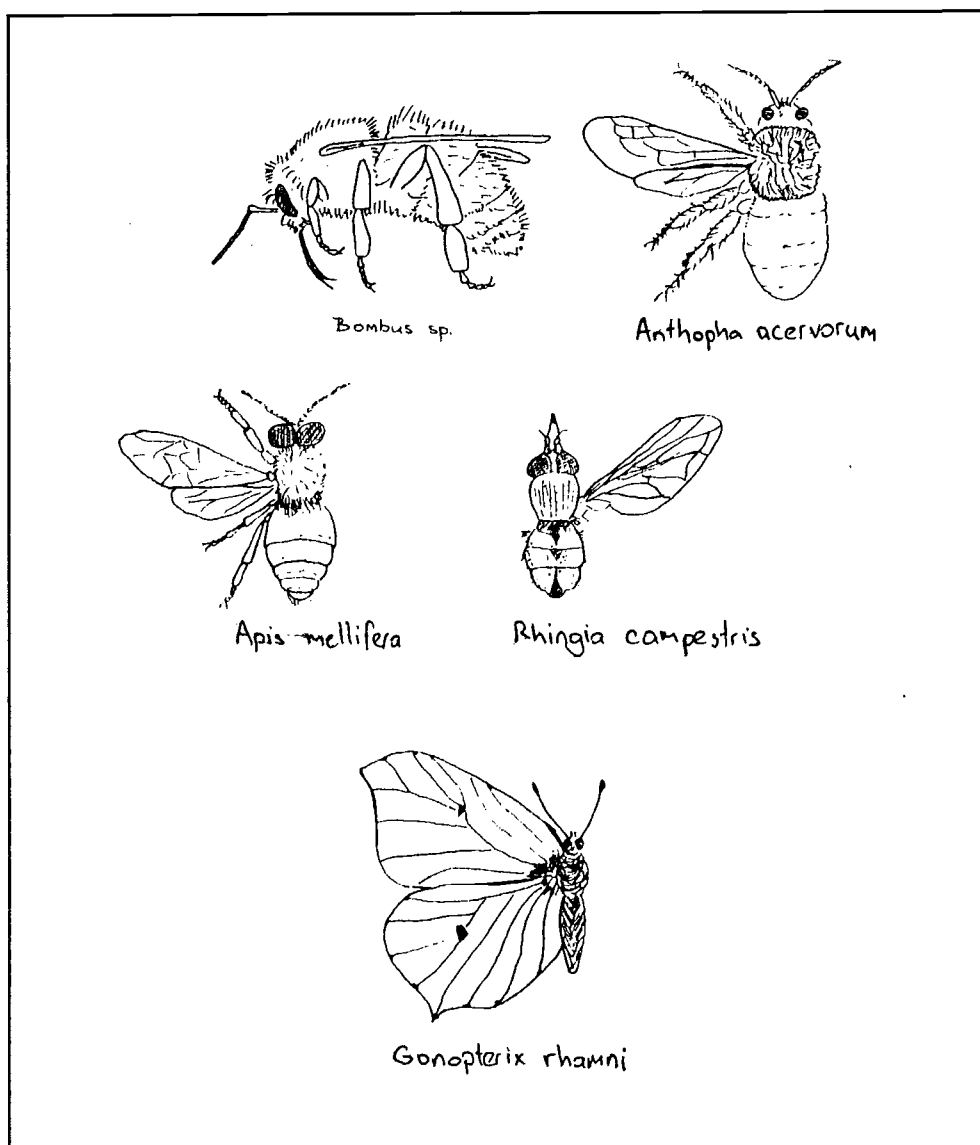
In het veld is in de grote populaties een groot aantal stigma's verzameld van zowel pin- als thrumplanten. Deze stigma's zijn onder de microscoop bekeken. De pollen op de stigma's zijn steeds geteld (in een aantal categoriën) en onderverdeeld in pin-, thrum-, en overige pollen (waar mogelijk is de plantensoort bepaald).

5 RESULTATEN

5.1 Inventarisatie insektenbezoek in de proeftuin en in natuurlijke populaties

De frequentie van insektenbezoek is bij *P. vulgaris* laag. Overdag zijn een zestal soorten waargenomen: *Bombus pasquorum* (n=8), *B. pratorum* (n=1), *Apis mellifera* (n=6), *Anthophora acervorum* (n=15), *Rhingia campestris* (n=7) en *Gonopterix rhamni* (n=1), respectievelijk Akkerhommel, Weidehommel, Honingbij, Wilde bij sp., Citroenvlinder en Snuitzweefvlieg (figuur 4). 's Nachts is, in een natuurlijke populatie in België, een korte tijd (2 x 15 minuten vlak na het invallen van de schemering) geobserveerd maar er zijn geen insekten waargenomen.

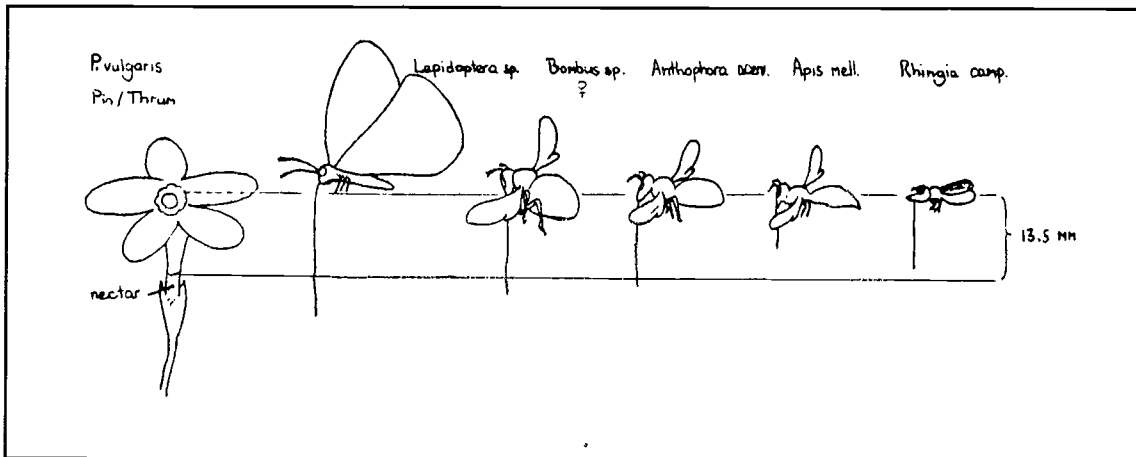
In de proeftuin stond een aantal planten onder een kooi. Op deze planten zaten verschillende kleine insekten. Bij veel thrums was het pollen weggevreten en bij veel pins het stigma. Zaadzetting vond niet plaats, dus deze kleine insekten zijn niet verantwoordelijk voor de bestuiving.



