



Universiteit
Leiden
The Netherlands

The structure of flower visitation webs: how morphology and abundance affect interaction patterns between flowers and flower visitors

Stang, M.

Citation

Stang, M. (2007, October 30). *The structure of flower visitation webs: how morphology and abundance affect interaction patterns between flowers and flower visitors*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/12411>

Version: Not Applicable (or Unknown)

License: [Licence agreement concerning inclusion of doctoral thesis in the Institutional Repository of the University of Leiden](#)

Downloaded from: <https://hdl.handle.net/1887/12411>

Note: To cite this publication please use the final published version (if applicable).

Nederlandse samenvatting

Tot voor kort werd de relatie tussen bloemplanten en hun bestuivers vooral gezien als gespecialiseerd en wederzijds sterk aangepast. Specialisatie betekent in dit geval dat één plantensoort voornamelijk door één diersoort, of een kleine groep nauw verwante diersoorten, wordt bestoven. Het concept van bestuivingsyndromen, dat is dat een bepaalde combinatie van bloemkenmerken de bouw, fysiologie en het gedrag van een bepaalde bloembezoekersgroep weerspiegelt (bijvoorbeeld dat van bijen, vlinders of vogels), hangt sterk met deze visie samen. Echter het idee dat de wisselwerkingen tussen bloemen en bloembezoekers overwegend gespecialiseerd zijn, komt doordat vooral gespecialiseerde soorten zijn onderzocht. Het onderzoek van volledige gemeenschappen van bloemplanten en bloembezoekers heeft laten zien dat gespecialiseerde relaties tussen bloemen en bloembezoekers eerder uitzondering zijn dan de regel. De mate van generalisatie varieert, ook lokaal, van één tot meer dan honderd partners. Bovendien verschilt niet alleen de mate van generalisatie van planten en van bloembezoekers aanzienlijk, ook de mate van generalisatie van de partner varieert enorm. Het algemene patroon is asymmetrisch, dat wil zeggen dat generalistische planten vooral door specialistische dieren worden bezocht en specialistische planten vooral door generalistische dieren.

De mechanismen die tot deze variatie in het aantal partners leiden en de resulterende patronen in bloemplanten-bloembezoekerwebben zijn nog steeds weinig begrepen. In dit proefschrift heb ik de rol van twee eenvoudige regels getest die de interactiepatronen tussen bloemen en bloembezoekers zouden kunnen structureren. Het eerste mechanisme is gebaseerd op de observatie dat de beloning die planten aan bezoekers

aanbieden om ze naar de bloemen te lokken, sterk verschilt in hoe eenvoudig het voedsel te bereiken is. Het tweede mechanisme is gebaseerd op de observatie dat bloembezoekers ertoe neigen zich evenredig te verdelen over de beschikbare bloeiende planten. Ik heb de betekenis van deze factoren getest door in een mediterraan bloemplanten-bloembezoekerweb de gevonden patronen te vergelijken met verwachte patronen. De verwachte patronen zijn gebaseerd op simulatiemodellen die verschillende combinaties van de potentiële factoren bevatten. Ik heb de analyse in deze studie beperkt tot nectarproducerende plantensoorten en nectarzoekende bloembezoekers vanwege de morfologische beperkingen die ik wilde testen.

In HOOFDSTUK 2 heb ik drie mogelijke morfologische beperkingen bestudeerd: de diepte en de breedte van buisvormige structuren waarin de nectar zich bevindt en de afmeting van bloemdelen waarop de bloembezoeker kan landen. Bovendien heb ik de rol die het aantal bloemen voor het aantal bloembezoekers speelt, onderzocht. Ik heb de volgende hypothese getoetst: Hoe sterker de beperkingen zijn die de morfologie van de bloem aan de morfologie van de bloembezoekers oplegt en hoe kleiner het aantal bloemen, des te minder soorten bloembezoekers zullen er worden gevonden. En inderdaad, de diepte en de breedte van de nectarbuis en het aantal bloemen verklaarde voor een groot deel de verschillen in het aantal bloembezoekers. De afmeting van de landingsplaats van de bloem vormde geen beperking voor de lengte van het lichaam van de bloembezoeker en was dus ook niet gerelateerd aan het aantal soorten bloembezoekers. Het potentiële aantal soorten bloembezoekers, dat is het aantal soorten in de locale soortenpoel die aan het drempelcriterium voldoet (een tong net zo lang of langer en net zo smal of smaller dan de nectarbuis), was significant positief gecorreleerd met het aantal gevonden soorten bloembezoekers. Ik heb ook gevonden dat de waargenomen bezoekers een toevallige selectie uit de potentiële bezoekers is. De gemiddelde waargenomen en verwachte tonglengte was hoog gecorreleerd.

