

Grote verschillen op kleine schaal: bloembioLOGIE en soortendiversiteit in een vochtige duinvallei

Martina Stang

Instituut voor Evolutionaire en Ecologische Wetenschappen
Universiteit Leiden, Postbus 9516, 2300 RA Leiden

Inleiding

Dit onderzoek gaat over de relatie tussen milieu, soortendiversiteit en bloembioLOGISCHE eigenschappen van plantensoorten in de Libellenvallei in Meijendel. In deze vochtige duinvallei met verschillende plantengemeenschappen komen veel plantensoorten voor, waaronder zeldzame soorten zoals orchideeën en gentianen. Een belangrijk doel van het beheer is de hoge soortendiversiteit te behouden en, zo mogelijk, uit te breiden. Een soortenrijk gebied wordt meestal als waardevoller aangezien dan een soortenarm gebied. De soortenrijkdom hangt echter samen met verschillen in het milieu: onder extreme milieumomstandigheden komen natuurlijkerwijs minder soorten voor dan in een gematigd milieu (Grime 1979, Pausa & Austin 2001). Ook is van betekenis welke plantensoorten er voorkomen, zijn het algemene of zeldzame soorten en welke eigenschappen hebben zij.

Plantensoorten verschillen in hun bloembioLOGISCHE eigenschappen en daarmee in hun functie in het voedselweb van planten en bestuivers. Vele van de in de vallei voorkomende plantensoorten zijn voor hun voortplanting afhankelijk van bestuiving door insecten. Op hun beurt hebben planten een belangrijke functie als voedselbron voor bloembezoekers. Niet iedere plantensoort is echter voor ieder insect geschikt als voedselplant en niet iedere bloembezoeker is ook een goede bestuiver. Plantensoorten verschillen in de mate van specialisatie van hun bloemen. Sommige bloemtypen kunnen bijna door iedere bloembezoeker worden bestoven, andere zijn afhankelijk van een bepaald type bestuiver. Bovendien hebben de verschillende groepen bezoekers een voorkeur voor verschillende bloemtypen (Faegri & van der Pijl 1979). Kevers, vliegen en wespen bezoeken bijvoorbeeld het meest planten met eenvoudige bloemen en een makkelijke toegang tot nectar en stuifmeel. Favoriet bij dagvlinders zijn bloemen met verborgen nectar in een nauwe kroonbuis gecombineerd met een grote landingsplaats. De verborgen nectar van complex gebouwde bloemen is het beste toegankelijk voor bijen en zij zijn dan vaak ook de enige goede bezoekers.

Plantengemeenschappen verschillen in het relatieve aandeel van dit soort bloemtypen (inclusief windbloemen) (Pojar 1974, Proctor 1978, Regal 1982, Proctor et al. 1996). Deze verschillen blijken samen te hangen met verschillen in klimaat, vegetatiestructuur en soortendiversiteit. Veel vergelijkend onderzoek benadrukt de invloed van het klimaat op het spectrum van bestuivergroepen en daarmee het spectrum aan bloemtypen (Loew 1894, Simpson 1977, Moldenke 1975, 1976, 1979, Arroyo et al. 1982 en 1985, Eberling & Olesen 1999). Volgens Arroyo et al. (1982 en 1985) neemt in de Andes het aandeel plantensoorten dat door bijen wordt

bestoven af met toenemende hoogte en afnemende temperatuur en het aandeel van planten dat door vliegen wordt bestoven toe. Zij verklaren dit met verschillen in levensloopkenmerken en manieren van temperatuurregeling van de bestuivers. Ook licht zou een beperkende factor voor het voorkomen van insecten kunnen zijn langs een gradiënt van open vegetatie naar bos (Moldenke & Lincoln 1979). In het donkere bos domineren vooral vliegen.

Verschillen in milieufactoren gaan vaak gepaard met verschillen in soortenrijkdom aan planten (Pausa & Austin 2001). Een nauwkeurige analyse van de samenhang tussen milieu, soortenrijkdom en bloembioogie werd tot nu toe niet gedaan. Wel hebben Ostler & Harper (1978) en Del Moral & Standley (1979) kunnen aantonen, dat er een relatie bestaat tussen soortendiversiteit en het aandeel van bepaalde bloemtypen. Als de diversiteit van een gemeenschap groter wordt neemt het relatieve aandeel van soorten met verborgen nectar toe. Plantensoorten in soortenrijke gemeenschappen zouden zich meer van elkaar moeten onderscheiden om bloemtrouw te bevorderen dan plantensoorten in soortenarme gemeenschappen. Soorten met verborgen nectar verschillen vaker in vorm en kleur (Faegri & van der Pijl 1979). Zij worden bij voorkeur door bloemtrouwe insectensoorten zoals bijen bezocht.

De grote overeenkomst van areaalgeografische verspreidingscentra van plantensoorten en de hun bezoekende insectensoorten in één plantengemeenschap wijst op de betekenis van historische factoren (Kratochwil 1988). Alleen planten- en diersoortencombinaties die uit hetzelfde gebied komen hebben dezelfde geschiedenis achter de rug en konden samen evolueren. Daarmee samen hangt ook de betekenis van het regionale soortenreservoir. De verspreidingsgeschiedenis bepaald welke soorten in een gebied aanwezig zijn en daarmee ook welk spectrum aan bloemtypen beschikbaar is. Verschillen in de bloembioologische kenmerken van verschillende successiestadia wijzen ook op de factor tijd, maar dan als lokaal werkzaam factor (Parrish & Bazzaz 1979, Schimpf & Bayn 1983).

De Libellenvallei is gekenmerkt door een grote verscheidenheid aan milieumomstandigheden, plantensoorten en vegetatietypen. Daarom leent zij zich goed om na te gaan of lokale verschillen in milieu en soortenrijkdom dezelfde samenhang laat zien met bloembioologische kenmerkenspectra als regionale verschillen in milieu en soortenrijkdom. Het toegepaste maaibeheer in de vallei is bij uitstek geschikt om kleinschalige microgradiënten in pH en vocht in de vegetatie tot uitdrukking te laten komen (Bakker 1989 en Mourik 1994, geciteerd door Grootjans et al. 1995). Temperatuur en licht, de belangrijkste factoren die het voorkomen van bestuivers bepalen, veranderen daarentegen niet. Een mogelijk verschil in bloembioologische kenmerkenspectra laat zich dus op deze kleine afstand niet vanuit een verschil in bestuivers verklaren. Wel heeft zo een verschil consequenties voor de betekenis van verschillende plantengemeenschappen als voedselhabitats voor bloembezoekers (Kratochwil 1989).

