

Generalisten en specialisten op duifkruid: wie bestuift wanneer het beste?

Manja M. Kwak

TREFWOORDEN

Bestuiving, bloembezoek, *Dasypoda argentata*, *Scabiosa columbaria*

Entomologische Berichten 72 (1-2): 94-102

Veel plantensoorten worden door een aantal insectensoorten bezocht. Het gezamenlijke effect van alle bloembezoekers bepaalt de mate van bestuiving van een plantenpopulatie. Elke insectensoort heeft zijn eigen bestuivingsefficiëntie en daarmee een uniek effect op de bestuiving zowel kwalitatief (aantal gedeponeerde korrels met een bepaalde herkomst) als kwantitatief gezien. Specialisten beperken hun bezoeken tot een of enkele plantensoorten en daarom wordt gedacht dat zij vrij zuivere stuifmeelladingen bij zich hebben wat gunstig is voor bestuiving. Duifkruid biedt de mogelijkheid om het effect van verschillende soorten op bestuiving te onderzoeken. De plant is erg aantrekkelijk voor insectensoorten en de stuifmeelkorrels zijn direct na depositie op de stempels met een loep te tellen. Nederlandse en Franse populaties van duifkruid worden door een groot aantal insectensoorten bezocht en bestoven. De bestuivingsefficiëntie is geanalyseerd waarbij verschillende gedragskenmerken onderzocht zijn, zoals de grootte en zuiverheid van de stuifmeellading op het lichaam, de vliegafstanden tussen twee bloembezoeken en het aantal duifkruidkorrels gedeponeerd per minuut. De (in Nederland niet inheemse) pluimvoetbij *Dasypoda argentata*, een specialist op duifkruid, scoort voor zowel de vrouwtjes als de mannetjes erg goed op deze kenmerken. De andere insectensoorten – de honingbij, zweefvliegen, hommels en vlinders – waren middelmatige tot slechte bestuivers. Vlinders vlogen als enige groep vrij lange afstanden tussen twee bloembezoeken, maar deponeren slechts weinig stuifmeel op de stempels. Geen enkele soort bestoof tijdens het bezoek het bloemhoofdje in zijn geheel. Duifkruidbloemhoofdjes moeten meerdere malen bezocht worden om geheel bestoven te worden. Alle insectengroepen dragen bij aan de bestuiving van een populatie planten maar de ene soort per bezoek meer dan de andere. Het bleek dat de verschillen tussen de gegevens verzameld 's morgens en 's middags groot waren. Om tot een goede vergelijking te komen is het belangrijk op hetzelfde moment van de dag voor alle insectengroepen gegevens te verzamelen.

Inleiding

Wanneer je door het veld loopt, zie je allerlei insecten op bloemen. Dat die insecten voor stuifmeel en/of nectar komen weten de meeste mensen wel, maar hebben die insecten ook een verschillend effect op de bestuiving en daarmee de zaadzetting van een plant? Maakt het voor de bestuiving van de plant wat uit of die bezocht wordt door een bij of door een zweefvlieg?

De relaties tussen planten en hun bestuivers laten mooie voorbeelden van co-evolutie zien (Anstett *et al.* 1997). Het merendeel van de zaadplanten wordt echter niet bestoven door één soort dier, maar door vele soorten, meestal insecten die tot verschillende groepen behoren (Waser *et al.* 1996, Memmott 1999, Larsson 2005).

De samenstelling van bezoekers vertoont variatie tussen jaren, seizoenen, van uur tot uur, binnen en tussen populaties (Ramsey 1995, Herrera 1990, 1995, 1996, Fishbein & Venable 1996). Elke bezoeker hoeft nog geen bestuiver te zijn. De ene bezoeker is wat zijn bestuivingsefficiëntie betreft (aantal stuifmeelkorrels per tijdseenheid afgezet op de stempel) veel beter dan de andere en bovendien kan een bezoeker ook soortvreemd stuifmeel op de stempels deponeren. Kwantitatieve aspecten van bestuiving (aantal soorten bezoekers, aantal bezoeken) worden vaker onderzocht dan kwalitatieve aspecten zoals de zuiverheid van de gedeponeerde stuifmeellading, de herkomst van het soorteigen stuifmeel (stuifmeel leidend tot zelf- of kruisbestuiving). Als bestuiver is het cruciaal dat het insect zowel de helmhokken als de stempels aanraakt. Bezoekers



1. De pluimvoetbij *Dasygaster argentata* is een gespecialiseerde bloembezoeker van duifkruid, hier een vrouwtje. Foto: Joop Smittenberg
1. *Dasygaster argentata* is a specialized flower visitor of *Scabiosa columbaria*.

verschillen in vele aspecten zoals in lichaamsgrootte, aantal, activiteitsperiode, bezochte aantal bloemen per minuut, vliegafstanden tussen twee bezoeken, duur van het bezoek, de grootte en samenstelling van de stuifmeellading. Al deze factoren zijn van invloed op de kwaliteit van de bestuiving (Waser 1982, Herrera 1987, 1989, Waser & Price 1990, Kwak & Velterop 1997). Verschillende soorten bezoekers kunnen een verschillend effect hebben op de mannelijke of vrouwelijke kant van de voortplanting van planten (Stanton *et al.* 1991). Stuifmeelverzamelende bijen zijn goed in stuifmeel verwijderen uit de bloem (Strickler 1979, Cane & Payne 1988, Larsson 2005), maar soms slecht in het deponeren van stuifmeel op de stempel, wat vanuit de plant te beschouwen is als verspilling (Wilson & Thomson 1991). Insecten die goed zijn in stuifmeel verzamelen kunnen een sterke voorkeur vertonen voor bloemen die stuifmeel aanbieden en zelfs bloemen met stempels vermijden (Thomson & Goodell 2001).

Bijensoorten die gespecialiseerd zijn op één of enkele voedselplanten worden mono- of oligolectisch genoemd. Deze specialisatie betreft bijna altijd het verzamelen van stuifmeel door vrouwtjes en zelden van nectar (Wcislo & Cane 1996). Ook werkers van hommels en de honingbij kunnen zich specialiseren op bepaalde voedselplanten, maar de soort is generalistisch. Van specialisten verwacht men dat ze zuivere stuifmeelladingen dragen (zie Blionis & Vokou 2001) met als gevolg dat ze soortzuivere ladingen stuifmeel op de stempels afzetten. Cruden (1972) heeft onderzocht welk stuifmeel er tussen de haren die het stuifmeel vasthouden (scopae) van oligolectische bijen zat en vond juist veel soortvreemd stuifmeel. Zijn verklaring was dat er een stuifmeeltekort was, mogelijk als gevolg van klimatologische omstandigheden. Dergelijke specialisten kunnen ook andere plantensoorten bezoeken op zoek naar nectar (Hoffmann 2005).

Over de bestuivingefficiëntie van oligo- en monolectische bijen (specialisten) in vergelijking met die van generalisten op dezelfde plantensoort is weinig bekend. Verschillende auteurs vinden dat de specialist de beste bestuiver van de bestudeerde plantensoort is, maar deze specialist is niet altijd de meest talrijke bezoeker, waardoor hij toch niet het meest belangrijk is voor de bestuiving van de plantensoort (Cane & Payne 1988, Ashman & Stanton 1991, Larsson 2005). Zo is de zaadzetting in

Claytonia virginica na een bezoek van een specialistische zandbij (*Andrena erigeniae* Robertson) of van een generalistische wolvzever (*Bombus major* Linnaeus) even groot (Motten *et al.* 1981).