In HOOFDSTUK 3 beargumenteerde ik verder dat als twee simpele regels (dieptedrempel van de nectarbuis en toevallige interacties evenredig aan de hoeveelheid bloemen) het aantal interactiepartners bepalen, dat deze twee regels ook in staat zouden moeten zijn om te voorspellen of een plantensoort door generalistische of specialistische bloembezoekers

wordt bezocht. Met andere woorden, deze regels zouden ook moeten kunnen voorspellen hoe groot de asymmetrie van de interactiepatronen is. Monte Carlo simulaties lieten zien dat zowel morfologische beperkingen (diepte van de nectarbuis) als de hoeveelheid bloembezoekers en bloemplanten in staat waren om asymmetrische interactiepatronen te genereren. Hoewel, alleen de diepte van de nectarbuis was in staat het niveau van asymmetrie voor iedere soort afzonderlijk te voorspellen. Daarom lijkt het erop dat asymmetrische specialisatie vooral het resultaat is van de dieptedrempel. Alleen als de bloembezoekers een voldoende lange tong hebben speelt een toevallige trekking evenredig aan de hoeveelheid van planten en dieren een rol.

In het tweede deel van HOOFDSTUK 3 heb ik de mogelijke consequenties van deze voorwaarden op de kans dat soorten uitsterven getest. De simulatiemodellen gaven de mogelijkheid om te testen of asymmetrische interactiepatronen ertoe leiden dat de kans om uit te sterven voor generalistische en specialistische soorten gelijk is, zoals in de literatuur wordt aangenomen. Ik heb de hypothese opgesteld dat, ook al is de stabiliteit van het gehele web groter wanneer het asymmetrisch is gestructureerd, de korte-termijnkans om uit te sterven kleiner is voor soorten die door hun morfologie generalistisch zijn dan voor soorten die door hun morfologie specialistisch zijn. De simulaties wezen erop dat asymmetrische interacties die door een groottedrempel worden veroorzaakt inderdaad tot een grotere kans voor gespecialiseerde soorten om uit te sterven kan leiden. In het bestudeerde systeem kwamen specialisten minder vaak voor dan generalisten. Daarom werd het verschil tussen generalisten en specialisten in de kans om uit te sterven groter wanneer ook het aantal individuen in de simulatie modellen werd opgenomen.

In HOOFDSTUK 4 heb ik als laatste onderdeel van dit onderzoek de invloed van de frequentieverdeling van morfologische kenmerken in de locale soortenpoel op de mate van 'passen' van de tonglengte van de bloembezoeker en de nectardiepte van de bloemen getoetst. De mate waarin deze twee kenmerken qua grootte bij elkaar passen kan een belangrijke factor zijn voor de frequentie van bezoek van een bloembezoeker aan een plantensoort en de efficiëntie als bestuiver per bezoek (bijvoorbeeld hoeveel pollen wordt op de stempel gebracht). Als het waar

