

De ene schermbloem is de andere niet

WILLEM N. ELLIS & ALBERTINE C. ELLIS-ADAM

ELLIS, W. N. & A. C. ELLIS-ADAM, 1994. UMBELS ARE NOT ALIKE. – *ENT. BER., AMST.* 54 (10): 191-199.

Abstract: Within northwestern Europe the plant family Umbelliferae is visited by a large number of insects, both when expressed as the simple number of visitor species (V) and as the share a plant species occupies of the niche width of a visiting insect species (s), summed over all its visitors (S). Visitors are mainly allotropous and hemitropous insects, but the proportions of these categories differ significantly over the plant species. This cannot be explained by a differential preference of Syrphidae (which is in terms of number of visiting species the single major visitor group): although syrphids are unevenly distributed over the plant species, the distribution of allotropous and hemitropous insects over the plants remains significantly different when Syrphidae are left out. This is true both in terms of V and associated values of s . A suggestion in literature that Umbelliferae are predominantly visited by Eristalini (Syrphidae) is rejected as far as number of relations between insect species and plant species are concerned; Eristalini occur on a relatively wide range of plants, hence are relatively underrepresented on Umbelliferae. Attention is drawn to the opportunities for comparative analysis offered by the rapidly expanding *Heracleum mantegazzianum*, the giant hogwood. Only little is known of its anthophilous fauna, while its congener, *H. sphondylium* is, in terms of V and to a lesser degree S , the most popular plant of our region.

Keywords: anthophilous fauna, Eristalini, flower visitors, *Heracleum*, northwestern Europe, Syrphidae, Umbelliferae.

W. N. Ellis, Instituut voor Systematiek en Populatiebiologie, afd. Entomologie, Plantage Middenlaan 64, 1018 DH Amsterdam.

A. C. Ellis-Adam, Hugo de Vries Laboratorium, Kruislaan 318, 1098 SM Amsterdam.

Inleiding

Voor veel insektenverzamelaars is een schermbloem een soort cafetaria, waar alles wat men zou kunnen willen hebben staat uitgestald; de aantallen en de verscheidenheid van insekten zijn zo groot dat het voor de hand ligt om te veronderstellen dat de bloembezoekende fauna van schermbloemen niet veel zal afwijken van een dwarsdoorsnede van de gehele lokale (adulte) insektenfauna. De geheel open bouw van de bloemen en de bloeiwijzen maken inderdaad dat er niet veel specialisatie nodig is om een nectarstop op een schermbloem te maken.

Bloembezoekende insekten verschillen sterk in de mate van aanpassing van hun lichaamsbouw en gedrag aan de exploitatie van wat bloemen te bieden hebben. Bij de zogenaamde eutrope insekten zijn lichaamsbouw en gedrag van het imago sterk gedomineerd door dergelijke aanpassingen; hemitrope insekten vertonen dergelijke aanpassingen in veel geringer mate, en allotrope insekten zijn eigenlijk alleen in hun gedrag van niet-bloem-

bezoekende insekten te onderscheiden. Eutrope insekten zijn de Apoidea (= Apidae s.l.) en de Lepidoptera. Syrphidae, brachycere Diptera en de bloembezoekende kevers vormen tesamen de hemitrope groep, en wat overschiet wordt ondergebracht bij de allotrope bloembezoekers: Hymenoptera (zonder de Apoidea), Diptera (zonder Brachycera en Syrphidae). Deze driedeling, die een eeuw geleden op min of meer intuïtieve wijze tot stand kwam, werd door een recente analyse van de Noordwesteuropese bloembezoekende fauna bevestigd (Ellis & Ellis-Adam, 1993). (Conopidae zijn een beetje een geval apart, omdat ze op grond van hun bouw en gedrag tot de hemitrope insekten moeten worden gerekend, maar horen tot een hogere systematische eenheid, de Acalyptrata, die als geheel duidelijk allotroop is).

Bloemen van hun kant verschillen sterk in de wijze waarop ze ingericht zijn. Plantenfamilies als Scrophulariaceae en Labiatae zijn door hun diepe bloemen, waarvan de nectar moeilijk te bereiken is, hoofdzakelijk gebouwd op

bezoek door eutrope insekten; families als Rosaceae en Ranunculaceae lijken op grond van hun bloembouw hoofdzakelijk ingericht op bezoek door hemitrope insekten, en Umbelliferae, de schermbloemen tenslotte, hebben hun nectar en pollen zo vrij toegankelijk dat ook de allotrope insekten die kunnen bereiken.

Bezoekersaantallen, s en S

Van 57 soorten umbelliferen hebben wij bloembiologische gegevens in CrypTra, onze op literatuurgegevens gebaseerde database van relaties tussen de Noordwesteuropese cryptobiota en flora (zie Ellis & Ellis-Adam, 1992, 1993 voor een nadere beschrijving van CrypTra, en Koomen & Van Tol, 1993, voor het begrip cryptobiota).