Onderzoek tijdens de veldcursus planteneologie aan de Universiteit Leiden in juli 2001 heeft uitgewezen, dat in de Libellenvallei duidelijke verschillen in soortenrijkdom en bloembioologische kenmerkenspectra in verschillende hoogtes boven NAP bestaan. Ook waren er aanwijzingen voor een mogelijke samenhang tussen deze drie kenmerken. Naar aanleiding van de resultaten werd het onderzoek

uitgebreid en de volgende vragen beantwoord. Bestaat er een verband tussen de hoogte boven NAP en milieufactoren? Bestaat er een verband tussen deze milieufactoren en de soortendiversiteit? En uiteindelijk: welke samenhang bestaat er enerzijds tussen milieufactoren en bloembioogie en anderzijds tussen soorten-diversiteit en bloembioogie? Aan de hand van de resultaten zal worden nagegaan, of de verschillen in bloembioologische kenmerkspectra van plantengemeenschappen toevallig zijn of een gevolg van verschillen in milieu en/of soortenrijkdom.

Onderzoeksgebied en methoden

Onderzoeksgebied. De Libellenvallei ligt 300 m achter de zeereep in de jonge kalkrijke duinen van Meijendel tussen Den Haag en Wassenaar. Deze vochtige duinvallei met kwelplasjes wordt gevoed met kwel- en regenwater. Als vochtige vallei bestaat zij pas sinds 1955, het begin van de infiltratie van voorgezuiverd rivierwater in de duinen. Sinds 1982 wordt de vallei één keer per jaar, in september, gemaaid om dichtgroei te tegen te gaan (van Leeuwen 1996). De vallei heeft een oppervlakte van ongeveer 2,5 ha en is min of meer driehoekig van vorm. De hellingen zijn voornamelijk naar het zuidwesten, het zuidoosten en het noorden geëxponerd. De vallei wordt omgeven door duinen met een maximale hoogte van 15 m. De waterstand schommelt ieder jaar aanzienlijk. In januari 2001 stond het water tot aan de weg die de vallei in het noorden raakt (2,70 m), in juli was het open water alleen nog in het oostelijk gelegen plasje zichtbaar (1,80 m). Algemene beschrijvingen van de vegetatie en de milieufactoren van kalkrijke vochtige duinvalleien zijn te vinden in Westhoff & van Oosten (1991) en in Grootjans et al. (1995).

Keuze van de proefvlakken. Om verschillen in soortenaantallen onder verschillende milieuomstandigheden aan te kunnen tonen moeten de proefvlakken altijd dezelfde oppervlakte hebben. Een bepaling van het minimumareaal in de verschillende zones van de vallei (zie Schaminée et al. 1995a) leverde optimale groottes tussen 0,1 en 2 m² op. Aangezien dit resultaat bleek 1 m² een goede compromis te zijn. De proefvlakken werden in de min of meer struikvrije vegetatie langs 3 lijnen haaks op de vermoedelijke milieugradiënt van nat naar droog geplaatst. In totaal werden er 74 proefvlakken tussen 1,65 en 4,30 m boven NAP onderzocht. Per transect en hoogte werden meestal 2 naast elkaar liggende proefvlakken geselecteerd (meestal 0,5 bij 2 m). De proefvlakken zijn wat betreft de vegetatie en het milieu zo homogeen mogelijk gekozen. De nomenclatuur van de plantengemeenschappen volgt Schaminée et al. (1995b & 1996).

Bepaling van soortendiversiteit. Naast het soortenaantal is ook het relatieve aandeel van de soorten van belang. Een gebied met één dominante soort en twintig weinig voorkomende soorten moet anders worden beoordeeld dan een gebied met twintig soorten met ongeveer hetzelfde aantal individuen. Een van de meest gebruikte en aanbevolen maat voor diversiteit is de reciproque waarde van de diversiteitsindex van Simpson 1/D (Feinsinger 2001):

$$1/D = 1 / \sum_{i=1}^S (p_i^2)$$

Bij deze maat worden soortenaantal (S) en relatieve aantallen individuen (p_i) van de soorten gecombineerd: de relatieve aantallen (p_i) van de soorten worden gekwadrateerd en bij elkaar opgeteld. Van het resultaat wordt de reciproque waarde genomen. Als schatter voor het aantal individuen werd de frequentie (f) bepaald. Elke vierkante meter werd in 100 vakjes van 10 bij 10 cm ingedeeld en het aantal vakjes geteld waarin een soort voorkomt. Het relatief aantal p (de proportie) van een soort is de frequentie van een soort (f) gedeeld door de som van de frequenties van alle soorten (F) in een vierkante meter. Bijvoorbeeld, als in een proefvak 3 soorten voorkomen, waarvan soort a in 40 vakjes, soort b in 55 vakjes en soort c in 25 vakjes, is de proportie van soort a $40 / (40 + 55 + 25) = 0,33$. De diversiteitsindex $1/D$ varieert van 1, met slechts één soort per proefvlak, tot maximaal S als alle soorten hetzelfde aantal individuen hebben. Er werden alleen zaadplanten, paardenstarten en varens geteld. De nomenclatuur van de soorten volgt van der Meijden (1998).

Milieufactoren. Als indicatoren voor het milieu werden de gemiddelde milieu-indicatorgetallen van Ellenberg bepaald (Ellenberg et al. 1992). De indicatorgetallen van een soort zijn relatieve waarden op een schaal tussen 1 en 9 (of 1 en 11 bij vocht). Ze geven een indicatie voor de reactie van een plantensoort op verschillende milieufactoren zoals vochtigheid, licht, nutriëntengehalte of zuurgraad. De gemiddelde milieu-indicatorgetallen laten een goede correlatie zien met gemeten waarden van deze parameters in een gemeenschap (Ellenberg et al. 1992, Eertsen et al. 1998, Schaffers & Šýkora 2000). In dit onderzoek werden kwantitatieve gemiddelde getallen gebruikt voor het karakteriseren van de proefvlakken. Dit betekent dat bij de berekening van de gemiddelde getallen de frequentie van de soorten in het proefvlak meetelt.