Figuur 4: Bestuivers van *P. vulgaris*.

Een aantal insektesoorten heeft een tong die lang genoeg is (Pekkarinen 1979; Van der Goot 1981) om bij de nectarspiegel te komen. Dit zijn: *Lepidoptera sp.*, *Bombus sp.* (alleen de koninginnen) en *Anthophora acervorum*. *Rhingia campestris* heeft waarschijnlijk een iets kortere tong dan de gemiddelde nectarspiegeldiepte en zou incidenteel de nectar kunnen bereiken. De tong van *Apis mellifera* is te kort om de nectar te kunnen bereiken (figuur 5) en verzamelt dus alleen thrumpollen.

A. acervorum is een pollen- en nectar-verzamelande soort (Westrich 1990).



Figuur 5: Gemiddelde nectardiepte van *P. vulgaris* en tonglengtes van waargenomen insecten.

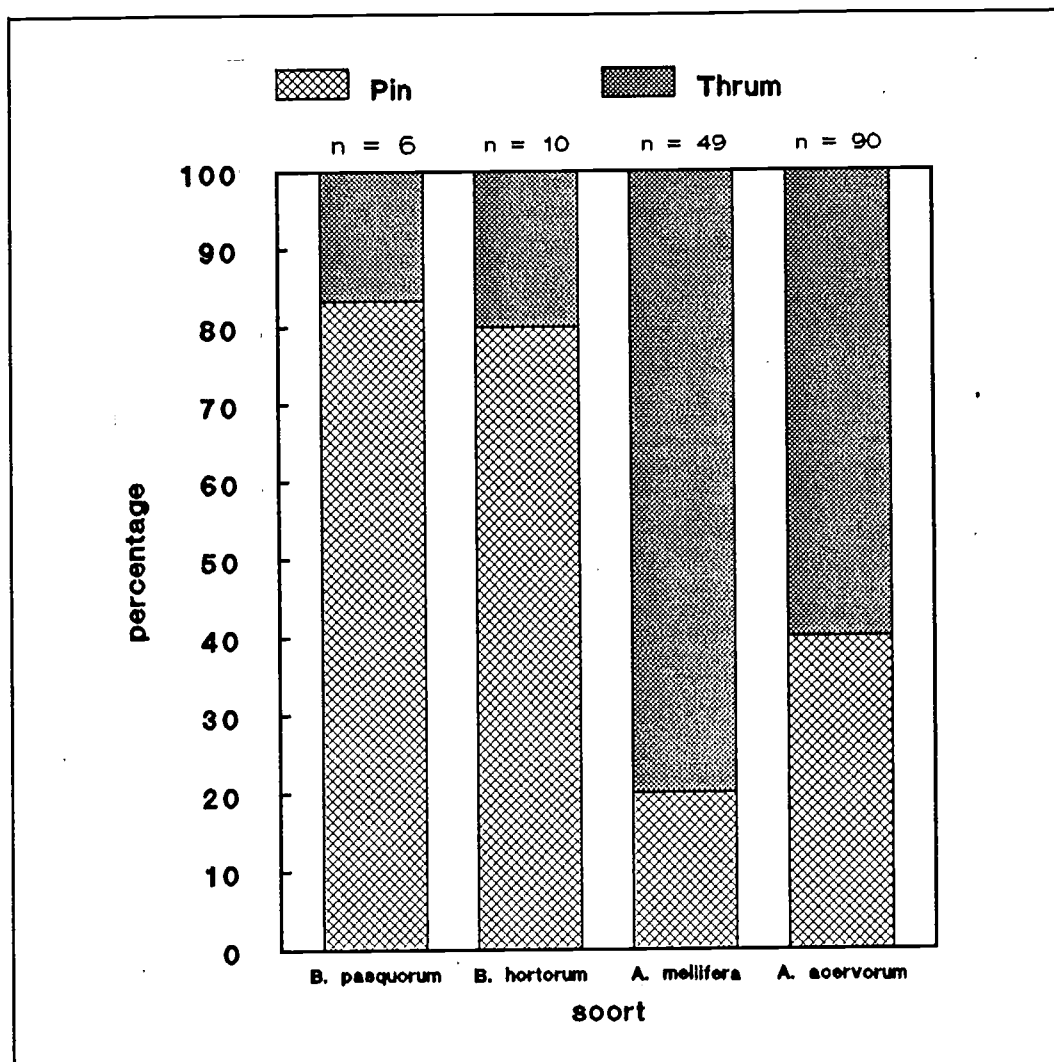
Pinbezoekende insecten komen voor de nectar (zie figuur 9, pag.18) omdat het pollen te diep zit, en thrumbezoekende insecten komen voor het pollen, omdat de helmhokjes in de weg zitten in de bloemopening en het insect zijn kop niet voldoende in de bloemopening kan steken.

Geconcludeerd kan dus worden dat de *Bombus* soorten *P. vulgaris* bezoeken voor de nectar, *A. mellifera* voor de pollen en *A. acervorum* voor pollen en nectar (figuren 5 en 6).

Tijdens een halfuur observatie werden in patch A (180 bloemen) geen bloemen bezocht, in patch B (500 bloemen) 29 en in patch C (1460 bloemen) 55. Aangenomen dat voor de bestuiving elke bloem gemiddeld minstens een keer bezocht moet worden, dan kan berekend worden hoelang het warm weer moet zijn, zodat er insectenbezoek plaats vindt.

Patch B bevat 500 bloemen. Per uur worden gemiddeld 58 bloemen bezocht. *P. vulgaris* uit patch B heeft dus ongeveer 9 uren bezochtijd, dat wil zeggen mooi weer, nodig om elke bloem gemiddeld een keer te laten bezoeken.