Op grond van de gegevens in deze database kunnen we een aantal resultaten presenteren omtrent het bezoek aan schermbloemen. Een probleem daarbij is dat veel auteurs het niet de moeite waard vinden om de waardplant nauwkeurig te benoemen. Een vermelding "op *Anthriscus*" is vaak al mooi, maar minder precies dan het lijkt omdat er in onze streken drie *Anthriscus*-soorten voorkomen. Wanneer het onderzoek zich concentreert op plantensoorten (en niet op geslachten), moeten dergelijke waarnemingen dus buiten beschouwingen worden gelaten. Met "relatie" wordt hieronder bedoeld een betrekking tussen een insektensoort en een plantensoort; een relatie is gebaseerd op tenminste één vermelding in de literatuur van een bloembezoek. Het aantal insekt-plant-relaties waarover we kunnen beschikken bedraagt voor bloembezoekers thans een kleine 32000 (voor umbelliferen 3369).

Het ligt voor de hand de relaties in een gebied te beschrijven aan de hand van het aantal waargenomen bezoekerssoorten per plantensoort. Dat getal (V) heeft echter het bezwaar dat het waarnemingen samenneemt over zowel ongespecialiseerde bezoekers, die een groot aantal plantensoorten bezoeken, als insekten die slechts een beperkt aantal planten aandoen. Om die reden berekenen wij tevens de sterkte van de relatie (s), als de verhouding

van de "binding" (een getal dat een schatting geeft van talrijkheid waarin, volgens de literatuur, het insekt op de plant wordt waargenomen), en de som van die waarden over alle planten waarop dat insekt is gezien. Een bezoeker, die op bijv. 12 plantensoorten (even talrijk) is aangetroffen, scoort voor elk van deze relaties dus $s = 1/12$. Dit getal is een ruwe maat voor de betekenis die een plant voor het insekt heeft. De waarde van s loopt uiteen van 1,0 voor een soort die op slechts één plantensoort voorkomt tot een zeer laag getal (0,0017, voor de honingbij die van ca. 600 planten wordt vermeld). Een en ander wordt uitvoeriger besproken in Ellis & Ellis-Adam (1993).

De s -waarden van alle relaties van één plantensoort met zijn verschillende bezoekers geven, bij elkaar opgeteld, een beeld van het belang van die plant voor de bloembezoekende fauna als geheel; zo'n gesommeerde s -waarde noemen we S . Wanneer een plantensoort uit de flora zou verdwijnen vervalt daarmee een stuk van het dragend vermogen van de flora, dat in omvang evenredig is met de waarde van S . Insekten die met deze soort een s van dichtbij 1,0 hebben sterven meteen uit, omdat hun enige, of belangrijkste, waardplant verdwijnt. Andere insekten kunnen aanwezig blijven, althans voorlopig, doordat ze de overblijvende soorten van hun waardplantlijst intensiever gaan exploiteren. Daardoor zullen echter de concurrentieverhoudingen zodanig anders komen te liggen dat toch op termijn insektensoorten verdrongen zullen worden. Bij deze benadering wordt verondersteld dat ons beeld van de voorkeuren van de bloembezoekende insekten compleet is, en dat het verlies van de plantensoort niet wordt gecompenseerd door een uitbreiding van andere plantensoorten. Het eerste is alleen bij benadering het geval: de literatuur-gegevens zijn incompleet, niet altijd even betrouwbaar, en geven onvoldoende kwantitatieve informatie. Er is echter geen andere weg om een dergelijk breed beeld van de relatie van flora en fauna te verkrijgen. De tweede aanname lijkt min of meer gewettigd, althans voor de situatie in noordwest Europa, waar het oppervlak aan natuurterreinen voortdurend afneemt. Een derde

Tabel 1. Gemiddelde waarden, over alle umbelliferen-soorten in de database, van het aantal soorten bezoekers (V), en de S-waarden, beide uitgesplitst over de drie categorieën van bloembezoekers. [Average values, over all NW European Umbelliferae of which we have data in our database, of the number of visiting insect species (V) and the S-value, both segregated into alloptropous, hemitropous, and eutropous insects. S is the sum per plant species of the value s, which in turn is the following ratio: (degree of abundance of an insect species on a plant species) / (the sum of this value over all plant species visited by the insects species)].

	V	S
eutrope insekten	13,8	0,9
allotrope insekten	21,1	8,1
hemitrope insekten	25,3	2,8
(Syrphidae	19,1	1,2)
(overige hemitrope insekten	6,2	1,6)
Totaal	60,2	13,3

aanname is natuurlijk dat alle bloembezoekende insektensoorten sterk afhankelijk zijn van dat bloembezoek, dat is voor veel soorten onbekend.

Bezoekers van schermbloemen

In de praktijk is de correlatie tussen bloembouw en type bezoeker weliswaar minder eenvoudig dan hierboven werd geschetst (Ellis & Ellis-Adam, 1993), maar speciaal met betrekking tot de schermbloemen kan worden geconcludeerd dat de bezoekers van deze planten voor het overgrote deel worden gerecruteerd uit de hemi- en allotrope insekten, en dat eutrope insektensoorten daarop sterk in de minderheid zijn. Tabel 1 illustreert dit aan de hand van de gemiddelde waarden.

Dat er op schermbloemen, naast allotrope, ook veel hemitrope insekten voorkomen is op zichzelf niet bevreemdend: zij kunnen weliswaar minder toegankelijke nectar bereiken, maar op zichzelf is er weinig dat ze weerhoudt ook de zeer toegankelijke nectarbronnen aan te doen. Veeleer is het verwonderlijk dat eutrope insekten schermbloemen zo relatief weinig aandoen. Voor wat de Rhopalocera betreft kan worden verondersteld dat hun roltong eenvoudig te lang is om een nectarbron op "tars-

niveau" af te tappen, maar binnen de overige Lepidoptera en de Apoidea vinden we zo'n grote verscheidenheid in lichaamsmaten en mate van opportunisme dat deze verklaring niet goed opgaat. Toch is het zo dat, met uitzondering van de Colletidae, het aantal bijensoorten op schermbloemen relatief gering is, en vrijwel volledig beperkt is tot de kort-tongige vormen.