De bloemhoofdjes van duifkruid (*Scabiosa columbaria*) worden bezocht door vele insectensoorten (tot nu toe 58 geteld), behorende tot verschillende ordes (Hymenoptera, Diptera en Lepidoptera) (Kwak & Velterop 1997) waaronder een specialistische bijensoort: de pluimvoetbij *Dasygaster argentata* Panzer (figuur 1). De plant is aantrekkelijk voor bestuivingsonderzoek door zijn grote aantrekkingskracht op insecten en door het feit dat de stuifmeelkorrels zo groot zijn dat ze met een loep in het veld op de stempels te tellen zijn. In dit artikel wordt de vraag behandeld hoe generalistische en specialistische insecten verschillen in de bestuiving van duifkruid. Deze vraag paste in het onderzoek naar de factoren die van invloed zijn op het voortbestaan van kleine populaties van bedreigde plantensoorten.

Duifkruid

Duifkruid, *Scabiosa columbaria* (Dipsacaceae), is een overblijvende soort, die voorkomt op droge, grazige plaatsen op kalkhoudende grond, bloeiend van juli tot eind september. De blauw-paarse bloemen (3 mm lang) vormen een halfrond bloemhoofdje (diameter 1-3,5 cm), met ongeveer 30-100 bloemen per hoofdje. Per plant worden 10-200 bloemhoofdjes geproduceerd. De bloei begint met 2-6 bloeiende bloemen; elke dag komen meer bloemen in bloei. De bloemen zijn protandrisch dat wil zeggen dat eerst de meeldraden rijp zijn en daarna de stempels. Wanneer alle bloemen van een hoofdje mannelijk zijn geweest gaat de vrouwelijke fase voor alle bloemen tegelijk in, zeven tot negen dagen na het begin van de bloei; de stempels steken dan buiten de bloemen uit. De meeste bloemen hebben dus een tussenfase waarin ze geslachtsloos zijn, een weinig voorkomend verschijnsel in het plantenrijk. In deze tussenfase bevatten de bloemen wel nectar, net als in de mannelijke en vrouwelijke fase. Deze tussenfase voorkomt voor een belangrijk deel zelfbestuiving.

Onderzochte populaties

In Nederland is duifkruid een rode lijst soort ('bedreigd'), meestal voorkomend in kleine (minder dan 50 planten) populaties en enkele grotere (Ouborg 1993). De onderzochte Nederlandse populaties liggen in wegbermen of in natuureservaten in het zuiden van Nederland: Wrakelberg, Kruisberg en Wijlre. In twee proeftuinen met populaties, Haren en Assen, zijn ook waarnemingen verricht.

In Frankrijk komt duifkruid in grote populaties voor in verlaten akkers en bermen. In de Franse Alpen zijn waarnemingen verricht in vier populaties in het dal van de Arc: Modane, Bramans grot, Bramans plateau en Bramans electriciteitshuisje (departement Savoie). In het noorden van Frankrijk werden twee populaties bemonsterd, gelegen in een kalkgrasland en langs een verlaten spoorbaan (in de buurt van Colombey-les-Belles, departement Meurthe-et-Moselle).

Bloembezoekers

Gedrag van bloembezoekers op duifkruid

Van de meest talrijke insecten die duifkruid bezoeken (Syrphidae, Hymenoptera en Lepidoptera – zie figuur 2) werden gedragskenmerken genoteerd. Gegevens van elke insectensoort werden binnen twee uur en op dezelfde dag verzameld omdat gegevens verzameld op uiteenlopende momenten, de verschillen tussen soorten zouden kunnen verhullen.



2. Bloembezoekers op duifkruid (*Scabiosa columbaria*). (a) Een vrouwtje pluimvoetbij, *Dasygaster argentata*, met wit duifkruidstuifmeel tussen de lange haren aan de achterpoten en de vleugels uitgespreid tijdens het stuifmeel verzamelen. (b) Een blinde bij, *Eristalis tenax*, op een vrouwelijk bloemhoofdje terwijl ze zich aan het poetsen is. Duifkruidstuifmeel is te zien op de poten. (c) Een distelvlinder, *Vanessa cardui* (Linnaeus), op een bloemhoofdje. Foto's: Joop Smittenberg

2. Insect visitors on small scabious (*Scabiosa columbaria*). (a) A female of *Dasygaster argentata* with white-coloured pollen between the hairs of the hind legs; the wings are spread during pollen collection. (b) The syrphid *Eristalis tenax*, sitting on a female flowerhead and cleaning head and legs. Pollen grains of *Scabiosa* are visible on the legs and eyes. (c) The butterfly, *Vanessa cardui*, on a female flowerhead.

Van de bloembezoekers werden de volgende gedragingen onderzocht: de grootte en de zuiverheid van de stuifmeellading op het lijf, de voorkeur voor de bloeifase van het bloemhoofdje, de vliegafstanden tussen twee bezoeken, de verblijftijd op een bloemhoofdje en de hoeveelheid stuifmeel gedeponneerd per bloembezoek.

Grootte en zuiverheid van de stuifmeellading op het lijf

Een bestuiver draagt stuifmeel over dat eerst op zijn lijf zat; zonder die stuifmeellading is een insect wel een bezoeker maar geen bestuiver. De samenstelling van de lading geeft weer welke plantensoorten een insect bezocht heeft over een langere periode dan directe waarnemingen. Wanneer een insect verschillende plantensoorten bezoekt zal de lading op het lijf verschillende soorten stuifmeel bevatten die weer op verschillende stempels kunnen worden afgezet. Soortvreemd stuifmeel kan een nadelig effect hebben op de zaadzetting. In ieder geval neemt soortvreemd stuifmeel plaats in op de stempel.

Van verschillende insectensoorten (meestal tien individuen per soort per populatie) werd de stuifmeellading op de buikzijde verzameld door dit gebied met een sterk plakkende gel schoon te strijken, van deze gel een preparaat te maken door

de gel te smelten (Beattie 1972) en vervolgens het aantal en de soort stuifmeelkorrels te bepalen. Het opnieuw bemonsteren van hetzelfde individu werd voorkomen door de bemonsterde insecten een korte periode in een kooi te bewaren. Het totaal aantal stuifmeelkorrels en het aantal duifkruidkorrels werd geteld.

Vlinders hadden maar weinig stuifmeel bij zich, 19-72 korrels totaal en maar 4-24 duifkruidkorrels (gegevens uit Nederland en Frankrijk gecombineerd). De zweefvlieg blinde bij, *Eristalis tenax* (Linnaeus), en hommels hadden ladingen die ongeveer even groot waren: 940-1280 korrels voor de blinde bij en 780-1760 korrels bij hommels. Werksters van honingbijen, *Apis mellifera* Linnaeus, hadden iets minder korrels bij zich: 470-870. Kijken we naar het aandeel duifkruidstuifmeel dan scoren hommels slecht, 4-96 korrels. Zweefvliegen dragen 150-410 en honingbijen 260-860 duifkruidkorrels bij zich. Vrouwtjes pluimvoetbijen hebben de grootste ladingen, enkele duizenden duifkruidkorrels, maar soms toch ook wat bijmenging van andere soorten stuifmeel: 0-16 % bij de vrouwtjes en 33-49 % bij de mannetjes pluimvoetbij.

Gerangschikt volgens een toenemend aantal duifkruidstuifmeelkorrels op het lijf is de volgorde: vlinders, hommels, blinde bij, honingbij en pluimvoetbij.