Patch C bevat 1460 bloemen en daarvan worden er per uur gemiddeld 110 bezocht. Voor de planten uit patch C zijn dus ongeveer 14 uren bezochtijd nodig.



Figuur 6: Bloemkeuze van *P.vulgaris* door insecten (Proeftuin, Haren)

5.2 Nectarmeting: hoeveelheid en diepte

Bij thymbloemen uit de proeftuin is de gemiddelde nectar-diepte (vanaf de bloemopening) 13,7 mm (sd=0,75; n=16) en bij thymbloemen vanonder de kooi 13,4 mm (sd=0,69; n=6). Bij pinbloemen is dit resp. 13,2 mm (sd=1,2; n=16) en 13,1 mm (sd=1,4; n=6). De nectardiepten van thrums en pins, zowel uit de proeftuin als vanonder de kooi, verschillen niet significant van elkaar.

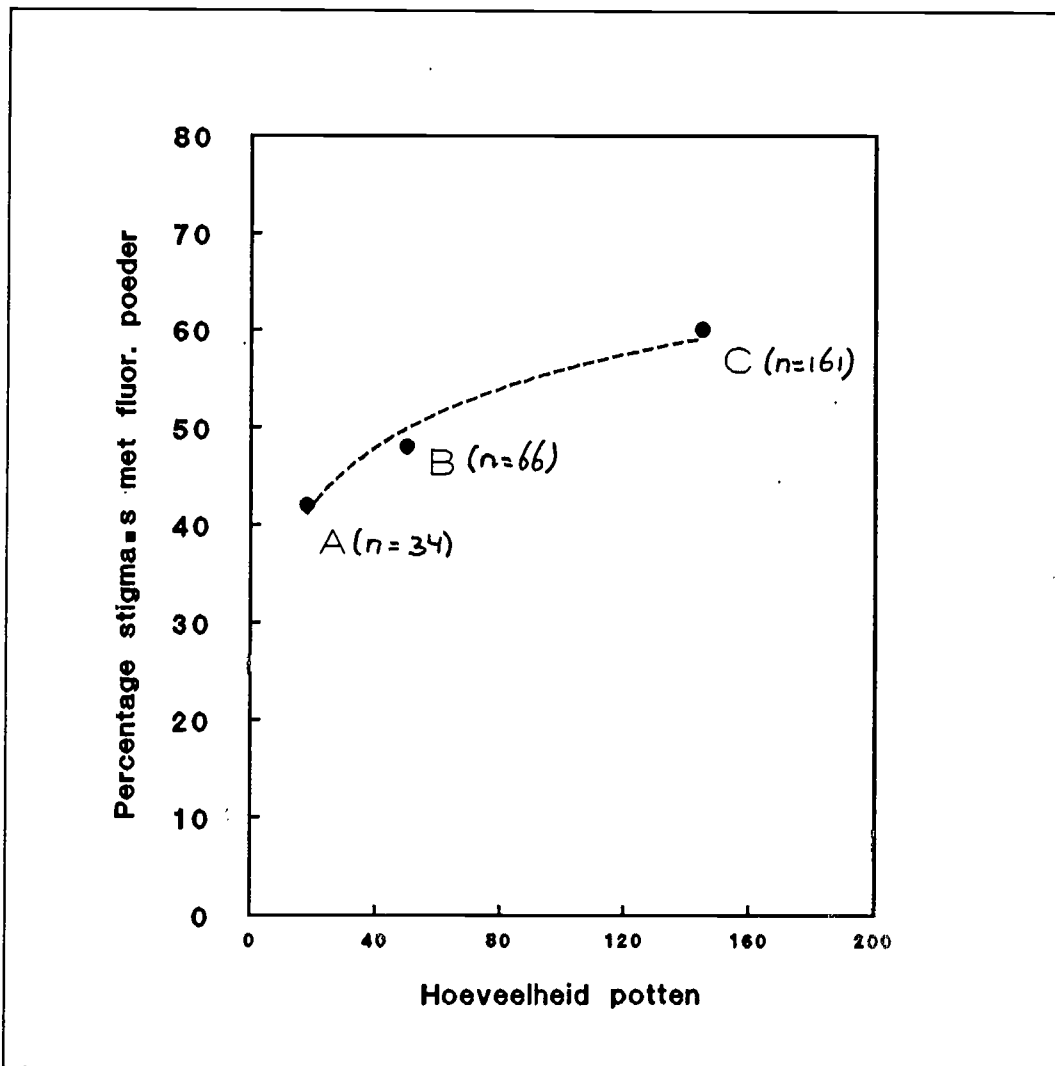
De nectarhoeveelheid van thymbloemen uit de proeftuin is gemiddelde 1,1 μ l (sd=0,3; n=4) en vanonder de kooi 0,8 μ l (sd=0,8; n=6). Bij pinbloemen is dit respectievelijk 0,8 μ l (sd=1,1; n=4) en 2,6 μ l (sd=1,2; n=6).

Het aanbod van nectar van de pinplanten vanonder de kooi is veel hoger dan van thymbloemen vanonder de kooi. Kennelijk maken pinplanten meer nectar aan. Pinbloemen vanonder de kooi bevatten duidelijk meer nectar dan pinbloemen uit de proeftuin. Dit wijst op bezoek van nectarzuigende insecten. De waarden van thymbloemen vanonder de kooi en uit de proeftuin verschillen niet significant. Thymbloemen bezoeken insecten komen voor het pollen en niet voor de nectar.

5.3 Verspreiding pollen in relatie met patchgrootte, bij gelijke plantafstanden

Onder een fluorescentiemicroscop is het aantal stigma's met fluorescerend poeder geteld en de mate van fluorescentie bepaald. Het percentage pinstigma's met 1 of meer fluorescerende deeltjes wordt genomen als maat voor het bezoek. Het betreft stigma's van pinbloemen die bezocht zijn nadat een insect eerst op een bloem geweest is waar fluorescerend poeder aanwezig was. Dit betreft meestal bloemen van de donorplant. Het poeder kan op meerdere bloemen afgezet worden. Het is ook mogelijk dat eerder verspreid poeder later weer wordt opgepikt en dan verder wordt verspreid.