Ook al is het aantal insekten dat is waargenomen op de minder gewone umbelliferen niet altijd even groot, toch blijkt uit onze gegevens dat het aantal bezoekers van schermbloemen vergeleken met andere plantenfamilies zeer hoog is (Andrews, 1953). De kroon wordt gespannen door de gewone bereklauw (*Hera-cleum sphondylium* L.), waarvan 480 insekten soorten als bezoekers zijn vermeld (tabel 2); S voor deze plant bedraagt 110,2. De bereklauw is daarmee, althans wat zijn bezoekersaantal betreft, de "populairste" plant van de Noordwesteuropese flora. Ter vergelijking: de bezoekersaantallen (en tussen haakjes de waarde van S) voor de vier andere meest aantrekkelijke schermbloemen zijn: wilde peen (*Daucus carota* L.): 376 (110,4), zevenblad (*Aegopodium podagraria* L.): 330 (55,1), fluitekruid (*Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffmann): 302 (56,2) en gewone engelwortel (*Angelica sylvestris* L.): 256 (57,5).

Het totaal van die S-waarden voor de bovengenoemde "grote vijf" bedraagt niet minder dan 389,4, voor alles bijeen 995 bezoeker-soorten. Dat illustreert het cruciale belang dat deze planten hebben voor het bestaan van onze bloembezoekende insektenfauna.

Aan de andere kant is van heelkruid (*San-icula europaea* L.) slechts een enkele bezoeker bekend (een zweefvlieg, een *Empis* en twee bijen), wat kan samenhangen met de kleinheid van de schermen, maar ook met het feit dat de kroon hier sterk gesloten is, en, in tegenstel-ling tot wat gewoon is bij umbelliferen, de nectar daardoor relatief ontoegankelijk (Mac Leod, 1894). Ook de naaldekervel (*Scandix pecten-veneris* L.) staat wat apart, omdat deze plant zelfbestuivend is en geen nectar maakt (Koul et al., 1993; Schulz, 1890); slechts vijf soorten zijn ons als bezoekers bekend.

Tabel 2. Samenstelling van de bezoekersfauna van de gewone bereklauw (*Heracleum sphondylium* L.). [Composition of the visiting fauna of hogwood].

eutrope insekten		hemitrope insekten		allotrope insekten	
Hymenoptera Apoidea		Diptera Aschiza		Diptera Acalyptra	
Andrenidae	27	Syrphidae	132	Sepsidae	10
Halictidae	19			ov. Acalyptrata (6 fam.)	8
Colletidae	14	Diptera Brachycera		Diptera Calyptrata	
ov. Apoidea (3 fam.)	11	Empididae	10	Muscidae	26
		ov. Brachycera (5 fam.)	8	Calliphoridae	10
Lepidoptera		Diptera Acalyptrata		Tachinidae	10
Nymphalidae	10	Conopidae	5	Anthomyidae	6
Lycaenidae	6			ov. Calyptrata (3 fam.)	11
ov. Lepidoptera (6 fam.)	10	Coleoptera			
		Cerambycidae	9	ov. Diptera (4 fam.)	7
		ov. Coleoptera (12 fam.)	25		
				Hymenoptera Aculeata	
				Sphecidae	14
				Vespidae	5
				ov. Aculeata (3 fam.)	12
				Hymenoptera Parasitica	
				Ichneumonidae	16
				Eulophidae	15
				Pteromalidae	13
				ov. Parasitica (4 fam.)	7
				Hymenoptera Symphyta	
				Tenthredinidae	10
				ov. Symphyta (2 fam.)	7
				ov. insekten (3 fam.)	6
Totaal		97		189	
				194	