Voorkeur voor de bloeifase van het bloemhoofdje

Een sterke voorkeur voor of de vrouwelijke of de mannelijke bloeifase kan resulteren in een geringe stuifmeeldepositie op de stempels en een verlies aan stuifmeel. De voorkeur voor een bepaalde bloeifase is gemeten voor zweefvliegen en bijen in plots met een bekende samenstelling aan mannelijke en vrouwelijke bloemhoofdjes (70-90% van de bloemhoofdjes verkeren in de mannelijke fase). Het totale aantal bloemhoofdjes per plot bedroeg 150 (populatie Assen) en 250-350 (populatie Bramans plateau). Waarnemingen werden 's morgens (11.00-12.00 u) en 's middags verricht (15.30-16.30 u). In totaal zijn voor dit onderzoekje 1532 bezoeken waargenomen in Nederland en 1691 in de Franse populatie.

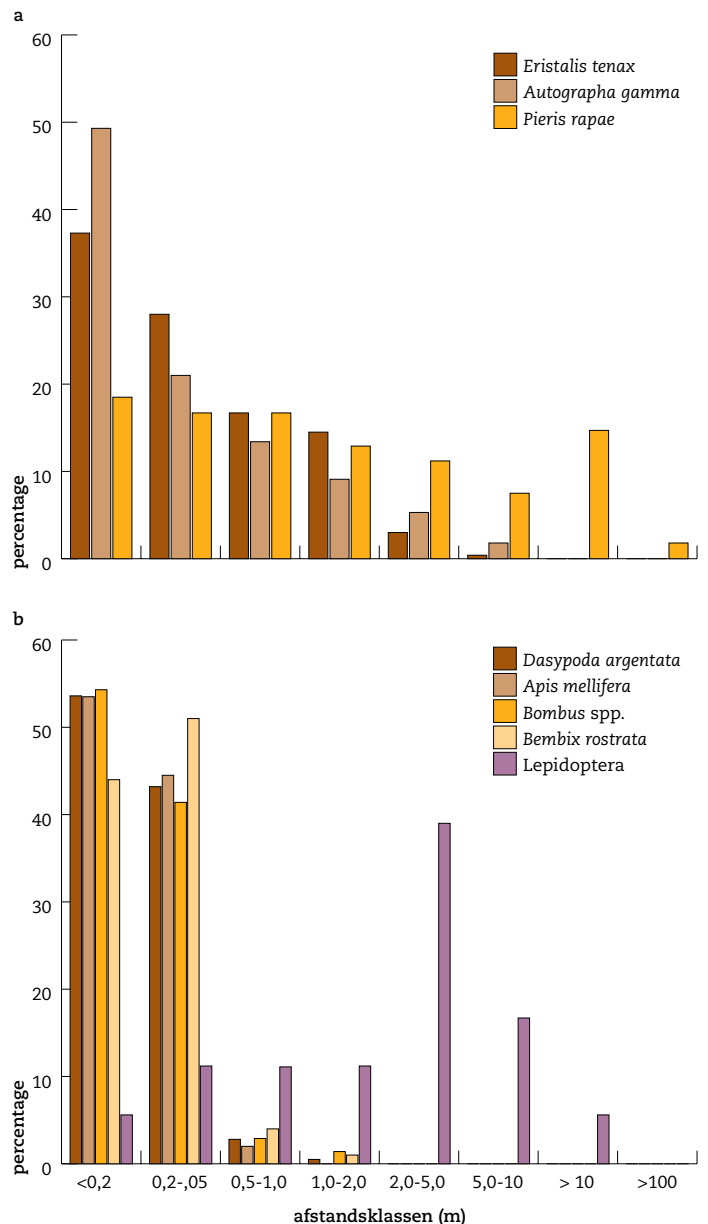
De snorzweefvlieg, *Episyrphus balteatus* (De Geer), heeft een grote voorkeur voor mannelijke hoofdjes, en eet daar stuifmeel uit de helmhokken. Vrouwelijke hoofdjes werden slechts kort aangeraakt zonder dat deze zweefvlieg landde. Waarschijnlijk wordt met dit gedrag de bloeifase vastgesteld. De blinde bij en de kleine bijvlieg, *Eristalis arbustorum* (Linnaeus), hadden een duidelijke voorkeur voor vrouwelijke hoofdjes zowel 's morgens als 's middags (gegevens van 3 september 1999; binomiale verdeling met respectievelijk $Z=3,07$, $P<0,001$ en $Z=2,02$, $P<0,05$). Hommels en vlinders bezochten de bloemhoofdjes zonder voorkeur voor een bloeifase.

De vrouwtjes van de pluimvoetbij hadden zowel 's morgens als 's middags geen voorkeur voor een bepaalde bloeifase. Honingbijen vertoonden wel een voorkeur 's middags voor mannelijke hoofdjes ($Z<3,7$, $P<0,0001$) maar 's morgens juist niet. Deze voorkeur voor mannelijke hoofdjes wordt ook weerspiegeld in het percentage werksters met korfjes gevuld met duifkruidstuifmeel: 's morgens slechts 6% ($n=18$), 's middags 39% ($n=23$). Bloembezoekende insecten op duifkruid verschillen sterk in hun voorkeur voor de bloeifase van een bloemhoofdje. Geen enkele soort vliegt uitsluitend op mannelijke of vrouwelijke bloemhoofdjes.

Vliegafstanden tussen twee bezoeken

Vliegafstanden tussen twee bezoeken zijn gebruikt om de afstanden waarover stuifmeel getransporteerd wordt te schatten. Een grote vliegafstand tussen twee bezoeken betekent dat het stuifmeel van verder weg kan komen en dus een andere genetische samenstelling kan hebben, een kwalitatief aspect van bestuiving. Vliegafstanden geven wel een onderschatting van de afstanden waarover stuifmeel getransporteerd wordt doordat per bezoek lang niet al het stuifmeel van de voorgaande bloemen afgezet wordt (pollen carry-over genoemd). Waarnemingen begonnen altijd in dezelfde vierkante meter.

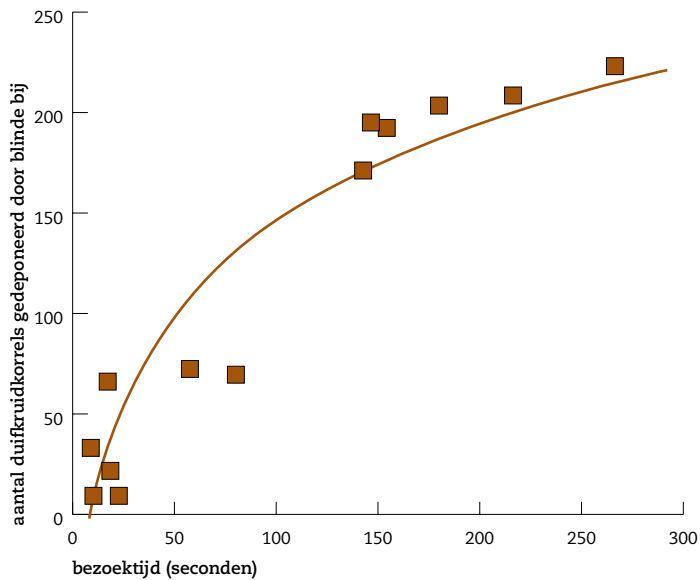
Vliegafstanden tussen twee bloembezoeken verschilden aanmerkelijk tussen insecten (figuur 3). In de populatie Wrakelberg vlogen de blinde bij en de gammauil, *Autographa gamma* (Linnaeus), korte afstanden: meer dan 90% van de gemeten afstanden was korter dan 2 m. Afstanden langer dan 10 m werden voor deze soorten niet waargenomen. Dat was wel het geval voor het klein koolwitje, *Pieris rapae* (Linnaeus), want daar was 15% van de gemeten afstanden langer dan 10 m en soms zelfs meer dan 100 m (figuur 3a). In de Franse populaties waren bijna alle afstanden gevlogen door Hymenoptera korter dan 1 m. Ook hier vlogen vlinders grotere afstanden: 61,3% van de door vlinders gevlogen afstanden was langer dan 2 m (figuur 3b). Gegevens uit Nederland en Frankrijk samen geven de volgende volgorde in toenemende vliegafstand tussen twee bloembezoeken: bijen (Hymenoptera), zweefvliegen (Syrphidae) en vlinders (Lepidoptera).