Om de toepassingsmogelijkheid van gemiddelde indicatorgetallen voor het onderzoeksgebied te toetsen, werd het relatieve vochtgehalte van de bodem en het volume van de vegetatie bepaald. De relatieve vochtigheid van de bodem werd in de bovenste bodemlaag met een handhygrometer, na een reeks droge dagen in juli, gemeten. Volgens Schaffers & Šýkora (2000) is het gemiddeld laagste watergehalte van de bovenste bodemlaag het beste gecorreleerd met de gemiddelde indicatorgetallen voor vocht op deze plek. Als schatter voor de biomassa in een proefvlak werd het volume van de vegetatie gebruikt. Voor de volumebepaling werd de bedekte oppervlakte vermenigvuldigd met de hoogte van de vegetatie. De struiken en de mossen werden in de berekening meegenomen, maar niet het dood organisch materiaal. De bovengrondse biomassa hangt nauw samen met de nutriëntenbeschikbaarheid van de bodem (Grootjans et al. 1995) en toont de beste overeenstemming met de gemiddelde nutriëntengehalten van de vegetatie (Schaffers & Šýkora 2000).

Bloembioecologie. Planten worden door de wind, door water of door dieren bestoven. Bovendien zijn veel soorten in staat zich zelf te bestuiven. De door dieren bestoven soorten kunnen op verschillende manieren in groepen worden verdeeld: naar de presentatie van het voedsel zoals nectar of stuifmeel (Knuth 1898 & 1899), naar hun

Bloembiologie

Allofiele bloemen

De groep met een laag niveau van complexiteit bestaat uit soorten die nectar en stuifmeel voor alle insectensoorten toegankelijk presenteren en de bezoekers nauwelijks in hun bewegingen sturen. Bezoekers kunnen makkelijk op de bloemen landen. Het stuifmeel wordt op het hele lichaam geplaatst. De bloemen van de plantensoorten uit deze groep verschillen nauwelijks in hun vorm. Ze zijn vaak schijf-, schotel-, of borstelvormig. Voorbeelden zijn Waternavel (*Hydrocotyle vulgaris*), Geel walstro (*Galium verum*), Muurpeper (*Sedum acre*), Kruidwilt (*Salix repens*) en Dauwbraam (*Rubus caesius*). Allofiele bloemen worden vooral door insecten met een korte tong bezocht die weinig specifieke aanpassingen aan bloembezoek tonen zoals kevers, vliegen en wespen. Zij zijn meestal weinig bloemtrouw.

Hemifiele bloemen

Zij verbergen de nectar min of meer maar presenteren het stuifmeel open toegankelijk. De bloemingang is nu niet meer altijd naar boven georiënteerd. De bezoekers worden door de bloemmorfolgie sterker in hun bewegingen beperkt. Het stuifmeel komt specifiek dan bij allofiele bloemen op het lichaam terecht. De soorten uit deze groep verschillen al duidelijk in hun bloemopbouw. De bloemen zijn bijvoorbeeld radvormig, bekervormig, klokvormig of trechtersvormig of zitten in bloemhoofdjes bijeen en kunnen dan ook buisvormig, lipvormig of lintvormig zijn opgebouwd. Voorbeelden in de Libellenvallei zijn Geelhartje (*Linum catharticum*), Harig wilgenroosje (*Epilobium hirsutum*), Muizenoor (*Hieracium pilosella*) en Watermunt (*Mentha aquatica*). Als alleen stuifmeel wordt verzameld kunnen zij door uiteenlopende groepen insecten worden bezocht en ook bestoven. De bezoekers tonen dan vaak weinig specifieke aanpassingen aan bloembezoek. Als nectar wordt verzameld is het spectrum aan bezoekers duidelijk beperkt. De bezoekers zijn dan in het algemeen ook veel efficiëntere bestuivers. Zweefvliegen, kleine bijen of dagvlinders domineren.

Eufiele bloemen

Het hoogste niveau van aanpassing omvat soorten, die nectar en stuifmeel min of meer verborgen presenteren. De bezoekers worden door de bouw van de bloem in hun bewegingen sterk beperkt en gestuurd. Het stuifmeel komt op specifieke plaatsen op het lichaam terecht, bijvoorbeeld op kop, tong, rug of buik. De ingang van de bloem is meestal opzij of naar beneden gericht en daarmee moeilijker te hanteren. De soorten binnen deze groep verschillen zeer in bloembouw met bijvoorbeeld buisvormige, trompetvormige, lipvormige of vlindervormige bloemen en deze kunnen ook in bloemhoofdjes bijeen zitten. Ze hebben vaak een zeer speciaal bestuivingmechanisme. In het onderzoeksgebied zijn Salomonszegel (*Polygonatum odoratum*), Slangekruid (*Echium vulgare*), Grote ratelaar (*Rhinanthus angustifolius*), Stijve ogentroost (*Euphrasia stricta*) en Kruidend stalkruid (*Ononis repens*) voorbeelden van deze groep. Het spectrum aan insecten dat nectar of stuifmeel kan bereiken is sterk ingeperkt. De bloemen worden bezocht door insecten die veel specifieke aanpassingen aan bloembezoek tonen en vaak efficiënte bestuivers zijn (de meeste bijen met een lange tong, hommels en pijlstaarten).

vorm (Kugler 1970) of naar de voornaamste bezoekers (van der Pijl 1961). In dit onderzoek werd de morfologische complexiteit van de bloemen bepaald. Een verschil in complexiteit betekent een verschil in manier van functioneren. Functionele kenmerken zijn bijvoorbeeld (a) hoe gemakkelijk nectar en/of stuifmeel bereikbaar zijn, (b) hoe sterk bezoekers door de bouw van de bloem worden gestuurd en (c) hoe precies het stuifmeel op de bezoeker wordt afgezet (Faegri & van der Pijl 1979). De complexiteit van een bloem is een indicator voor de mate van morfologische aanpassing aan bloembezoek en het te verwachten spectrum aan bloembezoekers (zie kader bloembioogie, zie ook Verhoeff 1893). Er worden traditioneel 3 hoofdgroepen onderscheiden: allofiel = laag niveau van aanpassing, hemifiel = gemiddeld niveau van aanpassing, eufiel = hoog niveau van aanpassing. De benoeming volgt Faegri & van der Pijl (1979).