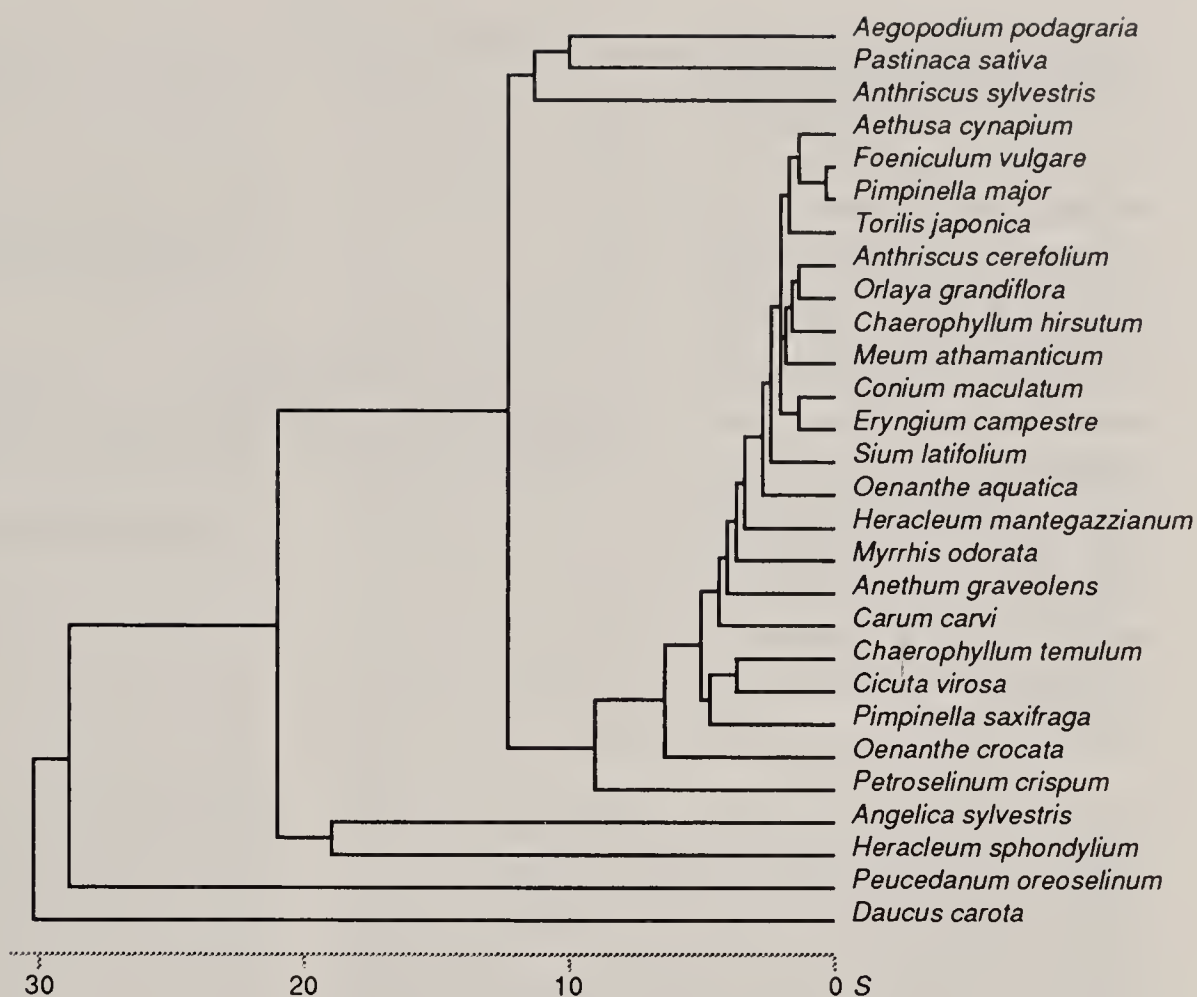
Figuur 1 laat een ordinatie zien van de voornaamste umbelliferensoorten, op basis van hun betekenis voor de belangrijkste insektenfamilies. De overeenstemming tussen fluitekruid en zevenblad sluit goed aan bij hun oecologie: beide bloeien vrij vroeg en zijn min of meer schaduw-tolerant. Gewone engelwortel en gewone bereklauw bloeien later en zijn meer planten van open terreinen, al staat gewone engelwortel gewoonlijk op vochtiger standplaatsen. Verrassend is de geïsoleerde plaats die aan de wilde peen wordt toebedeeld. Opmerkelijk is ook dat de geelbloeiende soorten: pastinaak (*Pastinaca sativa* L.), venkel (*Foeniculum vulgare* Miller) en peterselie (*Petroselinum crispum* (Miller) A. W. Hill) geen blok vormen, en dat pastinaak zelfs gegroepeerd staat bij fluitekruid en zevenblad.

Ook Jervis et al. (1993) vonden grote ver-

schillen in de aantrekkelijkheid van soorten schermbloemen voor parasitaire Hymenoptera. Dat heeft een praktische kant, want veel Parasitica die als plaagregulators optreden hebben nectar en/of pollen nodig, onder meer voor de eirijping. Evenzo geldt voor zweefvliegen, waarvan veel soorten van belang zijn als bladluisbestrijders, dat een pollen-rijk dieet noodzakelijk is voor de ontwikkeling van de gonaden (Nengel & Drescher, 1991; Schneider, 1969; Stürken, 1964).

Opmerkelijk is dat de 57 umbelliferen-soorten onderling niet slechts sterk verschillen in het aantal bezoekende insektensoorten, maar ook in de verhouding tussen hemi- en allotrope soorten daaronder, en in de betekenis die ze voor deze twee categorieën hebben (fig. 2). Sommige soorten, zoals fluitekruid, spelen

Fig. 1. Ordinatatie van de plantensoorten met een waarden van $S > 2$, op basis van de bijdragen aan S van de 100 (van de 128) meest bijdragende insectenfamilies (UPGMA, Euclidische afstanden; nomenclatuur van de plantennamen volgens Tutin et al., 1968). [Ordination of the plants with $S > 2$, on the basis of the contributions to S of the 100 (out of 128) insect families with the highest contribution].



een veel groter rol voor hemitrope insecten dan voor allotrope; bij andere, zoals gewone engelwortel, is het juist andersom. De eutrope bezoekers blijken eveneens niet gelijkmatig verdeeld te zijn, zodat de verdeling van de drie categorieën over de umbelliferensoorten sterk heterogeen is; deze heterogeniteit is zeer significant¹. Ook wanneer, in plaats van V , de S -waarden per categorie worden berekend blijken de drie insecten-categorieën significant heterogeen over de plantensoorten te zijn verdeeld².