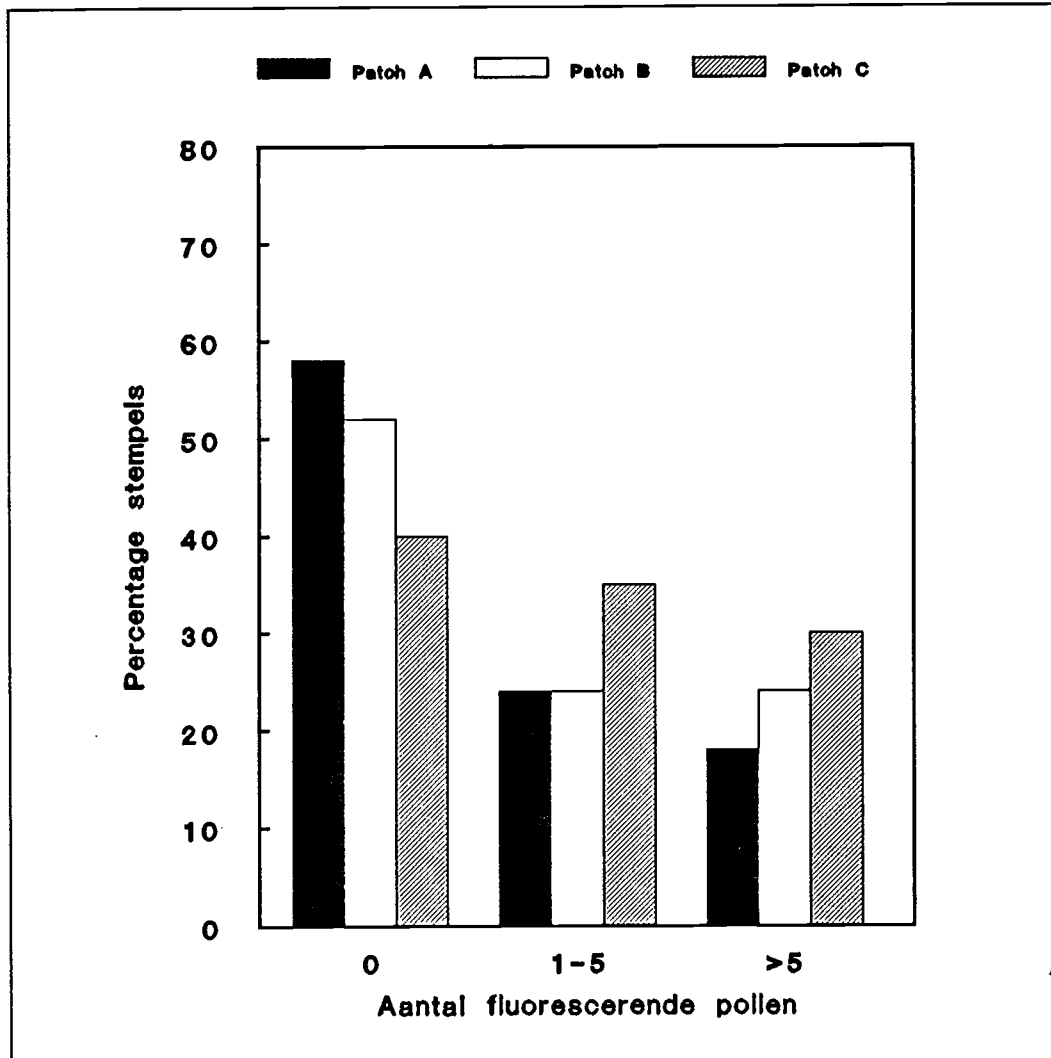
Het percentage bezochte pinbloemen was voor patch A (18 planten), patch B (50 planten) en patch C (148 planten) respectievelijk 42%, 48% en 60%. Wordt het percentage bezochte pinbloemen van een patch uitgezet tegen de hoeveelheid planten uit de patch dan geeft de grafiek een stijgende lijn te zien (figuur 7).



Figuur 7: Bezoekdruk op *P. vulgaris* t.o.v. patchgrootte van *P. vulgaris*.

Bij gelijke bezoekdruk is de kans dat de donorplant bezocht wordt voor een grote patch kleiner dan voor een kleine patch.

Wanneer het aantal fluorescerend deeltjes wordt opgesplitst in de categorieën '0', '1 tot 5' en 'meer dan 5' blijkt dat het percentage fluorescerend poeder uit de categorie 'meer dan 5' voor patch A, B en C respectievelijk 18%, 23% en 30% is (figuur 8).



Figuur 8: Overdracht fluorescerend poeder in patches van *P. vulgaris* van verschillende grootte.

Ondanks het hogere aantal planten in patch C ten opzichte van patch A en patch B is het percentage fluorescerend poeder uit de categorie 'meer dan 5' hoger dan van patch A en patch B.