Acht factoren bepalen de functionele complexiteit van een bloem, waaronder symmetrie, dimensie en oriëntatie van de bloemkroon, ordening van stempel en meeldraden, presentatie lokstoffen en patronen die de oriëntatie in de bloem beïnvloeden (zoals kleur- of geurpatronen). Voor iedere factor kan een soort punten op een relatieve schaal krijgen: van 1 als weinig tot 5 als sterk bijdragend aan de functionele complexiteit van een bloem. Een naar boven georiënteerde bloemkroon krijgt bijvoorbeeld een punt, een zijwaarts georiënteerde bloem drie punten en een hangende bloem vijf punten. Het minimale aantal punten van een soort is 8 en het maximale aantal 40 (zie tabel 3). In de tabel worden 6 groepen onderscheiden die in 3 hoofdgroepen zijn samengevat (zie boven).

Data-analyse. De statistische analyse van de gegevens werd gedaan met een regressieanalyse, ook al zijn de milieu-indicatorwaarden op een ordinale schaal gemeten (Ellenberg et al. 1992, Eertsen et al. 1998, Schaffers & Sýkora 2000). In de analyse werden lineaire, logaritmische en kwadratische modellen gebruikt. De Pearson correlatiecoëfficiënt r geeft de richting van het verband aan en kan waarden tussen -1 en $+1$ aannemen. De determinatiecoëfficiënt r^2 geeft de verklaarde variantie weer en is een maat voor de sterkte van het empirische verband. Met een F-toets werd nagegaan of het regressiemodel significant is (dus de getekende lijn). Een p-waarde kleiner dan 0,05 is significant. De lineaire modellen werden ook op onafhankelijkheid getoetst (Durbin-Watson). De waardes liggen altijd tussen 0 en 4. Bij een waarde in de buurt van 2 is er geen autocorrelatie. Een afwijking betekent, dat in dit geval de gegevens door de ligging van een gebied ten opzichte van andere gebieden wordt beïnvloed. De berekeningen werden met behulp van het statistiekprogramma SPSS 9.0 gedaan.

De gegevens van naast elkaar liggende proefvlakken in dezelfde hoogte boven NAP werden voor de statistische analyse gemiddeld. Daarnaast werden ook de gemiddelde frequenties bepaald van de soorten van een zone. Binnen een zone werden de aandelen van de soorten berekend. De soort met het hoogste aandeel werd op 100% gezet. Veel voorkomende soorten zijn soorten met een aandeel van minstens 5% van de dominante soort (= 100%, zie bijvoorbeeld tabel 4).