is dat de grootdedrempel en interacties evenredig aan het voorkomen van soorten de mate van generalisatie bepaalt, en als het waar is dat generalisatie in bloem-bloembezoekerwebben overheerst, dan zouden de morfologie van de meesten bloemen en de op deze bloemen waargenomen bloembezoekers vaak niet goed bij elkaar passen. Maar deze veronderstelling laat buiten beschouwing dat de frequentieverdeling van de kenmerken de mate van bij elkaar passen kan beïnvloeden. Om de potentiële invloed van deze factor te testen heb ik een eenvoudig analytisch model gebruikt dat is gebaseerd op nectardiepte, tonglengte en bloembezoek evenredig aan de frequentie van het voorkomen van deze kenmerken. Ik kon aantonen dat een scheve frequentieverdeling van tonglengtes met een staart rechts van de top van de verdeling en een scheve verdeling van nectarbuizen met een staart links van de top van de verdeling theoretisch zou leiden tot het gemiddeld goed bij elkaar passen van nectarbuizen en tonglengtes voor zowel generalistische als specialistische bloemplanten en bloembezoekers. Alle andere combinaties zouden tot grotere verschillen tussen generalistische en specialistische soorten leiden. Dit betekent dus dat generalistische dieren bloemen bezoeken die gemiddeld minder goed bij hun tonglengte passen en dat generalistische planten vooral worden bezocht door bloembezoekers die minder goed met hun tong bij de nectarbuis passen.

De analyse van het mediterrane bloembezoekerweb liet zien dat zowel tonglengtes als ook nectarbuizen een scheve frequentieverdeling met een rechte lange staart vertoonden. Een verdeling die sterk herinnert aan een log-normale verdeling van lichaamsmassa van verschillende diersoorten. De waargenomen mate van het morfologisch 'bij elkaar passen' van tonglengtes en nectardieptes was zoals voorspeld werd door het model op basis van de waargenomen frequentieverdelingen. Bloembezoekers met een lange tong (generalisten) pasten gemiddeld minder goed bij de nectardiepte van de bezochte bloemen dan die met een korte tong. Planten met open toegankelijke nectar en die met diep verborgen nectar verschilden gemiddeld niet veel van elkaar in de mate waarop de tongen hun waargenomen bloembezoekers pasten. Generalistische en specialistische bloemen lieten een hoge mate van matchen zien. De waargenomen afwijkingen van de theoretische verwachtingen kunnen als startpunt dienen voor de zoektocht naar verdere factoren die de bezoekpatronen beïnvloeden.

Algemene conclusie

In dit proefschrift heb ik kunnen laten zien dat twee eenvoudige regels verrassend goed de waargenomen interactiepatronen tussen bloemplanten en hun bloembezoekers in een mediterraan bloembezoeker visitatieweb kunnen verklaren. Deze twee regels zijn de groottedrempel die de nectarbuis oplegt aan de tonglengte van de mogelijke bloembezoekers en toevallige interacties evenredig aan de frequentie van nectardieptes en tonglengtes in de locale soortenpoel. Om de interactiepatronen te beschrijven heb ik de mate van generalisatie, de mate van asymmetrie en de mate van het passen van nectardiepte en tonglengte gebruikt. De groottedrempel en interacties evenredig aan de frequentie van bloemen of individuen kan die mate van generalisatie, dit is het waargenomen aantal interactiepartners, verklaren. Beide regels kunnen ook de mate van de waargenomen asymmetrie in de relatie tussen planten en bloembezoekers genereren. Dit wil zeggen dat morfologisch generalistische planten voornamelijk door morfologisch specialistische bloembezoekers worden bezocht en morfologisch specialistische planten voornamelijk door morfologisch generalistische bloembezoekers. Deze regels zijn ook voldoende om te voorspellen hoe goed tonglengte en nectardiepte bij elkaar passen. De mate waarin deze twee kenmerken overeenkwamen werd sterk beïnvloed door de vorm van de frequentieverdeling. De waargenomen verdelingen van nectarbuizen en tonglengtes leken op een log-normale verdeling. Deze uitkomst benadrukt dat het bepalen van groottedrempels en frequentieverdelingen van morfologische kenmerken heel belangrijk zijn. Het opnemen van deze twee factoren is essentieel voor het construeren van realistische simulatiemodellen. Simulatiemodellen zouden moeten worden gebruikt voor een beter begrip van plant-bloembezoeker interactiepatronen. Kennis over de interactiepatronen en de ten grondslag liggende oorzaken van deze patronen zijn essentieel voor ons begrip over de evolutie van planten en hun bestuivers. Het zou ook kunnen dienen als een belangrijke basis voor biodiversiteitbehoud.