3. Vliegafstanden tussen twee opeenvolgende bezoeken aan duifkruid (*Scabiosa columbaria*). (a) In de Nederlandse populatie Wrakelberg op 9 augustus 1994; blinde bij (*Eristalis tenax*, $n=699$), gammauil (*Autographa gamma*, $n=184$), klein koolwitje (*Pieris rapae*, $n=182$). (b) In de Franse populatie Bramans grot op 4 augustus 1995; pluimvoetbij vrouwtje (*Dasypoda argentata* $n=220$), honingbij (*Apis mellifera* $n=200$), hommel (*Bombus spec.* $n=70$), harkwesep (*Bembix rostrata* $n=100$), vlinders (Lepidoptera $n=18$).
3. Flight distances of insects between two successive flower visits to *Scabiosa columbaria*. (a) In the Dutch population Wrakelberg on the 9th of August 1994; *Eristalis tenax* $n=699$, *Autographa gamma* $n=184$, *Pieris rapae* $n=182$. (b) In the French population Bramans cave on the 4th of August 1995; *Dasypoda argentata* female $n=220$, *Apis mellifera* $n=200$, *Bombus spec.* $n=70$, *Bembix rostrata* $n=100$, Lepidoptera $n=18$.

Verblijftijd en stuifmeeldepositie

De verblijftijd op een bloemhoofdje is een maat voor het kwalitatieve aspect van bestuiving. Een langdurend verblijf op een mannelijk hoofdje kan leiden tot een grote opname van stuifmeelkorrels en een langdurig verblijf op een vrouwelijk hoofdje tot een grote stuifmeeldepositie. Dit proces heeft grenzen omdat op een gegeven moment al het rijpe stuifmeel in de helmhokken op is of doordat al het stuifmeel op de stempels gedeponerd is. Stuifmeeldepositie is gemeten door insecten foeragerend in een populatie duifkruid, maagdelijke,



4. Stuifmeeldepositie en de verblijftijd van de blinde bij, *Eristalis tenax*, op maagdelijke duifkruidhoofdjes in een Nederlandse situatie (Haren, 11 oktober 1991; lijn geeft een logcurve aan, $R^2=0.94$, $P<0.05$).

4. Relation between pollen deposition and residence time for *Eristalis tenax* foraging for nectar on virgin female flower heads in a Dutch population of *Scabiosa columbaria* (Haren, 11th of October 1991; line is a fitted log curve, $R^2=0.94$, $P<0.05$).

vrouwelijke hoofdjes aan te bieden en de totale duur van het bezoek te meten in seconden en het aantal gedeponeerde duifkruidkorrels per stempel te tellen. Bij maagdelijke, vrouwelijke bloemhoofdjes zijn de stempels rijp maar bevatten nog geen duifkruidstuifmeel en, in vergelijking met open bezochte hoofdjes, meer nectar. De hoofdjes zijn omhuld tot het moment dat ze de insecten aangeboden worden. Nadat het insect het hoofdje had verlaten werd hij gevangen en tijdelijk in een kooi bewaard om te voorkomen dat het insect direct weer bemonsterd werd. Het aantal afgezette stuifmeelkorrels per stempel is geteld met behulp van een loep (20x, afmeting van de korrels van duifkruid is 50-70 μm , G. Romeijn persoonlijke mededeling) en het aantal korrels afgezet per seconde is berekend.

Niet alleen het bezoek op zich maar juist de duur van het bezoek speelt een rol. Je kunt een goede bestuiver zijn door of lang te bezoeken en heel veel af te zetten of juist kort te bezoeken

en tijdens dit korte bezoek toch een aardige hoeveelheid stuifmeel af te zetten. Voor de blinde bij is de duur van het bezoek, de verblijftijd, tegen de duifkruidkorreldepositie uitgezet (figuur 4). Wanneer een insect tijdens een kort bezoek zijn hele stuifmeellading deponereert dan zal een langer verblijf niet resulteren in een grotere depositie. Er zit dus een grens aan dit proces maar een insect moet een behoorlijke tijd op een bloemhoofdje verblijven om deze grens te bereiken. Een blinde bij heeft een duifkruidlading van 140-475 korrels bij zich. Volgens figuur 4 heeft de blinde bij de gehele lading van 140 duifkruidkorrels in ongeveer 90 seconden afgezet.

De ene insectensoort zet meer duifkruidstuifmeel af per bezoek dan een andere. In Nederland was de depositie per bezoek door vlinders gering (gemiddeld 9-10 korrels per bezoek) maar zweefvliegen, hommels en honingbijen deponeren enkele tientallen korrels per bezoek. 's Middags was het aantal gedeponeerde korrels per bezoek groter dan 's morgens.

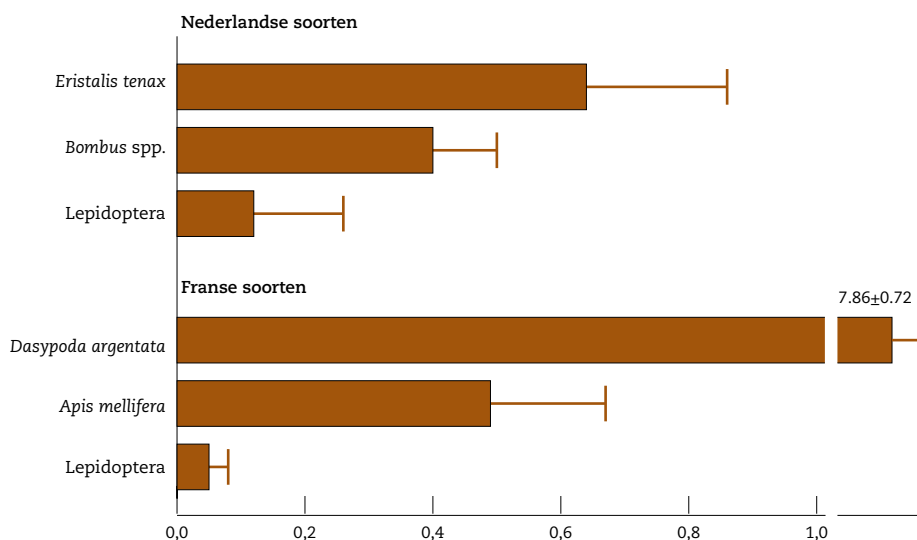
Wanneer de duur van het bezoek verrekend wordt dan neemt voor Nederlandse soorten de depositie per stempel per seconde toe in de volgorde: kleine vlieg, vlinders, hommels en zweefvlieg (= blinde bij) (figuur 5). 's Middags worden per bezoek meer korrels afgezet maar 's morgens worden er weer meer korrels per seconde afgezet (figuur 6).

In Franse populaties is het totale aantal gedeponeerde duifkruidkorrels per bezoek bij vrouwtjes pluimvoetbij 's morgens laag (18 korrels) vergeleken met de mannetjes pluimvoetbij (89 korrels) en honingbij (87 korrels). 's Middags was het aantal gedeponeerde korrels per bezoek van pluimvoetbij vrouwtjes groter, ruim 50 duifkruidkorrels.