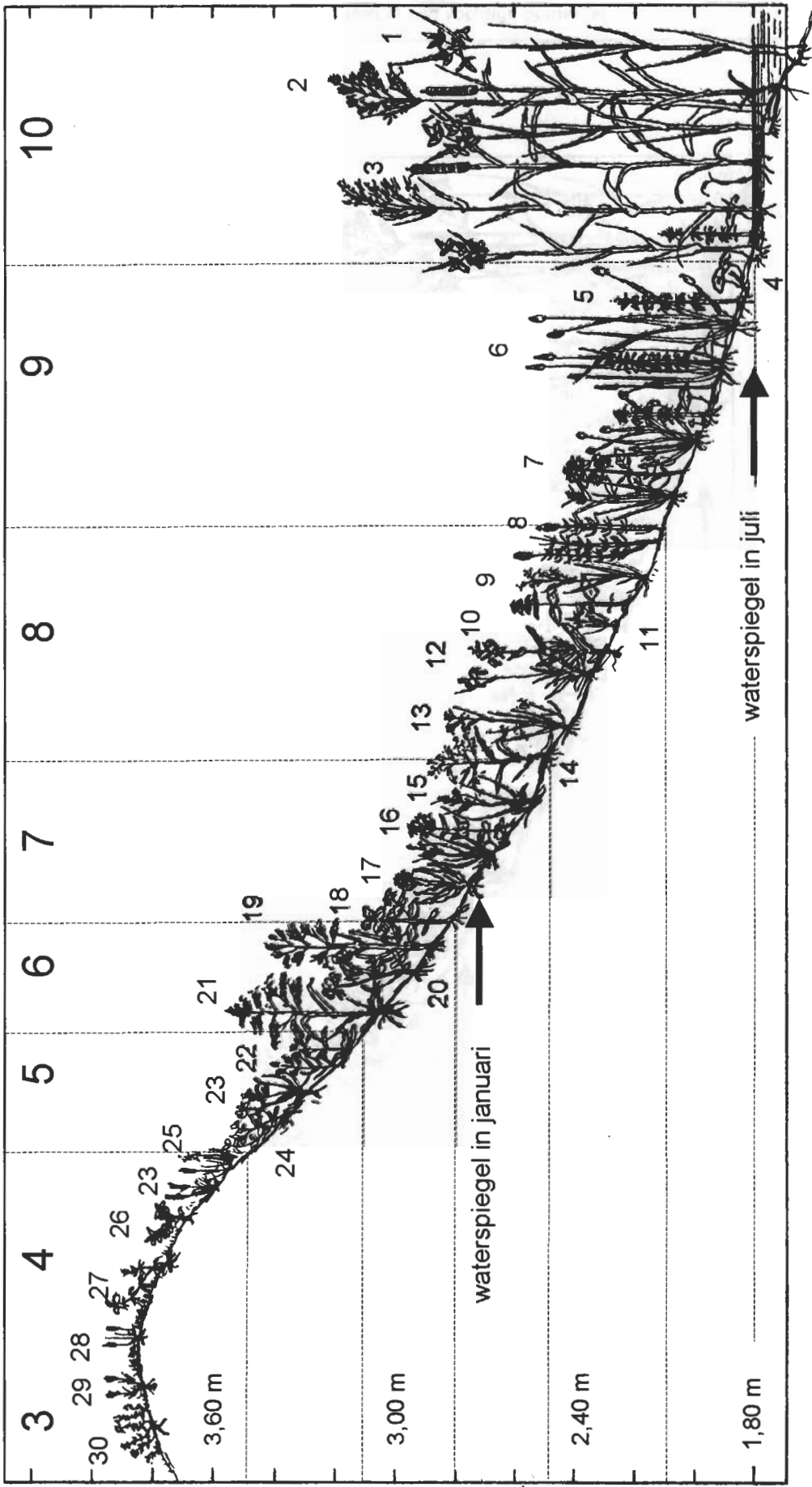
Resultaten

Vegetatie. In de Libellenvallei bepaalt op het eerste gezicht de hoogte boven NAP de ruimtelijke verdeling van de plantensoorten: langs deze hoogtegradiënt tussen 1,65 en 4,30 m boven NAP komen verschillende zones voor met hun karakteristieke plantensoorten. De ligging en de breedte van de zones hangen grotendeels samen met het reliëf. Tussen de zones bestaan bijna geen scherpe grenzen, de soortensamenstelling verandert geleidelijk. In totaal kwamen in de 74 proefvlakken van een vierkante meter 105 plantensoorten voor. Dit zijn 66% van de van mij sinds 1996 in de vallei vastgestelde 160 hogere plantensoorten (inclusief soorten van vochtige pioniergemeenschappen en struikgemeenschappen, zie ook tabel 3). Met de gekozen proefvlakken zijn de soorten van de open vegetatie dus goed vertegenwoordigd.

Een schets van de soortensamenstelling met de dominante soorten langs de hoogtegradiënt wordt gegeven in figuur 1. De laagste delen zijn begroeid met Riet (*Phragmites australis*), Lisdodde (*Typha latifolia*), Ruwe bies (*Schoenoplectus tabernaemontani*) en Zeebies (*Bolboschoenus maritimus*), gevolgd door een zone waar Gewone waterbies (*Eleocharis palustris*) en Lidsteng (*Hippuris vulgaris*) domineren. Het grondwater staat hier bijna het hele jaar boven het maaiveld. Beide zones horen naar hun syntaxonomie bij de Rietklasse (*Phragmitetea*), zone 10 bij het *Phragmition australis* (Riet-verbond), zone 9 bij het *Sparganio-Glycerion* (Vlotgras-verbond).

Tussen de 2,10 en 2,50 m hoogte boven NAP volgt zone 8 met soorten van de klasse der kleine zeggen (*Parvocaricetea*). Het zijn verlandingsgemeenschappen, het grondwater staat hier in de zomer gelijk met of net onder het maaiveld. Hier domineren vooral Duinrus (*Juncus alpinoarticulatus atricapellus*), Waternavel (*Hydrocotyle vulgaris*) en Watermunt (*Mentha aquatica*), gemengd met Kleine zegge (*Carex oederi*). Vanaf deze zone t/m zone 6 zijn Gewone brunel (*Prunella vulgaris*) en Vleeskleurige orchis (*Dactylorhiza incarnata*) te vinden. Zone 7 (tussen de 2,50 en 2,80 m) staat nog steeds onder invloed van het grondwater en moet ook jaarlijks worden gemaaid om niet in struweel over te gaan. Er komen meer en meer soorten van vochtige graslanden (*Molinio-Arrhenatheretea*) bij, ook al domineren nog soorten van de klasse der kleine zeggen. Zeegroene zegge (*Carex flacca*), Slanke duingentiaan (*Gentianella amarella*), Moeraswespenorchis (*Epipactis palustris*), Gewone brunel (*Prunella vulgaris*) en Stijve ogentroost (*Euphrasia stricta*) bereiken hier hun hoogste frequentie.

Langzamerhand nemen de grassen in betekenis toe zoals Fioringras (*Agrostis stolonifera*), Gestreepte witbol (*Holcus lanatus*) en Zachte haver (*Helictotrichon pubescens*). Het centrum van deze zesde zone (2,80 t/m 3,10) is in juni en juli duidelijk zichtbaar door het uitsteken van de bloeiwijzen van deze grassen en lijkt het sterkst op gemeenschappen van vochtige graslanden (*Molinio-Arrhenatheretea*). Naast de grassen domineren hier Smalle weegbree (*Plantago lanceolata*), Drienvervige zegge (*Carex trinervis*) en Grote ratelaar (*Rhinanthus angustifolius*).



Figuur 1. Vegetatieprofiel van de Libellenvallei. De nummers van de zones stemmen overeen met gemiddelde vochtgetallen. Soorten: 1 *Bolboschoenus maritimus*, 2 *Phragmites australis*, 3 *Typha latifolia*, 4 *Hydrocotyle vulgaris*, 5 *Hippuris vulgaris*, 6 *Eleocharis palustris*, 7 *Mentha aquatica*, 8 *Equisetum palustre*, 9 *Juncus articulatus*, 10 *Epipactis palustris*, 11 *Carex oederi* en *Prunella vulgaris*, 12 *Carex flacca*, 13 *Juncus alpinoarticulatus*, 14 *Agrostis stolonifera*, 15 *Carex trinervis*, 16 *Gentianella amarella*, 17 *Dactylorhiza incarnata*, 18 *Rhinanthus angustifolius*, 19 *Helictotrichon pubescens*, 20 *Lotus corniculatus*, 21 *Holcus lanatus*, 22 *Luzula campestris*, 23 *Carex arenaria*, 24 *Ononis repens*, 25 *Festuca ovina*, 26 *Sedum acre*, 27 *Galium verum*, 28 *Phleum arenarium*, 29 *Koeleria macrantha*, 30 *Thymus pulegioides*.