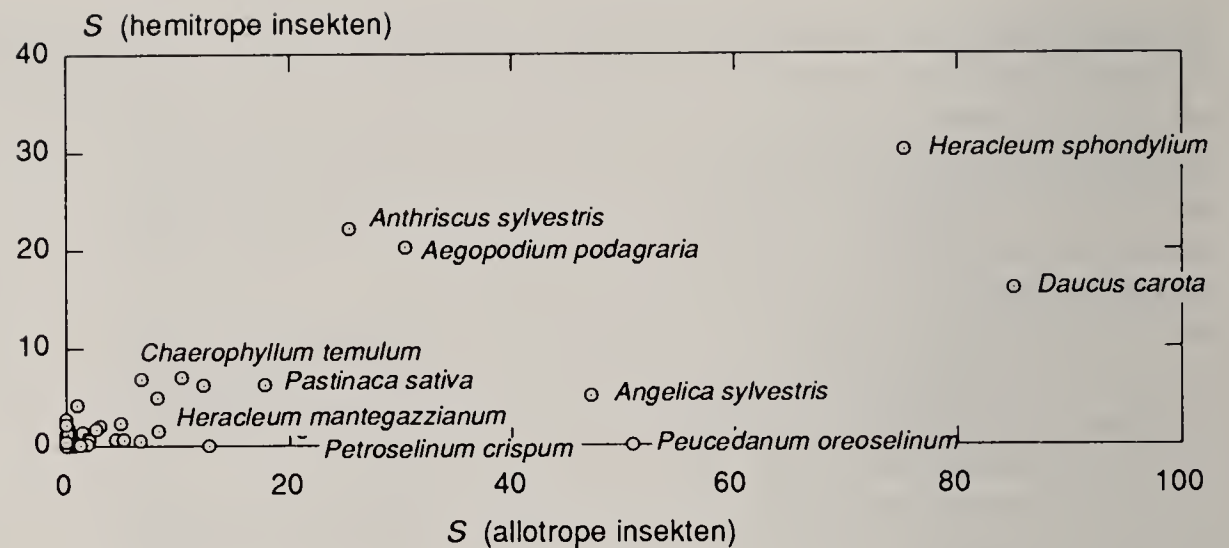
Op het eerste gezicht lijkt de achterliggende factor te zijn dat fluitekruid en zevenblad (evenals pastinaak en dolle kervel, *Chaerophyllum temulum* L., naast nog een aantal minder bezochte schermbloemen) een ongewone aantrekkingskracht hebben op zweefvliegen, die, zoals tabel 1 laat zien, de hoofdmoot van de hemitrope insecten uitmaken. Inderdaad blijkt dat de planten significant heterogeen zijn voor de verdeling Syrphidae – niet Syrphidae (dat wil zeggen alle overige bloembezoekers tesamen); dat geldt zowel voor het bezoekersaantal als voor de S -waarden⁴. Desalniettemin kan dit niet het complete verhaal zijn, want ook als de zweefvliegen buiten beschouwing gelaten worden, blijven

de resterende bezoekers nog steeds heterogeen over de planten verdeeld⁴.

Onze resultaten zijn gebaseerd op aantallen insectensoorten die een plantensoort bezoeken; de aantallen individuen per insectensoort – voorzover die al in de literatuur worden vermeld – spelen een zeer ondergeschikte rol. Het is daarom interessant dat uit het wél kwantitatieve onderzoek van Ricciardelli d'Albore (1986) vergelijkbare verschillen tussen de plantensoorten naar voren komen; zo loopt in zijn waarnemingen het aandeel van Diptera in het aantal waargenomen bloembezoeken uiteen van 10% bij *Daucus carota* tot 45% bij *Apium graveolens* L., en speelt de honingbij geen rol van betekenis, behalve bij *Angelica archangelica* L., waar deze 17% van alle bezoeken voor zijn rekening neemt.

Verklaringen voor deze verschillen zijn moeilijk te geven. Uiteraard bestaan er tussen de planten oecologische en fenologische verschillen. Koul et al. (1993) vinden bijvoorbeeld een verschillende insectenbezetting op eenzelfde plant (wilde peen) afhankelijk van de weersgesteldheid en kleine verschillen van het bloeiseizoen. Ook Ssymank (1993) meent dat de fauna van gewone bereklauw voornamelijk een afspiegeling is van de standplaats

Fig. 2. Verdeling van de bijdragen aan S door allo- en hemitrope insecten; zevenblad, en vooral fluitekruid, scoren relatief hoog voor hemitrope bezoekers, gewone bereklauw, wilde peen en gewone engelwortel juist laag. [Distribution of the contributions to S of allotropous and hemitropous insects. *Aegopodium podagraria* and *Anthriscus sylvestris* score relatively high for hemitropous visitors, while the reverse is true for *Heracleum sphondylium*, *Daucus carota* and *Angelica sylvestris*].



en de omgeving daarvan. Niettemin is het slecht voorstelbaar hoe deze effecten van invloed kunnen zijn op de verschillen in totale insectenbezetting door drie grote groeperingen van insecten die op een geheel andere wijze zijn gedefinieerd. Het lijkt waarschijnlijk dat de verklaring moet liggen in subtiële verschillen in de architectuur van de schermen en kleur en fysiologie van de bloemen. Bell (1971) en Bell & Lindsey (1978) hebben er op gewezen dat de ogenschijnlijke uniformiteit van de umbelliferen-bloeiwijze een grote functionele verscheidenheid verbergt.