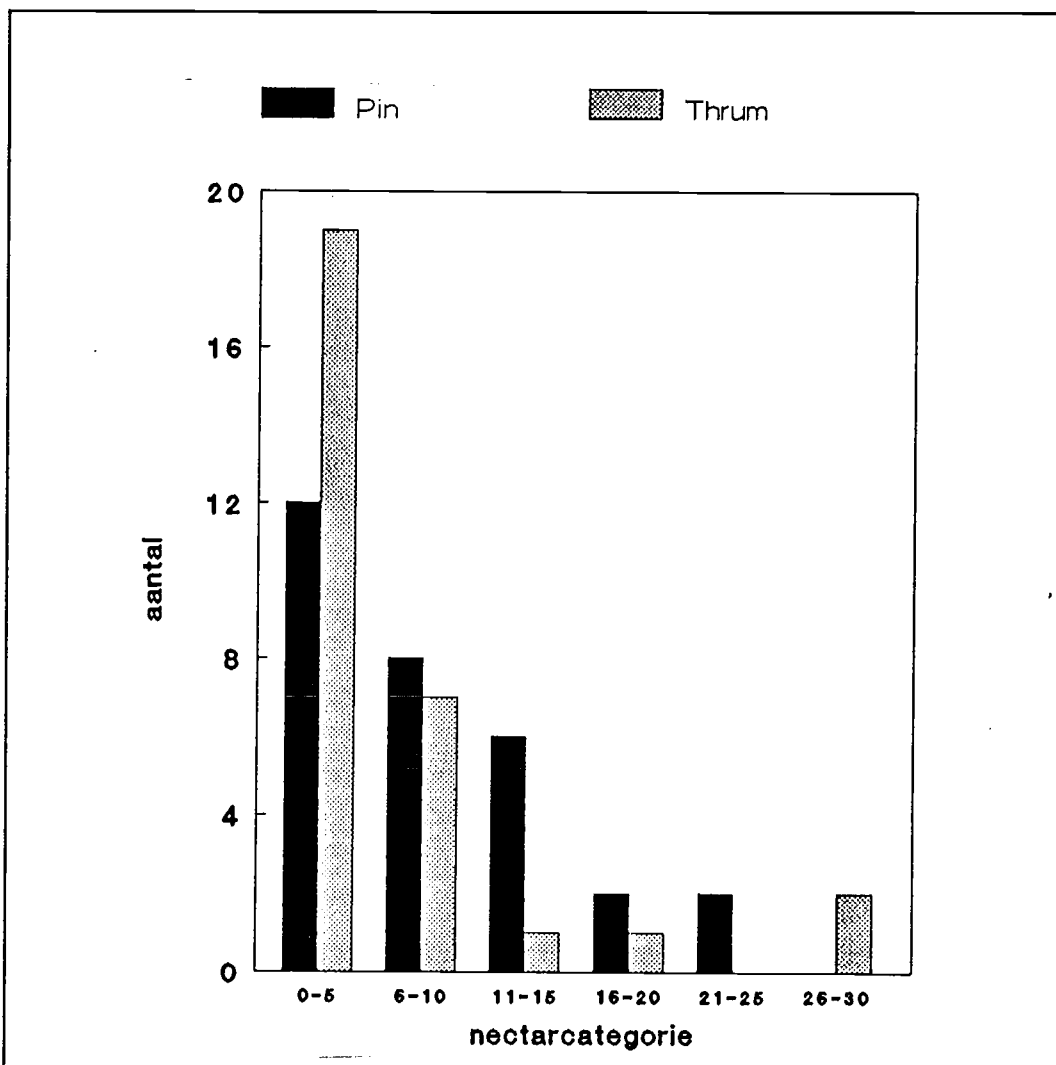
Bij gelijke dichtheid heeft een grotere populatie dus een grotere kans op bestuiving dan een kleine.

5.4 Bloeduurproef

De gemiddelde bloeduur van thrubloemen in de proeftuin is 18 dagen (sd=6,1; n=62) en van pinbloemen 17 dagen (sd=6,3; n=62). Deze waarden verschillen niet significant van elkaar, daar de spreiding erg groot is.

5.5 Nectarhoeveelheden natuurlijke populaties

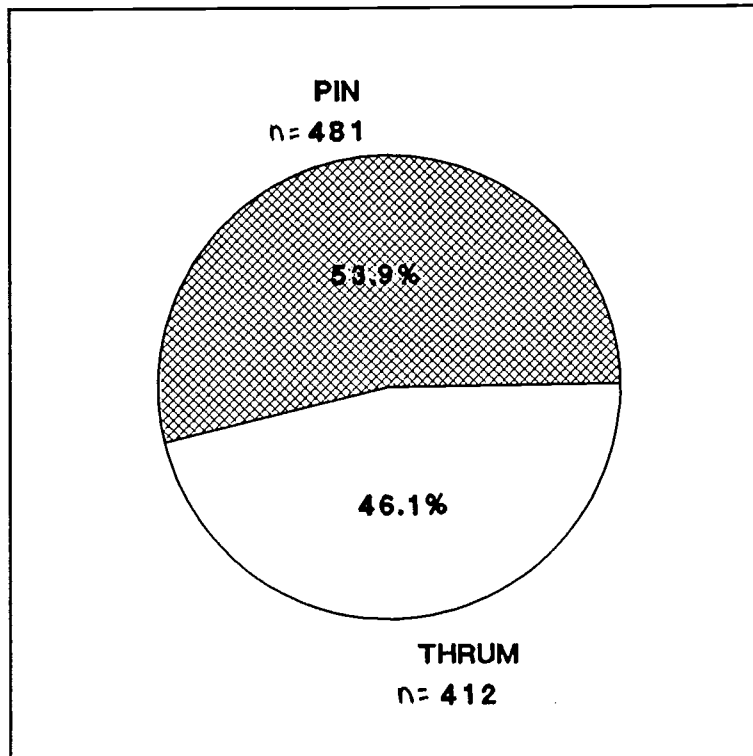
In België is in de populatie in Loppem een aantal nectar-metingen verricht. De gemiddelde nectarhoeveelheid voor thrums was 0,20 μ l (sd=0,21; n=30) en voor pins 0,27 μ l (sd=0,21; n=30). Dit verschilt niet significant van elkaar. Wel is de nectarhoeveelheid van deze veldplanten duidelijk lager dan die van de planten uit de proeftuin. Een mogelijke verklaring hiervoor is dat de bezoekdruk van deze populatie in België hoger ligt dan de bezoekdruk in de proeftuin. Het aantal thrums met weinig tot geen nectar is duidelijk groter is dan het aantal pins met weinig tot geen nectar (figuur 9).



Figuur 9: Nectarhoeveelheid van *P. vulgaris* in mm (natuurlijke pop.; Brugge, België).

5.6 Pin/thrum-verhoudingen van de populaties

De verhouding tussen pin en thrum in populaties met meer dan 50 bloeiende planten ligt enigszins scheef. 53% van de bloeiende planten is van het pin-type, 47% van het thrum-type (Figuur 10).



Figuur 10: Pin-Thrum verhouding natuurlijke populaties (>50 ind.) van *P. vulgaris* (Brugge, België).