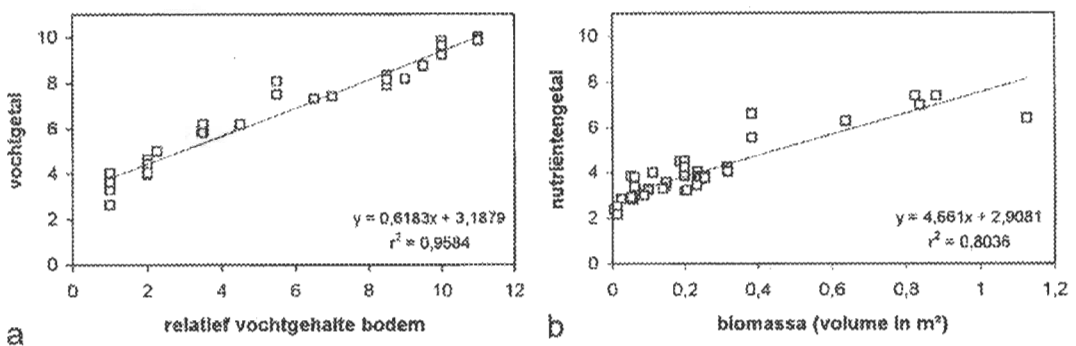
3	4	5	6	7	8	9	10
Gew. Vleugeltjesbl. (6.5.1)	Gewone rolklaver (6.6.1) Kruipend stalkruid (6.8.1) Stijve ogentroost (5.8.1)	Slangenkruid (5.6.1) Stijve ogentroost (5.8.1)	Gew. Vleugeltjesbl. (6.5.1) Gewone rolklaver (6.6.1) Kruipend stalkruid (6.8.1) Veldlathyrus (6.7.2) Gewone brunel (6.8.3) Grote ratelaar (6.6.4) Sl. duingentiaan (5.8.1) Stijve ogentroost (5.8.1)	Grote ratelaar (6.6.1) Moeraswespenor. (6.8.1) Gewone rolklaver (6.6.1) Veldlathyrus (6.7.1) Gewone brunel (6.8.4) Stijve ogentroost (5.8.5)	Vleeskleur. orchis (6.5.1) Gewone rolklaver (6.6.1) Grote ratelaar (6.6.2) Gewone brunel (6.8.2) Witte klaver (5.6.1)	Moeraswespenor. (6.8.1) Witte klaver (5.6.1)	eufiele bloemen
	Gewone rolklaver (6.6.1) Kruipend stalkruid (6.8.1) Stijve ogentroost (5.8.1)	Grote tijm (3.6.1) Kleine leeuwenda (3.6.1) Zandpaardenbloem (3.3.1) Klein streepsaad (3.6.1)	Watermunt (3.8.1) Gewone melkdistel (3.7.1) Gew. Paardenbl. (3.3.1) Grote tijm (3.6.1) Gew. biggenkruid (3.6.1) Echt bitterkruid (3.8.1) Geelhartje (3.6.3)	Echte valeriaan (3.7.1) Geelhartje (3.6.2) Watermunt (3.8.4)	Waterpungje (3.7.1) Geelhartje (3.6.1) Watermunt (3.8.5)	Watermunt (3.8.4)	hemifiele bloemen
Duinkruiskruid (2.7.1) Kleverige reigersbek (2.3.1) Zandmuur (2.4.1) Reigersbek (2.3.2) Muurpeper (2.6.5) Geel walstro (1.8.2)	Duinkruiskruid (2.7.1) Zandmuur (2.4.1) Muurpeper (2.6.1) Dauwbraam (2.6.2) Geel walstro (1.8.5)	Reigersbek (2.3.1) Duinkruiskruid (2.7.1) Dauwbraam (2.6.2) Zandmuur (2.4.2) Muurpeper (2.6.3) Glad walstro (1.7.1) Geel walstro (1.8.4)	Gew. hooimbloem (2.4.1) Dauwbraam (2.6.3) Waternavel (1.7.1)	Kruipwilg (2.3.1) Kruip. boterbloem (2.5.1) Waternavel (1.7.5)		Watermunt (1.7.5)	allofiele bloemen
	Rood zwenkgras (1) Vroege haver (1) Riet(1) Buntgras (1) Veldbeemdgras (1) Zanddoddegras (1) Smal fakkelgras (1) Gewoon stuikgras (1) Gewone veldbies (1) Duinriet (2) Zandzegge (2) Fijn schapengras (3) Zachte dravik (4)	Smalle weegbree (1) Fijn schapengras (1) Gestreepte witbol (1) Zachte haver (1) Smal fakkelgras (1) Veldbeemdgras (1) Zanddoddegras (1) Riet (2) Vroege haver (2) Fioringras (2) Gewone veldbies (2) Zandzegge (2) Duinriet (2) Zachte dravik (5)	Zomprus (1) Fijn schapengras (1) Duinrus (1) Gewoon struikgras (2) Riet (2) Zachte dravik (2) Gewone veldbies (2) Veldbeemdgras (3) Zeegroene zegge (3) Smalle weegbree (4) Drienvigige zegge (4) Fioringras (4) Zachte haver (5) Gestreepte witbol (5)	Smalle weegbree (2) Riet (2) Dwergzegge (2) Heeremoes (3) Lidrus (4) Duinrus (5) Zeegroene zegge (5)	Heeremoes (1) Smalle weegbree (1) Dwergzegge (1) Fioringras (1) Riet (3) Zeegroene zegge (3) Duinrus (5)	Lidrus (1) Ruwe bies (2) Zomprus (1) Gewone waterbies (3) Riet (4) Duinrus (4)	windbloemen
Zandzegge (1) Smal fakkelgras (2) Zachte dravik (2) Zanddoddegras (3) Rood zwenkgras (4) Buntgras (5)							

Tabel 4. Verdeling van veel voorkomende plantensoorten in de vegetatiezones 3 t/m 10 in de Libellenvallei. De soorten zijn gerangschikt naar hun bloembioologie. Tussen haakjes: windbloemen: dominantie (1 t/m 5: 1 = 5-19%, 2 = 20-39%, 3 = 40-59% etc.); insectenbloemen: eerste cijfer: complexiteit bloem (1 t/m 6, zie tabel 1), tweede cijfer: fenofase volgens Dierschke (1995): ongeveer tijdstip 3: eind april, 4: begin mei, 5: eind mei, 6: juni, 7: eind juni / begin juli, 8: eind juli / begin augustus; laatste cijfer: dominantie. Er worden alleen soorten getoond met een aandeel van minstens 5% van de dominante soort van een zone (dominante soort = 100%, zie methode).