Omgerekend naar depositie per stempel per seconde is het beeld anders: vrouwtjes pluimvoetbij zetten 7,9 korrels per seconde af, mannetjes pluimvoet 2,8 en honingbijen slechts 0,5 korrels per stempel per seconde. Vlinders zijn nog minder goede bestuivers: 0.05 korrels per stempel per seconde (figuur 5).

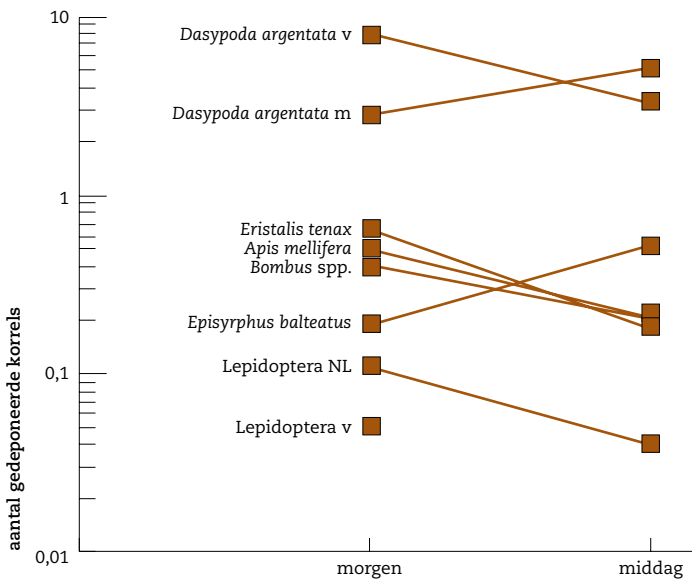
Ook in Franse populaties was de depositie per stempel per seconde 's morgens hoger dan 's middags behalve voor mannetjes pluimvoetbij (figuur 6). De volgorde in toename van aantal korrels per stempel per seconde gedeponeerd in Franse populaties is: vlinders, honingbij, pluimvoetbij.

Stuifmeeldepositie van kleine vliegen, waarschijnlijk *Siphona geniculata* (De Geer), werd gemeten in kooien met daarin 20 vliegen en één mannelijk en zes maagdelijke vrouwelijke hoofdjes. De vliegjes kregen drie uur de tijd om de bloemhoofdjes te bezoeken. Als vergelijk diende de stuifmeeldepositie van vijf blinde bijen in een zelfde soort kooi met evenveel hoofdjes.



5. Aantal duifkruidstuifmeelkorrels per stempel per seconde bezoek (gemiddelde \pm SE) afgezet in de morgen door de belangrijkste bezoekers in Nederland en Frankrijk.

5. Number of *Scabiosa* pollen grains per stigma per second of visitation in the morning by the most frequently visiting insect species in The Netherlands and France.



6. Stuifmeeldepositie per stempel per seconde op maagdelijke bloemhoofdjes van duifkruid, gemeten zowel 's morgens als 's middags in Nederlandse en Franse populaties. v = vrouwtje, m = mannetje, NL = Nederland, F = Frankrijk.

6. Pollen deposition by various insect species in The Netherlands and France given as grains per stigma per second on virgin female heads of *Scabiosa columbaria* during the morning and afternoon. v = female, m = male, NL = The Netherlands, F = France.

De gemiddelde depositie per hoofdje in kooien met kleine vliegen was laag vergeleken met de depositie door zweefvliegen in kooien, respectievelijk $15,0 \pm 3,1$ en $725,1 \pm 202,0$ duifkruidkorrels (getallen zijn gemiddeldes \pm SE). Wanneer hierbij ook het aantal individuen wordt betrokken dan zijn kleine vliegen aanzienlijk slechtere bestuivers dan blinde bijen: een kleine vlieg deponeerde 0,75 korrels en een blinde bij 145,0 korrels per hoofdje. De depositie van één blinde bij komt overeen met die van 200 kleine vliegen.

Discussie

De grote aantrekkelijkheid voor insecten en het gemak waarmee stuifmeel in het veld op de stempels geteld kan worden maken duifkruid een ideale plant voor onderzoek naar wat elke insectensoort, generalist en specialist, bijdraagt aan de kwalitatieve en kwantitatieve aspecten van bestuiving.

De tijd op de dag waarop waarnemingen zijn verricht is een belangrijke factor. Wanneer gegevens niet op hetzelfde moment verzameld zijn kan dit de mogelijke verschillen tussen insecten verhullen (zie ook Aizen 2001, Kandori 2002). Voor de pluimvoetbij geldt dat vrouwtjes 's morgens vooral uit waren op stuifmeel en 's middags op nectar. Bij stuifmeel verzamelen verblijven de vrouwtjes veel korter op een hoofdje dan bij nectar verzamelen, hetgeen de stuifmeeldepositie doet verschillen. Vijf insectensoorten deponeerden meer stuifmeel 's morgens dan 's middags en voor twee soorten (pluimvoet mannetje en de snorzweefvlieg) was dit omgekeerd (tabel 1, figuur 6). Bij komkommer en watermeloen is gevonden dat 's morgens insecten erg verschillen in stuifmeeldepositie, maar 's middags was dit verschil er niet (Stanghellini et al. 2002).

Stuifmeeldepositie per stempel per seconde is een maat die goed aangeeft hoe groot de bijdrage aan bestuiving van een bepaalde insectensoort is waardoor onderling vergelijken mogelijk is. Figuur 6 laat de verschillen tussen de waardes verzameld 's morgens en 's middags zien. Op elk moment van de dag kunnen hoofdjes open gaan of geheel de vrouwelijke fase in gaan.

Wanneer is nu het beste moment van de dag voor bestuiving? Stuifmeeldepositie per stempel per seconde is 's morgens hoger dan 's middags voor de twee belangrijkste Nederlandse bestuivers, grote zweefvliegen en hommels. In Franse populaties zetten het vrouwtje pluimvoetbij en de honingbij 's morgens de meeste korrels per stempel per seconde af en het mannetje juist 's middags (figuur 6). Generaliserend kun je zeggen dat 's morgens door de meeste insectensoorten de meeste stuifmeelkorrels per tijdeenheid worden afgezet.

De verdeling van de afgezette duifkruidkorrels is 's middags voor alle Nederlandse en Franse insectensoorten gunstiger voor zaadzetting dan 's morgens behalve voor de honingbij; hier zit de factor tijd niet in verwerkt. De honingbij is 's middags meer uit op stuifmeel en zal daardoor haar lijf misschien beter schoonhouden. Bij goed vliegweer zijn binnen drie uur alle stempels bestoven met tenminste vier stuifmeelkorrels (M.M. Kwak persoonlijke observaties). Om zaad te zetten is een overmaat van vier korrels per stempel nodig (Velterop 2000) hetgeen lang niet bij elk bezoek bereikt wordt, zeker niet door vlinders. Stuifmeeldepositie is één kant, de vrouwelijke, van bestuiving. De andere kant, het opnemen van stuifmeel vanuit de helmhokken, kan natuurlijk ook verschillen tussen de insectensoorten. Indirect is dit meegenomen in de grootte van de stuifmeellading op het insectenlijf.