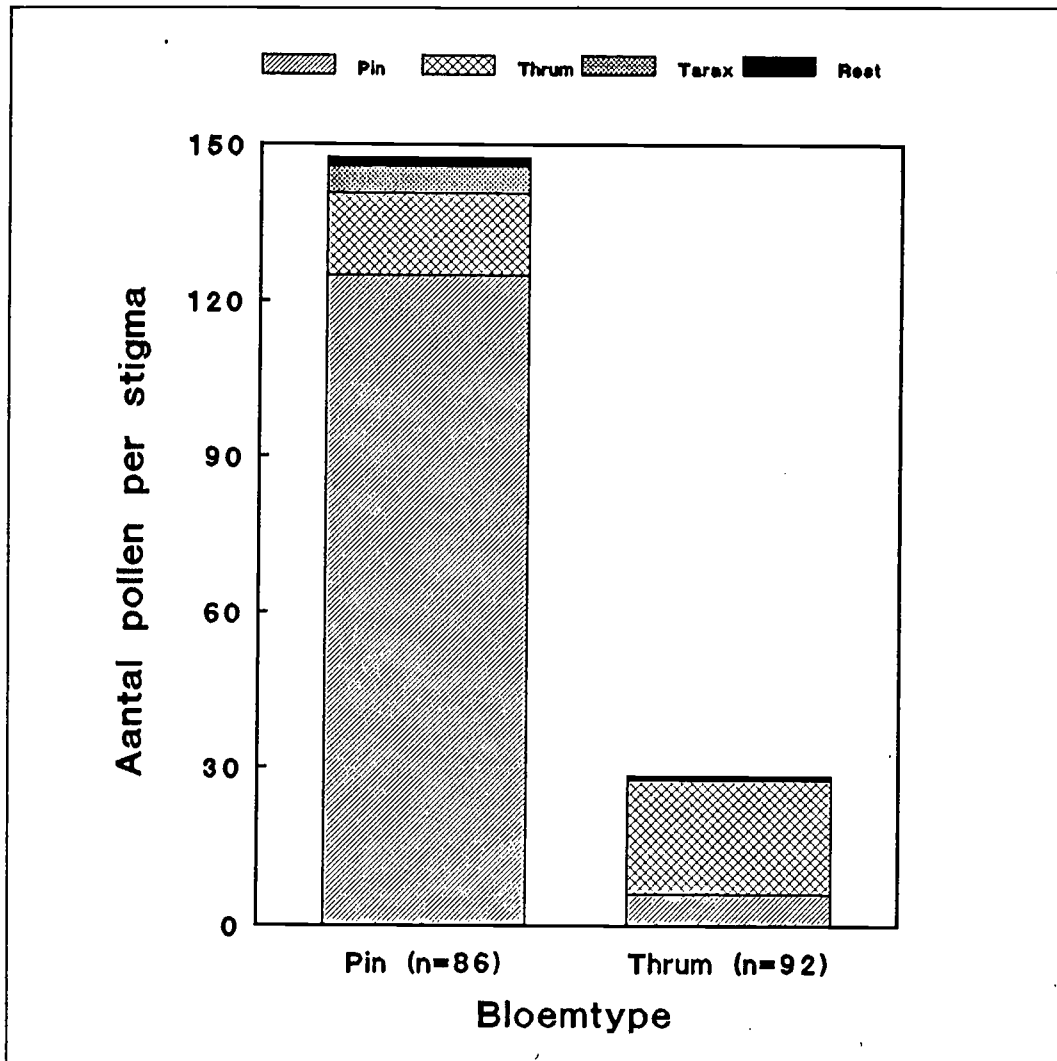
Dit kan verklaard worden met behulp van de genetica van de *Primula* (Woodell 1960) (tabel 2). Wanneer een bloem zaden vormt na intermorfe kruising ontstaan er evenveel pin- als thrumzaden. Intramorfe kruising bij pins komt in zeer geringe mate voor en levert 100% pinzaden op. Intramorfe kruising bij thrums leidt nooit tot zaadzetting. Hierdoor zal in een populatie het aantal gevormde pinzaden iets groter zijn.

Thrum (Ss) x pin (ss)			
	S	s	
s	Ss	ss	-> 50% pin 50% thrum
s	Ss	ss	

Tabel 2: Kruisingsmatrix bloemvormen van *P. vulgaris*.

5.7. Pollenverdeling op stigma's

In België zijn in 4 populaties stigma's verzameld van zowel pin- als thymbloemen. Het gemiddelde aantal pollen op een pinstigma bedraagt 148 (sd=194; n=86), op een thrumstigma 29 (sd=26; n=92). Het aantal pollen op een pinstigma is dus 5 maal zo groot als het aantal pollen op een thrumstigma (Figuur 11). Ook het aantal pollen, afkomstig van andere soorten, op een pinstigma is groter dan op een thrumstigma.