In de Oecologische Flora (Weeda et al., 1987) wordt de intrigerende opmerking gemaakt dat

vooral zweefvliegsoorten met rattestaartlarven (tribus Eristalini, cf. Barendregt, 1991) op schermbloemen zouden optreden. Dit is misschien waar in termen van abundantie, maar in termen van aantallen relaties blijkt het omgekeerde het geval te zijn (tabel 3): uit deze getallen blijkt dat het aantal relaties tussen Eristalini en Umbelliferae significant geringer is⁵. Om dit verklaren is nog een nieuwe variabele nodig, H : het aantal plantensoorten dat door een insectensoort wordt bevoogd. Een relatie wordt niet alleen gekenmerkt door s , maar ook door H van de in de relatie betrokken insectensoort. Het bovenste deel van tabel 3 geeft de gemiddelde waarden van H en s voor alle relaties waarbij zweefvliegen betrokken

Tabel 3. Aantallen relaties (N) tussen Syrphiden en planten (respectievelijk uitgesplitst in Eristalini en Syrphidae-non-Eristalini, en Umbelliferae en bloemplanten-non-Umbelliferae). Voor elk van de vier categorieën wordt ook de waarde van H en s gegeven, gemiddeld ($\pm$ standaard fout) over de N relaties. In het onderste deel van de tabel wordt hetzelfde weergegeven voor de combinaties van de vier categorieën. [Number of relations (N) between syrphids and plants (segregated into Eristalini and Syrphidae non-Eristalinae, and Umbelliferae and angiosperms non-Umbelliferae, respectively). Also given are H (number of hostplant species of an insect species) and s , averaged ($\pm$ standard error) over the number of relations. The same is given for the combinations of the four categories in the lower part of the table].

	N	H		s	
		gem.	$\pm$	gem.	$\pm$
Eristalini	1619	131,4	1,91	0,02	0,001
non-Eristalini	5050	86,0	1,21	0,06	0,002
Umbelliferae	1069	69,6	2,37	0,06	0,003
non-Umbelliferae	5600	102,2	1,20	0,04	0,001
Eristalini & Umbelliferae	225	118,8	5,15	0,03	0,004
Eristalini & non-Umbelliferae	1394	133,4	2,06	0,02	0,001
non-Eristalini & Umbelliferae	844	56,5	2,49	0,07	0,004
non-Eristalini & non-Umbelliferae	4206	91,9	1,35	0,05	0,002

zijn, opgedeeld in vier categorieën op basis van de tweedelingen: al dan niet Syrphidae-Eristalini en al dan niet bloemplanten-Umbelliferae. Zowel de gemiddelde *H* als *s* verschillen significant bij de tweedeling Eristalini $\leftrightarrow$ Syrphidae non-Eristalini en bij umbelliferen $\leftrightarrow$ bloemplanten non-umbelliferen⁶. Wanneer de twee tweedelingen worden gecombineerd tot Umbelliferae & Eristalini, non-Umbelliferae & Eristalini etc., dan blijkt *H* opnieuw significant te verschillen tussen deze vier groepen, maar de verschillen in *s* zijn niet meer significant, ook al scheelt het niet veel⁷. Deze cijfers laten zien dat de Eristalini vergeleken met de overige zweefvliegen op veel meer plantensoorten worden waargenomen, en dat het relatief geringe voorkomen op umbelliferen een uitvloeisel is van het relatief veel voorkomen andere planten.

De reusachtige onbekende

Kort voor het begin van deze eeuw is de reuzenbereklaauw zijn opmars over Europa begonnen. Volgens sommige auteurs is het niet één soort, maar een tweetal: *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier, en *H. lehmannianum* Bunge, misschien zelfs nog een derde, *H. persicum* Desf. ex Fischer in Fischer (Grooten, 1987; Tutin et al. 1968), maar de meeste flora's noemen hem slechts onder de eerste naam. Door zijn giftige beharing, maar meer nog door zijn ongekeerde competitievermogen vormt de plant een probleem in veel parken en bermen in ons land. Aan de andere kant betekent deze ietwat twijfelachtige aanwinst van onze flora een interessante mogelijkheid om onze kennis van de bloembezoekende fauna te verdiepen, doordat hij een ideale gelegenheid biedt om de populariteit van de gewone bereklaauw nader te begrijpen. De bloei van beide soorten overlapt voor een flink deel: gewone bereklaauw bloeit van juni tot de herfst, reuzenbereklaauw van juli tot september (Van der Meijden et al., 1990). Ze verschillen ook maar weinig in oecologie: *H. mantegazzianum* voelt zich alleen nog wat beter thuis in oeverzones (Düll & Kutzelnigg, 1988; Botanisch basisregister, 1991). Daar-

door is het vaak mogelijk beide soorten dichtbij elkaar te vinden. Hoewel bij de meeste umbelliferen hybridisatie zeldzaam is, zijn *H. sphondylium* en *H. mantegazzianum* systematisch zozeer verwant dat ze hier en daar bastaarderden (Grace & Stewart, 1978; Weeda et al., 1987). De overeenkomstige fenologie en oecologie, en hun systematische verwantschap wettigen de verwachting dat de twee planten een vergelijkbare bezoekersfauna zullen hebben; mocht dit echter niet zo zijn dan zou daaruit blijken dat inderdaad de bezoekersfauna afhankelijk is van niet door de oecologie of fenologie van de plant bepaalde factoren.