Aantal bezoeken per minuut, verblijftijd en stuifmeeldepositie

Een groot aantal bezoeken per minuut, een korte verblijftijd en een grote duifkruidstuifmeeldepositie zijn kenmerken die een insect tot de beste bestuiver kunnen maken. Een lange verblijftijd maakt het bezoeken van veel hoofdjes per minuut onmogelijk. Voorbeelden van een lange verblijftijd zijn vlinders en kleine vliegen. Ook honingbijen zijn niet zo snel en besteden een behoorlijke tijd per bloemhoofdje. De pluimvoetbij vertoont het tegenovergestelde: een korte verblijftijd en er worden veel hoofdjes per minuut bezocht. Een lange verblijftijd kan resulteren in een grote stuifmeeldepositie (Thøstesen & Olesen 1996), maar bij heel lange verblijftijden gaat dit niet meer op wanneer de hoeveelheid stuifmeel op het insectenlichaam op is. De lange verblijftijden in figuur 4 leveren niet evenredig meer stuifmeeldepositie op. Een lange verblijftijd komt voor wanneer er veel nectar te halen is zoals 's morgens vroeg. Het insect zit op dat moment ook nog niet onder het stuifmeel. Verblijftijd is geen goede maat om de effectiviteit van insecten met elkaar te vergelijken wanneer dit niet gecombineerd wordt met stuifmeeldepositie.

Wie is wanneer de beste bestuiver?

Gedragskenmerken, besproken in dit artikel zijn van belang om de waarde van de verschillende insectensoorten als bestuivers met elkaar te vergelijken. Dit is gedaan voor zes taxa (tabel 1) die in voldoende aantallen voorkwamen. Deze kenmerken zijn vanuit het gezichtspunt van de plant geëvalueerd: wat draagt bij aan kwalitatieve en kwantitatieve aspecten van bestuiving? Het meest belangrijk is het aantal duifkruidstuifmeelkorrels dat per tijdeenheid wordt gedeponeerd. Is de plantensoort erg gevoelig voor inteelt dan is een grote afstand tussen twee bezoeken van belang (Ellstrand & Elam 1993). De pluimvoetbij, zowel de mannetjes als vrouwtjes, scoort goed op de verschillende gedragskenmerken in relatie tot bestuiving. Vrouwtjes zetten per bezoek weinig korrels af maar door het grote aantal bezochte hoofdjes per minuut betekent dit wel dat de kans op een diverse herkomst van het stuifmeel op de stempels groot is. De lading stuifmeel op het lijf zal zelden een beperkende factor zijn omdat de gemiddelde lading stuifmeel die meegedragen wordt,

Tabel 1 Gedragskenmerken van zes insectentaxa als bestuivers van duifkruid zijn gerangschikt. Een 1 betekent dat het taxon voor dit gedragskenmerk het beste scoort van alle zes onderzochte taxa, een 6 betekent de slechtste score.

Tabel 1 Comparison of behavioural characteristics of six important taxa of visitors of *Scabiosa columbaria*. The marks 1-6 indicate their significance for cross pollination: 1 indicates the best performance, 6 the worst.

insectentaxon	zuiverheid van de stuifmeel-lading op het lijf purity of pollen body load	vliegafstand tussen twee bezoeken flight distances between two visits	aantal duifkruidstuifmeelkorrels op stempels gedeponeerd per tijdseenheid number of <i>S. columbaria</i> pollen per time deposited
pluimvoetbij vrouw <i>D. argentata</i> female	1	3	1
pluimvoetbij man <i>Dasygaster argentata</i> male	2	2	2
vlinder Lepidoptera	4	1	6
grote zweefvlieg Syrphidae (big)	5	4	3
honingbij <i>Apis mellifera</i>	3	6	4
hommel <i>Bombus</i> spp.	6	5	5

afgezien van de korrels tussen de haren van de achterste poten, heel groot is: 4300-6000 duifkruidkorrels (M.M. Kwak persoonlijke observaties). De zuiverheid van de lading op het lijf is bij deze specialistische pluimvoetbijen hoog maar de lading is niet altijd absoluut zuiver, vrouwtjes 84-100% en mannetjes 51-67% duifkruidstuifmeel.

Honingbijen, hommels en zweefvliegen komen wat hun bestuivingefficiëntie betreft dicht bij elkaar. Een verschil kan zijn dat zweefvliegen gemakkelijker van plek naar plek vliegen dan hommels en honingbijen omdat die soorten altijd weer terug moeten naar hun kolonie. Ook uit andere onderzoeken komt naar voren dat de honingbij meestal een gemiddelde bestuiver is (Kwak 1980, Sugden 1986, Herrera 1987, Westerkamp 1991, Willmer et al. 1994, Roubik 1996), maar dankzij de grote aantallen wel verantwoordelijk is voor de meeste bestuivingen (Sugden 1986, Herrera 1989). Een nadeel van zweefvliegen en hommels als bestuivers van duifkruid is dat ze veel soortvreemd stuifmeel meedragen en deponeren en dus minder duifkruidstuifmeel, respectievelijk 15-37% en 0,5-51% duifkruidstuifmeel. Bij honingbijen is dit minder het geval (71-100% duifkruidstuifmeel). Olesen & Warncke (1989a) melden dat zweefvliegen 24-25% soortvreemd stuifmeel bij zich hadden en vlinders (*Zygaena trifolii* Esper, een dagactieve nachtvlinder die ook op duifkruid is waargenomen) zelfs 92%. Veel is er niet bekend over de bloemtrouw van zweefvliegen. Goulson & Wright (1998) stelden een duidelijke bloemtrouw vast voor twee op stuifmeel foeragerende zweefvliegsoorten in een gemengde plantenpopulatie van twee steenbreeksoorten. Overstapjes tussen de soorten werden zelden waargenomen (McGuire & Armbruster 1991). Hunneman et al. (2004) zagen dat zweefvliegsoorten die blauwe knoop (*Succisa pratensis*) bezochten, een familielid van duifkruid, bloemtrouw waren zolang als ze waargenomen konden worden maar dat ze gedurende de dag wel van plantensoort wisselden wat te zien was aan de onzuiverheid van de stuifmeellading op het lichaam.

Hommels, die beschouwd worden als behoorlijk bloemtrouwe bezoekers (Heinrich 1979), hadden stuifmeelladingen op het lijf die maar weinig duifkruidmateriaal bevatten, 0,5-11%; dit is minder dan bij zweefvliegen gevonden werd. Sommige individuen waren mannetjes die misschien minder bloemtrouw zijn dan werksters, maar juist ook werksters droegen slechts 0,5% duifkruidstuifmeel. De zuiverheid van stuifmeelladingen op hommels die andere plantensoorten bezochten bedroeg 72-92% (Petanidou et al. 1995a) en 93% (Petanidou et al. 1995b). Zowel in

natuurlijke als proeftuinpopulaties hebben we geen hommels-werksters gezien die stuifmeel van duifkruid verzamelden in de korfjes, dus de werksters waren uit op nectar.

Vlinders hebben een opvallend gedragskenmerk: ze vliegen de langste afstanden tussen twee bloembezoeken, maar het aantal stuifmeelkorrels dat ze tijdens het bezoek afzetten is zeer beperkt vergeleken met de andere insectentaxa. Schmitt (1980), Herrera (1987) en Olesen & Warncke (1989b) concludeerden dat vlinders belangrijk zijn als lange-afstandsverspreiders van stuifmeel. Een enkele lange vlucht met stuifmeeldepositie kan een groot effect hebben op de toename van uitwisseling van verschillende genetische herkomst (Schmitt 1980, Olesen & Warncke 1989b).