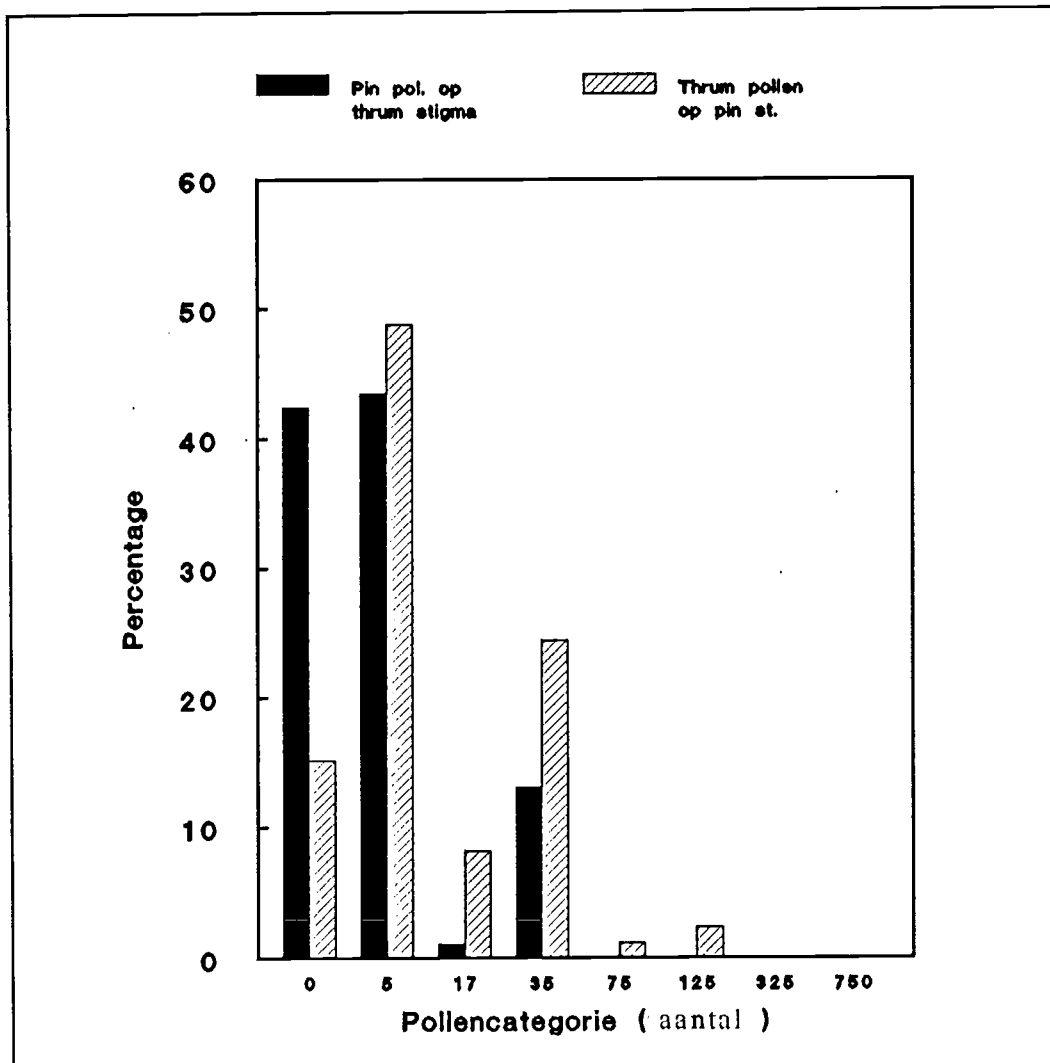


Figuur 11: Pollenverdeling op stigma's van *P. vulgaris* in natuurlijke populaties (Brugge, België)

Dit kan verklaard worden uit het feit dat het pinstigma bovenin de bloemopening zit en het thrumstigma halverwege de bloemkelk, met daarboven in de bloemopening de helmhokjes. Een pinstigma raakt dus makkelijker bedekt met pollen. Ook zijn de papillen van het thrumstigma kleiner en blijft pollen dus gemakkelijker op een pin- dan een thrumstigma liggen (figuur 1, pagina 4).

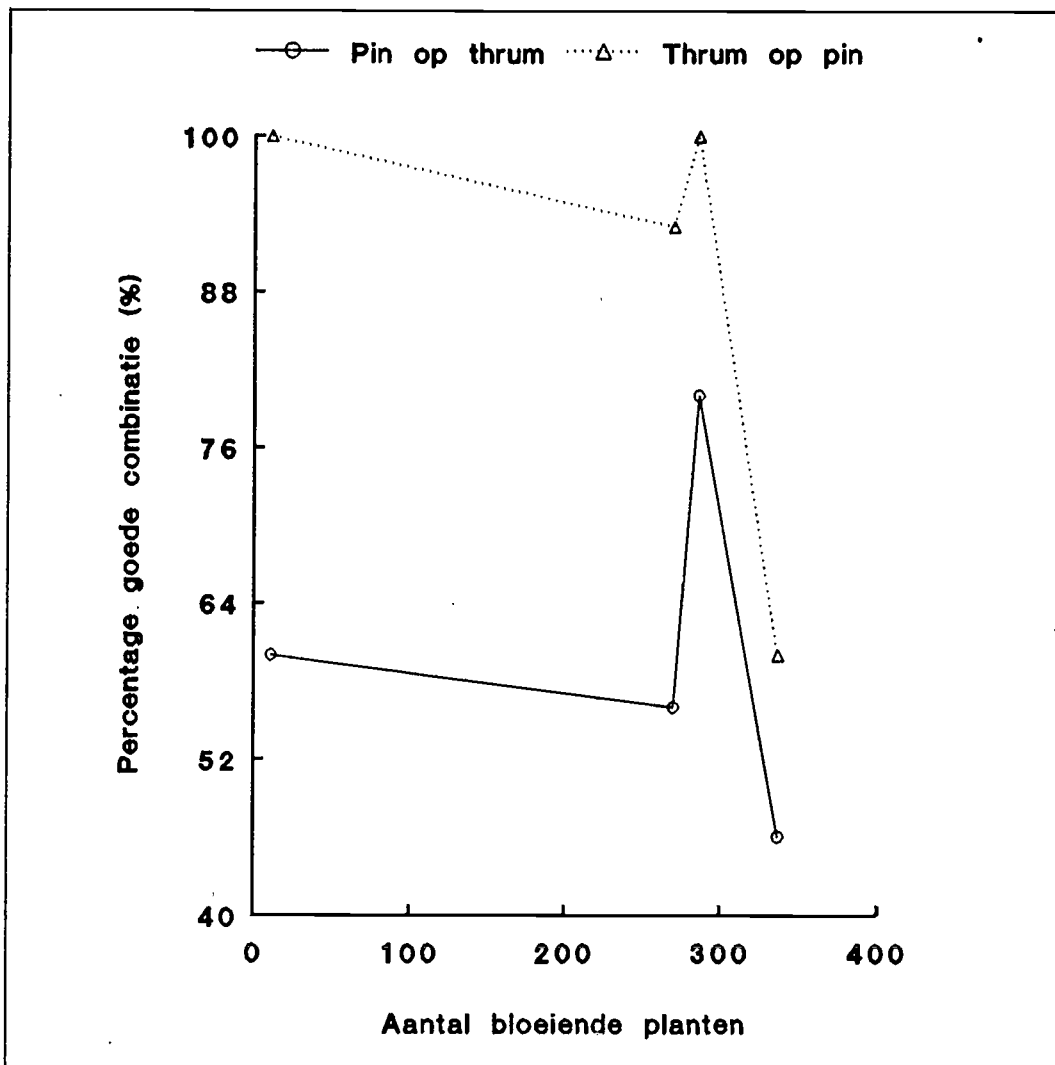
Wat verder opvalt is dat voor zowel pin als thrum het percentage eigen pollen erg groot is (resp. 84 en 75%) (figuur 11). Bij pins zal dit waarschijnlijk veroorzaakt worden doordat tijdens insektenbezoek tijdens het terugtrekken pollen via de tong van het insect op het stigma terecht komen. Bij thrums valt tijdens het insektenbezoek pollen omlaag en blijft dan op het stigma liggen.