Een aanzet tot zo'n vergelijking is gemaakt door Grace & Nelson (1981); zij vergeleken de bezoekersfauna van de twee soorten op een plaats in Engeland waar beide, samen met hun hybride, aanwezig waren. Zij vonden 59 soorten op *H. sphondylium* en 48 op *H. mantegazzianum*; slechts 23 soorten waren voor beide gemeenschappelijk. Dit, alsmede het feit dat *H. sphondylium*-bezoekers nauwelijks *H. mantegazzianum*-pollen droegen (en omgekeerd) deed hen concluderen dat beide soorten hun eigen bezoekersfauna hadden, en om die reden genetisch vrijwel volledig gescheiden bleven. Daar moet echter tegenin worden gebracht dat het aantal individuen dat per insectensoort werd waargenomen in de meeste gevallen gering was, en dat, vooral door de aanwezigheid van de hybriden, de determinatie van het pollen niet zeker is. De genoemde conclusies zijn naar onze mening daarom voorbarig.

Het zou bijzonder interessant zijn als de Nederlandse entomologische gemeenschap de fauna van de schermen van de reuzenbereklaauw eens onder handen zou nemen. Voor haast iedereen is er wat te doen, want, op grond van wat we weten van de gewone bereklaauw zijn er vertegenwoordigers te verwachten van zes orden en 71 families. Het is daarbij van belang ook te letten op het gedrag van de bezoekende insecten, met name of ze pollen eten of verzamelen en/of nectar likken, hun talrijkheid, en eventuele agressieve gedragingen; en natuurlijk is het waardevol ook de fenologie en

oecologie van de waardplant niet uit het oog te verliezen.

Een interessant detail, waaraan door entomologen nog geen aandacht is besteed, is het geslachtelijk stadium van de schermen (niet alleen bij bereklauw!). In het algemeen heeft het eerste scherm dat van een plant in bloei komt, bloemen met zowel meeldraden als stempels; daarbij worden dan eerst de meeldraden rijp, en pas wanneer die al hun pollen gelost hebben worden de stempels van dat scherm ontvankelijk (Koul et al., 1993; Schulz, 1888, 1890; Webb, 1981). Latere schermen hebben daarenboven een steeds groter aandeel van bloemen met alleen meeldraden; de laatste, zijdelingse, schermen bestaan vaak uitsluitend uit mannelijke bloemen. Aan uitgebloeide planten van bijvoorbeeld fluitekruid zijn de loze uitgebloeide resten van de zijdelingse mannelijke schermen goed te herkennen naast de vruchtdragende centrale schermen. Omdat tweeslachtige bloemen in het vrouwelijke stadium alleen maar nectar, en geen stuifmeel te bieden hebben aan bezoekers zou het te verwachten zijn dat dit zich vertalen zou in een andere bezoekerspopulatie. Schulz (1890) en Koul et al. (1993) schrijven dat mannelijke bloemen en tweeslachtige bloemen in het mannelijk stadium ook minder nectar produceren. Müller (1873) nam waar dat honingbijen op fluitekruid wel, terwille van het pollen, de schermen in het mannelijk stadium bezochten, maar de schermen in het vrouwelijk stadium bijna volledig negeerden, en dus "voor de bestuiving van deze plant geen of bijna geen betekenis hebben".