Geen van de insectensoorten heeft het hele bloemhoofdje in een keer bestoven. Afhankelijk van de insectensoort is dit te wijten aan een kleine stuifmeellading, een slecht contact met de stempels of een korte verblijftijd op het bloemhoofdje. Het bloemhoofdje moet dus meerdere malen bezocht worden zowel in de mannelijke als vrouwelijke bloeifase. Om alle bloemen van een hoofdje op de meest gunstige tijd (een grootte van 50 bloemen per hoofdje wordt aangenomen in dit rekenvoorbeeld) zaad te laten zetten moeten hommels in Nederlandse populaties tenminste drie keer 's middags langs geweest zijn of vlinders 's morgens ten minste 500 keer. Voor Franse populaties zou het betekenen dat mannetjes van de pluimvoetbij 's morgens drie keer of vrouwtjes 's middags 125 keer het vrouwelijke hoofdje bezocht hebben. De waargenomen hoeveelheid bloembezoek in Nederlandse populaties bedroeg 2-95 per hoofdje (een foerageerdag van 6 uur aanhoudend, M.M. Kwak persoonlijke observaties). De verhouding tussen mannelijke en vrouwelijke hoofdjes verandert gedurende de dag, gemiddeld is 20% vrouwelijk. Dat betekent dat de bezoekdruk ten minste vijf keer hoger moet zijn om de vrouwelijke hoofdjes voldoende bestoven te krijgen. Voor Nederlandse populaties zou dit een bezoekdruk van 14,5 bezoeken per hoofdje per dag betekenen. In Nederlandse populaties is een bezoekdruk per hoofdje per dag van maximaal 95 bezoeken gedurende 6 uur waargenomen. In Franse populaties met pluimvoetbijen als bezoekers is een bezoekdruk van 14,5-625 (alleen vrouwtjes) nodig om alle vrouwelijke hoofdjes bestoven te krijgen. Dit laatste getal, 625, is wel erg hoog; het betekent dat een hoofdje elke minuut 1,5 bezoek ontvangt bij een foerageerdag van 6 uur. In werkelijkheid is een bezoekdruk van 22-34 bezoeken per hoofdje per dag in Frankrijk vastgesteld. Duifkruid wordt niet alleen door vrouwtjes

pluimvoetbij intensief bezocht maar ook de mannetjes blijken een belangrijke rol te vervullen bij de bestuiving.

Elke populatie heeft zijn eigen samenstelling aan insectensoorten. De bestuivingefficiëntie van al deze insecten bepaalt of een populatie goed zaad zal zetten. Wat er op de stempels terecht komt, is het resultaat van alle bloembezoekers samen. Voor duifkruid verschilt de samenstelling aan stuifmeel op de stempels enorm afhankelijk van welke insectensoort de belangrijkste bezoeker is. Het maakt dus wel degelijk uit door welk insect de bloem bezocht wordt. Bij het rapunzelklokje (*Campanula rapunculus*) met de grote klokjesbij, *Chelostoma rapunculi* (Lepeletier) als enige bestuiver (specialist), was 99% van het stuifmeel op de stempel inderdaad van het rapunzelklokje (Schlindwein et al. 2005).

Naar aanleiding van de verschillende observaties kan een volgorde bepaald worden van beste naar minst goede bestuiver van duifkruid (als individu). De beste bestuiver is de pluimvoetbij, daaropvolgend en ongeveer gelijkwaardig zijn de honingbij en zweefvliegen. Hommels zijn op duifkruid geen goede bestuivers. Vlinders zijn ook geen geweldige bestuivers hoewel ze als individu opvallen. Kleine vliegen dragen erg weinig bij aan de bestuiving van duifkruid. Voor de bestuiving van de populatie als geheel is ook het aantal individuen per soort belangrijk; in een aantal gevallen, ook bij enkele duifkruidpopulaties, worden

honingbijen dan belangrijker omdat zij met grote aantallen aanwezig zijn (Sugden 1986, Richardson 2004).

Duifkruid is een prachtige plantensoort met veel soorten bezoekers. Iedere geïnteresseerde kan bovenstaande waarnemingen verrichten; je hebt niet meer nodig dan een loep, notitiemateriaal en een stopwatch. Beemd-kroon en blauwe knoop, twee soorten uit dezelfde familie, hebben dezelfde eigenschappen waardoor zij zich ook goed lenen voor bestuivingsonderzoek.

Dankwoord

Bij de start van het onderzoek hebben twee personen mij geholpen, Kasper Reinink en Rob van Treuren, waarvoor mijn dank. Een aantal personen heeft zich zeer verdienstelijk gemaakt in het verzamelen van gegevens. Daarvoor wil ik bedanken: Odilia Velterop, Wim Ozinga, Liesbeth Bakker, Siny ter Borg, Evelien Steingröver, Joop Smittenberg, Iris Smittenberg, Marije Smittenberg, Tineke Schwab-Vos, Marjon Wilmering en studenten van de cursus algemene oecologie van de RUG in september 1996 en 1999. Verschillende natuurbeschermingsinstanties hebben toegang verleend om populaties te onderzoeken. De planten op de proeftuin Haren waren in goede handen bij Sieze Nijdam, Jacob Hogendorf en Willem van Hal.