Het gemiddelde aantal intermorfe pollen op een pinstigma (n=86) is 16 (sd=23); het gemiddelde aantal intermorfe pollen op een thrumstigma (n=92) is 6 (sd=11). Het intermorfe pollen is verdeeld in diverse aantals categorieën (figuur 12).



Figuur 12: Pollenverdeling op stigma's van *P. vulgaris* in natuurlijke populaties (Brugge, België)

Het blijkt dat de kans op intermorfe bestuiving voor pinstigma's (85%) duidelijk hoger is dan voor thrumstigma's (57%). Dit kan verklaard worden uit het feit dat het pinstigma hoger in de bloem ligt dan het thrumstigma en daardoor meer bestoven zal worden. Wanneer het percentage intermorfe pollen gekoppeld wordt aan het aantal bloeiende planten, blijkt dat in de grootste populatie het percentage intermorf pollen lager is dan in de 3 kleinere populaties (figuur 13). Dit gaat op voor zowel pins als thrums. Een grote populatie is dus in het nadeel ten opzichte van een middelmatige populatie. Een grote populatie trekt in totaal wel meer insecten aan dan een middelmatig of een kleine populatie, maar het bezoek per bloem is in een grote populatie lager dan in een middelmatige of een kleine populatie.



Figuur 13: Effectieve pollen t.o.v. populatiegrootte van *P. vulgaris* in natuurlijke populaties (Brugge, België).

6 DISCUSSIE EN CONCLUSIES

De bezoekdruk op *P. vulgaris* is laag, maar doordat de individuele bloeiduur van een bloem lang is (17 dagen) is er toch voldoende insektenbezoek om bestoven te worden met intermorfe pollen. De planten uit de proeftuin hebben namelijk tenminste 9 (patch B) tot 14 (patch C) bezoeken nodig en in de periode van het onderzoek waren er 4 dagen met temperaturen van boven de 20 graden Celcius. Dit is waarschijnlijk voldoende.

Een zestal soorten komen in aanmerking als bestuivers van *P. vulgaris*. Dit zijn: *Bombus pasquorum*, *B. pratorum*, *Apis mellifera*, *Anthophora acervorum*, *Rhingia campestris* en *Gonopterix rhamni*. *Anthophora acervorum* is de belangrijkste bestuiver.

Uit de nectargegevens uit België blijkt dat het aantal thrums met een lage standing-crop hoger is dan het aantal pins met een lage standing-crop. Uit metingen aan de planten in de proeftuin bleek dat pinplanten meer nectar aanmaken. Met behulp van alleen deze nectargegevens kunnen dus geen uitspraken gedaan worden over de bezoekdruk van pin en thrum door nectarbezoekers. (Nodig zijn ook gegevens over nectarconcentraties).

Een pin heeft een grotere kans op intermorfe bestuiving dan een thrum. Er zijn verschillende mogelijke oorzaken. Door de voorkeur van *Apis mellifera* voor thrum en haar vergissingen op pin ontstaat een eenzijdige pollen flow. Bij het bezoek aan een pin wordt geen pollen meegenomen omdat deze zich onderin de bloembuis bevinden. *Bombus sp.* bezoekt voornamelijk pins en bij vergissing een enkele thrum. Bij thrumbezoek door *Bombus sp.* wordt pinpollen afgezet en thrumpollen meegenomen. Deze thrumpollen worden op meerdere pins afgezet. De eenzijdige pollenflow zorgt er uiteindelijk voor dat er meer intermorf pollen op een pin terecht komt.

Het aantal pollen op een pinstigma is vijf keer zo groot als het aantal pollen op een thrumstigma. Naast de hierboven genoemde mogelijke oorzaken speelt ook de structuur van het stigma en de plaats in de bloembuis een rol. Pollen blijven beter liggen op een pin- dan op een thrumstigma, doordat de papillen van een pinstigma groter zijn. Doordat het stigma van een pin bovenin de bloembuis is geplaatst worden makkelijker pollen afgezet, zowel door nectar- als pollenverzamelende insekten. Hierdoor is ook het aantal pollen afkomstig van andere soorten op een pinstigma hoger dan op een thrumstigma.

Uit de proef met het fluorescerende poeder, uitgevoerd in de proeftuin, blijkt dat bij gelijke dichtheid een grote populatie (n=146) een grotere kans heeft op bestuiving dan een kleine populatie (n=18). De verzamelde stigma's uit het veld wijzen er op dat een grote populatie (n=337) een kleinere kans op bestuiving heeft dan een kleinere populatie (n=11).

De relatie tussen bestuiving en populatiegrootte vertoont kennelijk een optimum: een middelgrote heeft een grotere kans op bestuiving dan een kleine populatie; wanneer de populatie echter nog groter wordt neemt de kans op bestuiving af.

Bij een grotere populatie neemt niet alleen de aantrekkingskracht op insekten toe, maar ook het aantal aangeboden bloemen. Een hele grote populatie kan niet genoeg insekten aantrekken om alle bloemen te bestuiven.

7 LITERATUUR

1. Goot, V.S. van der (1981). Zweefvliegen van Noord-West Europa. KNNV nr. 32.
2. Marshden-Jones, E. (1926). On the pollination of *Primula vulgaris*. *Journal of Linnean Society (Bot.)* 47:367-381.
3. Ornduff, R. (1979). Pollen flow in a population of *Primula vulgaris* Huds. *Botanical Journal of the Linnean Society* 78:1-10.
4. Pekkarinen, A. (1979). Morphometric, colour and enzyme variation in Bumblebees. *Acta Zoologica Fennica* 158:39.
5. Richards, A. ea. (1986). Pollination biology and gene flow. *Plant breeding systems* chapter 5. Boston-Sydney.
6. Woodell, S. (1960). What pollinates *Primulas*?. *New Scientist* 8:568-571.
7. Westrich, P. (1990). Die Wildbienen Baden-Wurttembergs II:558-561. Ulmer, Stuttgart.