Literatuur

- ALBORE, G. C. RICCIARDELLI D', 1986. Les insectes pollinisateurs de quelques ombellifères d'intérêt agricole et condimentaire (*Angelica archangelica* L., *Carum carvi* L., *Petroselinum crispum* A. W. Hill, *Apium graveolens* L., *Pimpinella anisum* L., *Daucus carota* L., *Foeniculum vulgare* Miller v. *azoricum* Thell.). – *Apidologie* 17: 107-124.
- ANDREWS, H. W., 1953. Flies at parsley blossom. – *Entomologist's Rec. J. Var.* 65: 58-59.
- BARENDREGT, H. W., 1991. *Zweefvliegengatabel*, ed. 8: 1-92. Jeugdbondsuitgeverij, Utrecht.
- BELL, C. R., 1971. Breeding systems and floral biology of the Umbelliferae; or evidence for specialization in unspecialized flowers. – *The biology and chemistry of the Umbelliferae* (V. H. Heywood, ed.): 93-107. Academic Press, London = *Bot. J. Linn. Soc.* 64, Suppl. 1.
- BELL, C. R. & A. H. LINDSEY, 1978. The umbel as a reproductive unit in the Apiaceae. – *Actes Symp. intern. Ombellifères 2* (Perpignan): 739-747.
- BOTANISCH BASISREGISTER, 1991. Computerdiskette. Centraal Bureau voor Statistiek, Den Haag.
- DÜLL, R. & H. KUTZELNIGG, 1988. *Botanisch-ökologisches Excursionstaschenbuch*, ed. 3: 1-411. Quelle & Meyer, Heidelberg.
- ELLIS, W. N. & A. C. ELLIS-ADAM, 1992. Disteltje dekje-bloembezoek bij *Cirsium* en *Carduus*. – *Ent. Ber., Amst.* 52: 137-140.
- ELLIS, W. N. & A. C. ELLIS-ADAM, 1993. To make a meadow it takes a clover and a bee: the anthophilous fauna of N.W. Europe and its host flora. – *Bijdr. Dierk.* 63: 193-220.
- GRACE, J. & M. NELSON, 1981. Insects and their pollen loads at a hybrid *Heracleum* site. – *New Phytol.* 87: 413-423.
- GRACE, J. & F. STEWART, 1978. Hybridization in the genus *Heracleum* in the British Isles. – *Actes Symp. intern. Ombellifères 2* (Perpignan): 773-782.
- GROOTEN, P., 1987. Reuzenbereklauw, een sierplant op de versiertoe. – *Natuurh. Maandbl.* 76: 114-116.
- JERVIS, M. A., N. A. C. KIDD, M. G. FITTON, T. HUDDLESTON & H. A. DAWAH, 1993. Flower-visiting by hymenopteran parasitoids. – *J. nat. Hist.* 27: 67-105.
- KOOMEN, P. & J. VAN TOL, 1993. *Het verborgene ontsloten. De haalbaarheid van een centraal informatiesysteem van geografisch gerangschikte gegevens van cryptobiota*: 1-150. Nederlandse Entomologische Vereniging, Amsterdam.
- KOUL, P., N. SHARMA & A. K. KOUL, 1993. Pollination biology of Apiaceae. – *Current Science* 65: 219-222.
- MACLEOD, J., 1894. Over de bevruchting der bloemen in het Kempisch gedeelte van Vlaanderen. Tweede deel. – *Bot. Jaarb. kruidk. Gen. Dodonaea* 6: 119-511.
- MEIJDEN, R. VAN DER, E. J. WEEDA, W. J. HOLVERDA & P. H. HOVENKAMP, 1990. *Heukels flora van Nederland*, ed. 21: 1-662. Wolters-Noordhoff, Groningen.
- MÜLLER, H., 1873. *Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Ein Beitrag zur Erkenntniss des ursächlichen Zusammenhanges in der organischen Natur*: 1-479. W. Engelmann, Leipzig.
- NENGEL, S. & W. DRESCHER, 1991. Studies on the biology of *Sphaerophoria scripta* L. (Diptera., Syrphidae). – *Acta Horticulturae* 288 (6th int. Symp. Pollination): 98-102.
- SCHNEIDER, F., 1969. Bionomics and physiology of aphidophagous Syrphidae. – *Ann. Rev. Ent.* 14: 103-124.
- SCHULZ, A., 1888. Beiträge zur Kenntniss der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechtsvertheilung bei den Pflanzen. – *Bibl. botan., Abh. Gesamtgeb. Bot.* 10: 1-103, pl. 1.
- SCHULZ, A., 1890. Beiträge zur Kenntniss der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechtsvertheilung bei

- den Pflanzen. II. – *Bibl. botan., Abh. Gesammtgeb. Bot.* 17: i-xi, 1-224.
- SSYMANK, A., 1993. Konstanz und Variabilität von Blütenbesuchergilden (Diptera, Syrphidae u.a.) am Beispiel von *Heracleum sphondylium* L. (Apiaceae), *Cirsium arvense* (L.) Scop. und *Cirsium palustre* (L.) Scop. (Asteraceae). – *Mitt. dt. Ges. allg. angew. Ent.* 8: 405-409.
- STÜRKEN, K., 1964. Die Bedeutung der Imaginalernährung für das Reproduktionsvermögen der Syrphiden. – *A. angew. Ent.* 51: 385-417.
- TUTIN, T. G., V. H. HEYWOOD, N. A. BURGESS, D. M. MOORE, D. H. VALENTINE, S. M. WALTERS & D. A. WEBB eds., 1968. *Flora Europaea 2, Rosaceae to Umbelliferae*: i-xxix, 1-1455. Cambridge U.P.
- WEBB, C. J., 1981. Andromonoecism, protandry, and sexual selection in Umbelliferae. – *New Zeal. J. Bot.* 19: 335-338.
- WEEDA, E. J., R. WESTRA, CH. WESTRA & T. WESTRA, 1987. *Nederlandse oecologische flora. Wilde planten en hun relaties 2*: 1-304. IVN (Amsterdam) i.s.m. VARRA (Hilversum) & VEWIN (Rijswijk).
- Geaccepteerd 25.iv.1994.
- ¹ G-toets; planten waarvoor een der verwachte waarden < 5 samengenomen met de alfabetisch volgende soort; William's correctie; $G = 737,154$, $df = 66$; $p < 0,000$.
- ² Kendall's coefficient of concordance ($N = 57$) = 0,127, $p < 0,001$.
- ³ V: $G = 524,968$, $df = 32$, $p < 0,000$; S: Spearman's rank correlation ($N = 57$) = 0,498, $p < 0,001$.
- ⁴ V: 310,817, $df = 42$, $p < 0,000$; S: Kendall's coeff. of correlation ($N = 57$) = 0.168, $p < 0,001$.
- ⁵ $G = 7,406$, $df = 1$, $p = 0,006$.
- ⁶ anova, voor H en s $p < 0,000$.
- ⁷ anova; H : $p = 0,0021$; s : $p = 0,062$.