Veldlathyrus (*Lathyrus pratensis*) en Geelhartje (*Linum catharticum*) bereiken hier hun hoogste frequentie. Ook soorten van het droge deel zoals Gewone vleugeltjesbloem (*Polygala vulgaris*) beginnen hier met de eerste exemplaren te groeien. Voor vochtige graslanden is het hoge aandeel Compositieten karakteristiek. Voorbeelden zijn Echt bitterkruid (*Picris hieracioides*), Klein streepzaad (*Crepis capillaris*), Gewoon biggekruid (*Hypochaeris radicata*), Gewone melkdistel (*Sonchus arvensis*) en Speerdistel (*Cirsium vulgare*).

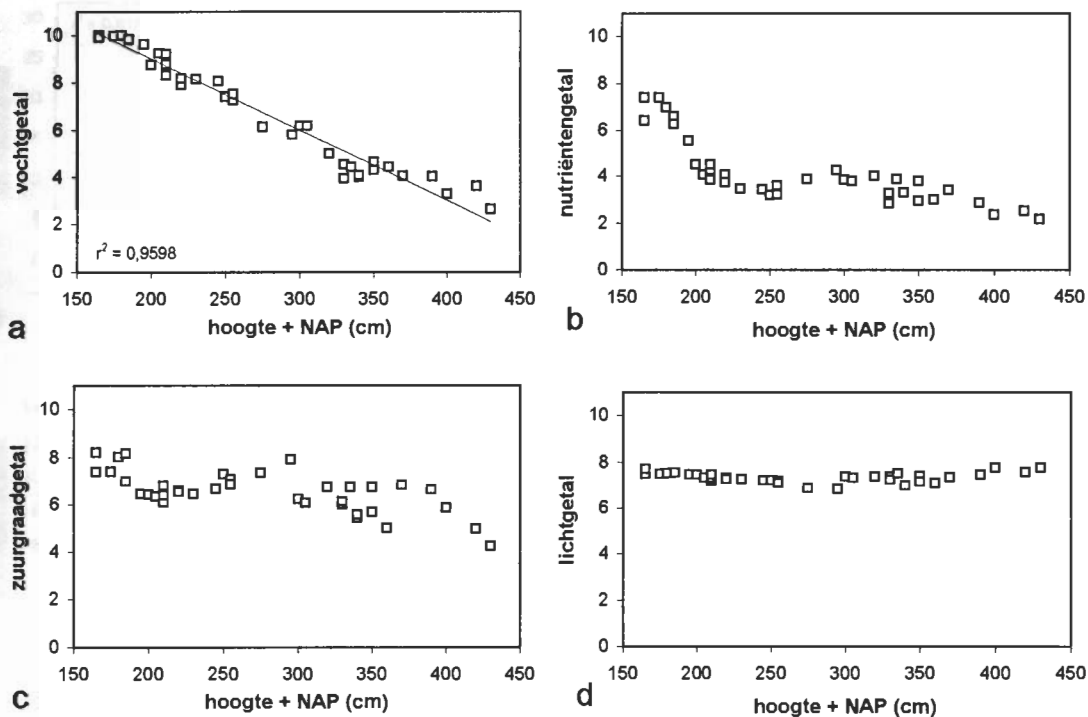
Tot nu toe veranderde de soortensamenstelling geleidelijk. Rond de 3,10 m boven NAP verandert dit, plotseling is er een grens waar te nemen. Het groen van de bladeren verandert naar groengeel. De floristische identiteit tussen proefvlakken beneden en boven deze hoogte is verhoudingsgewijs klein. Vanaf nu domineren laag groeiende grassen met Fijn schapegras (*Festuca ovina*), Fakkелgras (*Koeleria macrantha*), Zachte dravik (*Bromus hordeaceus*) en Zanddoddegras (*Phleum arenaria*), van de zeggen speelt de Zandzegge (*Carex arenaria*) een belangrijke rol. Deze zones (5 t/m 4) horen bij de klasse der zandige en droge graslanden (*Koeleria-Corynephoretea*). Er komt hier een soortenrijkere (*Polygalo-Koelerion*) en een soortenarmere en mosrijkere gemeenschap voor (*Tortulo-Koelerion*). Van planten met kleurige bloemen zijn Kruisbladgentiaan (*Gentiana cruciata*), Muurpeper (*Sedum acre*), Geel walstro (*Galium verum*), Grote tijm (*Thymus pulegioides*) en Kruipend stalkruid (*Ononis repens*) beeldbepalend. Boven de 3,80 m (zone 3) neemt de bedekking van de kruidachtige vegetatie verder af. Buntgras (*Corynephorus canescens*) is alleen hier te vinden en ook exemplaren van grassen uit de Helm-klasse (*Ammophiletea*) verschijnen.

Milieu­factoren. Het milieu laat zich in de Libellenvallei goed door gemiddelde milieu-indicator­getallen beschrijven (figuur 2). Er werd een sterke correlatie tussen de gemeten relatieve vochtigheid van de bodem en de gemiddelde indicator­getallen voor vocht op basis van een lineair model gevonden ($r = 0,979$, $r^2 = 0,9584$, $p < 0,001$). Ook is er een sterk verband tussen het volume van de vegetatie en de gemiddelde nutriënt­getallen waargenomen ($r = 0,896$, $r^2 = 0,8036$, $p < 0,001$). Het milieu verandert net als de vegetatie met de hoogte (figuur 3). De gemiddelde



Figuur 2. De relatie tussen a) relatief vochtgehalte en b) biomassa (volume) en de gemiddelde milieu-indicator­getallen voor vocht en nutriënten (kwantitatief)

vochtgetallen, zuurgraadgetallen en nutriëntgetallen nemen met toenemende hoogte af. De gemiddelde vochtgetallen beslaan bijna het gehele mogelijke spectrum met waarden tussen 2,6 (heel droog) en 10 (heel nat). Ook de gemiddelde nutriëntgetallen verschillen sterk met waarden tussen 2,2 (heel nutriëntenarm) en 7,4 (nutriëntenrijk). De zuurgraadgetallen reiken van heel basisch en op kalkrijke bodem wijzend (gemiddeld 8) in het laagste natte gedeelte tot 4 (zwak zuur) in het hoogste gedeelte. De gemiddelde lichtgetallen veranderen nauwelijks. Zij liggen gemiddeld tussen 7 en 8, typisch voor niet beschaduwde graslandgemeenschappen.