Literatuur

- Aizen MA 2001. Flower sex ratio, pollinator abundance and the seasonal pollination dynamics of a protandrous plant. *Ecology* 82: 127-144.
- Anstett MC, Hossaert-McKey M & Kjellberg F 1997. Figs and fig pollinators: evolutionary conflicts in a coevolved mutualism. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 94-99.
- Ashman T-L & Stanton M 1991. Seasonal variation in pollination dynamics of sexually dimorphic *Sidalcea oregana* ssp. *spicata* (Malvaceae). *Ecology* 72: 993-1003.
- Beattie AJ 1972. A technique for the study of insect-borne pollen. *Pan-Pacific Entomologist* 47: 82.
- Blionis GJ & Vokou D 2001. Pollination ecology of *Campanula* species on Mt Olympos, Greece. *Ecography* 24: 287-297.
- Cane JH & Payne JA 1988. Foraging ecology of the bee *Habropoda laboriosa* (Hymenoptera: Anthophoridae), an oligolege of blueberries (Ericaceae: *Vaccinium*) in the southeastern United States. *Annals Entomological Society America* 81:419-427.
- Cruden RW 1972. Pollination biology of *Nemophila menziesii* (Hydrophyllaceae) with comments on the evolution of oligolectic bees. *Evolution* 26: 373-389.
- Ellstrand NC & Elam DR 1993. Population genetic consequences of small population sizes: Implications for plant conservation. *Annual Review Ecology and Systematics* 24: 217-242.
- Fishbein M & Venable DL 1996. Diversity and temporal change in the effective pollinators of *Asclepias tuberosa*. *Ecology* 77: 1061-1073.
- Goulson D & Wright NP 1998. Flower constancy in the hoverflies *Episyrphus balteatus* (Dedeer) and *Syrphus ribesii* (L.) (Syrphidae). *Behavioral Ecology* 9: 213-219.
- Heinrich B 1979. Bumblebee economics. Harvard University Press.
- Herrera CM 1987. Components of pollinator "quality": Comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos* 50: 79-90.
- Herrera CM 1989. Pollinator abundance, morphology, and flower visitation rate: analysis of the "quantity" component in a plant pollinator system. *Oecologia* 80: 241-248.
- Herrera CM 1990 Daily patterns of pollinator activity, differential pollinating effectiveness, and floral resource availability, in a summer-flowering Mediterranean shrub. *Oikos* 58: 277-288.
- Herrera CM 1995. Microclimate and individual variation in pollinators: Flowering plants are more than their flowers. *Ecology* 76: 1516-1524.
- Herrera CM 1996 Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: A devil's advocate approach. In: *Floral Biology: Studies in Animal-pollinated Plants* (Lloyd DG & Barrett SCH eds): 65-87. Chapman and Hall.
- Hoffmann F 2005 Biodiversity and pollination. Flowering plants and flower-visiting insects in agricultural and semi-natural landscapes. Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen.
- Hunneman H, Hoffmann F & Kwak MM 2004. The importance of syrphid flies as pollinators of *Succisa pratensis* (Dipsacaceae). *Proceedings of the Netherland Entomological Society NEV Amsterdam* 15: 53-58.
- Kandori I 2002. Diverse visitors with various pollinator importance and temporal change in the important pollinators of *Geranium thunbergii* (Geraniaceae). *Ecological Research* 17: 283-294.
- Kwak MM 1980. The pollination value of honeybees to the bumblebee plant *Rhinanthus*. *Acta Botanica Neerlandica* 29: 597-603.
- Kwak MM & Velterop O 1997. Flower visitation by generalists and specialists: analysis of pollinator quality. *Proceedings of the Netherland Entomological Society NEV Amsterdam* 8: 85-89.
- Larsson M 2005. Higher pollinator effectiveness by specialist than generalist flower-visitors of unspecialized *Knautia arvensis* (Dipsacaceae). *Oecologia* 146: 394-403.
- McGuire AD & Armbruster WS 1991. An experimental test for reproductive interactions between two sequentially blooming *Saxifraga* species (Saxifrageaceae). *American Journal of Botany* 78: 214-219.
- Memrott J 1999. The structure of a plant-pollinator food web. *Ecology Letters* 2: 276-280.
- Motten AF, Campbell DR, Alexander DA & Miller HL 1981. Pollination effectiveness of specialist and generalist visitors to a North Carolina population of *Claytonia virginica*. *Ecology* 62: 1278-1287.
- Olesen JM & Warncke E 1989a Predation and potential transfer of pollen in a population of *Saxifraga hirculus*. *Holarctic Ecology* 12: 87-95.
- Olesen JM & Warncke E 1989b Temporal changes in pollen flow and neighbourhood structure in a population of *Saxifraga hirculus* L. *Oecologia* 79: 205-211.
- Ouborg NJ 1993. On the relative contribution of genetic erosion to the chance of population extinction. Proefschrift Rijksuniversiteit Utrecht.
- Petanidou T, Den Nijs HCM & Oostermeijer JGB 1995a. Pollination ecology and constraints on seed set of the rare perennial *Gentiana cruciata* L. in The Netherlands. *Acta Botanica Neerlandica* 44: 55-74.
- Petanidou T, Den Nijs HCM, Oostermeijer JGB & Ellis-Adam AC 1995b. Pollination ecology and patch-dependent reproductive success of the rare perennial *Gentiana pneumonanthe* L. *New Phytologist* 129: 155-163.
- Ramsey MW 1988. Differences in pollinator effectiveness of birds and insects visiting *Banksia menziesii* (Proteaceae). *Oecologia* 76: 119-124.
- Richardson SA 2004. Benefits and costs of floral visitors to *Chilopsis linearis*: pollen deposition and stigma closure. *Oikos* 107: 363-375.
- Roubik DW 1996. Measuring the meaning of honey bees. In: *The Conservation of Bees* (Mattheson A, Buchmann SL, O'Toole C, Westrich P & Williams IH: eds.) The

- Linnean Society of London and The International Bee Research Association. Academic Press.
- Schindwein C, Wittmann D, Martins CF, Hamm A, Siqueira JA, Schiffler D & Machado IC 2005. Pollination of *Campanula rapunculus* L. (Campanulaceae): How much pollen flows into pollination and into reproduction of oligolectic pollinators? *Plant Systematics and Ecology* 250: 147-156.
- Schmitt J 1980. Pollinator foraging behaviour and gene dispersal in *Senecio* (Compositae). *Evolution* 34: 934-943.
- Stanghellini M, Ambrose JT & Schultheis JR 2002. Diurnal activity, floral visitation and pollen deposition by honey bee and bumble bees on field-grown cucumber and water melon. *Journal of Apicultural Research* 40: 27-34.
- Stanton M, Young HJ, Ellstrand NC & Clegg JM 1991. Consequences of floral variation for male and female reproduction in experimental populations of wild radish, *Raphanus sativus* L. *Evolution* 45: 268-280.
- Strickler K 1979. Specialization and foraging efficiency of solitary bees. *Ecology* 60:988-1009.
- Sugden EA 1986. Anthecology and pollinator efficacy of *Styrax officinalis* subsp. *redivivum* (Styracaceae). *American Journal of Botany* 73: 919-930.
- Thomson JD & Goodell K 2001. Pollen removal and deposition by honeybee and bumblebee visitors to apple and almond flowers. *Journal of applied Ecology* 38: 1032-1044.
- Thøstesen AM & Olesen JM 1996. Pollen removal and deposition by specialist and generalist bumblebees in *Aconitum septentrionale*. *Oikos* 77: 77-84.
- Velterop O 2000. Effects of fragmentation on pollen and gene flow in insect-pollinated plant populations. Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen.
- Waser NM 1982. A comparison of distances flown by different visitors to flowers of the same species. *Oecologia* 55: 251-257.
- Waser NM & Price MV 1990. Pollination efficiency and effectiveness of bumblebees and hummingbirds visiting *Delphinium nelsonii*. *Collectanea Botanica* (Barcelona) 19: 9-20.
- Waser NM, Chittka L, Price MV, Williams NM & Ollerton J 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.
- Wcislo WT & Cane JH 1996. Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. *Annual Review of Entomology* 41: 257-286.
- Westerkamp C 1991. Honeybees are poor pollinators- Why? *Plant Systematics and Evolution* 177: 71-75.
- Willmer PG, Bataw AAM & Hughes JP 1994. The superiority of bumblebees to honeybees as pollinators: insect visits to raspberry flowers. *Ecological Entomology* 19: 271-284.
- Wilson P & Thomson JD 1991. Heterogeneity among floral visitors leads to discordance between removal and deposition of pollen. *Ecology* 72: 1503-1507.

Summary

Generalists en specialist on small scabious (*Scabiosa columbaria*): which insect pollinates when and as the best?

Many plant species are visited by a variety of insect species, each with its own pollination efficiency. Plant pollination is the overall result of all visiting insects but the insect's effectiveness may influence the quality of pollination (number of pollen deposited, purity of pollen depositions and chance of cross pollination). Specialist pollinators are expected to refine their plant choice to one or a few plant species with the consequence that their body load may be rather pure but they do not consequently deposit most pollen grains. The unspecialized plant species *Scabiosa columbaria* (small scabious, Dipsacaceae) offers the opportunity to analyze the contributions to pollination of both generalist and specialist insect species in the core (France) and more to edge of its distribution (The Netherlands). Several behavioral characteristics were considered as most important for the quality of pollination: size and purity of the pollen body load, flight distance between two visits, number of *Scabiosa* pollen deposited per head and per stigma per second. *Dasypoda argentata* (a specialist bee species, males and females) scored high for most of the characteristics. The other insect groups (syrphids, honeybee, bumblebees and butterflies) were more moderate to poor pollinators. Butterflies scored only high for flight distances but not for the other variables. No insect species pollinated the head completely during a single visit. Small flies (*Siphona geniculata*) were very poor pollinators. All insect taxa contributed to the pollination of *S. columbaria* but they differed largely in various aspects of the quality of pollination. During the morning most pollen grains per stigma per second were deposited. Differences between data collected during the morning and afternoon were pronounced so it is emphasized to collect comparable data within a short time period.



Manja M. Kwak

voormalig medewerker Rijksuniversiteit Groningen

Community and Conservation Ecology Group

Nijenborgh 7

9747 AG Groningen

M.M.Kwak@pl.hanze.nl