Figuur 3. De relatie tussen hoogte boven NAP en gemiddelde milieu-indicatorgetallen.

Er is een verschil in de mate van correlatie tussen hoogte en indicatorgetallen (tabel 1). De statistische analyse werd, op basis van de vegetatieanalyse, apart voor proefvlakken beneden en boven 3,10 m boven NAP gedaan. Tussen gemiddelde vochtgetallen en hoogte boven NAP bestaat een significant lineair verband. Naast elkaar liggende proefvlakken beïnvloeden elkaar statistisch gezien niet (geen autocorrelatie). De zuurgraadgetallen laten geen lineair verband met de hoogte zien. Binnen de hygroseeks verandert rond de 2,10 m boven NAP - daar waar de riet-klasse en de klasse van de kleine zeggen in elkaar overgaan - de richting van de relatie. Hetzelfde patroon is voor de nutriëntgetallen waar te nemen. Beide milieufactoren laten door dit gedrag een sterke autocorrelatie zien. Verrassend is, dat de lichtgetallen een statistisch significant patroon laten zien. In de hygroseeks nemen deze met toenemende hoogte af en in de xeroseeks met toenemende hoogte toe. De lichtgetallen hangen vooral samen met de dekking en de gelaagdheid van de vegetatie welke in het middelste deel het grootst is.

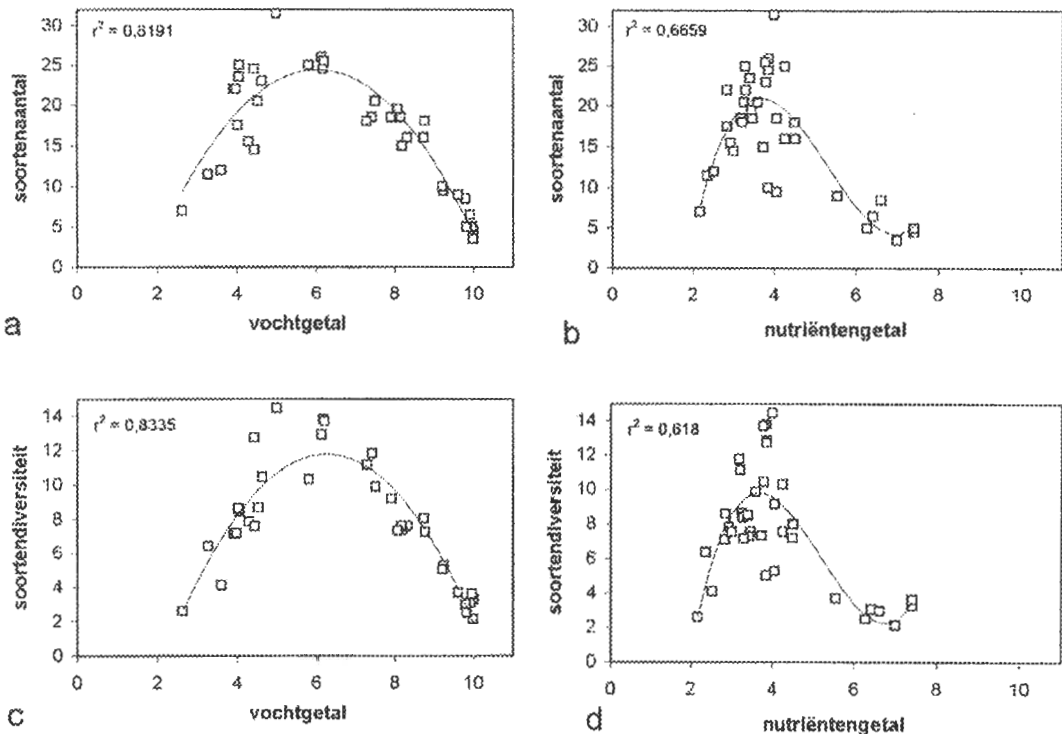
Milieufactoren en soortendiversiteit. Het soortenaantal per vierkante meter varieert van 4 tot 32 soorten met een bijbehorende soortendiversiteit (1/D) van 2 t/m 15.

Het verband tussen soortendiversiteit (1/D) en soortenaantal S is sterk positief ($r = 0,92$, $r^2 = 0,81$, $p < 0,001$). De spreiding ligt bij plusminus 3,5 soorten. In de volgende analyses wordt soortenaantal en soortendiversiteit 1/D gebruikt. Beide maten laten dezelfde verbanden zien, soortenaantal alleen minder sterk.

Figuur 4 en tabel 2 laten de samenhang zien tussen milieufactoren en het soortenaantal en de soortendiversiteit 1/D. In bijna alle gevallen heeft de relatie de vorm

Tabel 1. Relatie tussen hoogte boven NAP en gemiddelde milieu-indicatorgetallen volgens Ellenberg et al. (1992). reeks: groep vegetatiezones, hygro: hygroreeks (< 3,10 m boven NAP), xero: xeroreeks (> 3,10 m boven NAP), N: aantal proefvlakken (op basis van gemiddeldes van 2 proefvlakken), rPearson: correlatiecoëfficiënt van Pearson, r²adj: determinatiecoëfficiënt aangepast voor kleine N, rinterpr: interpretatie correlatie, aD-W : Durbin-Watson statistiek (toets autocorrelatie), auto: interpretatie autocorrelatie.

milieufactor	reeks	N	model	rPearson	r ² adj	pmodel	rinterpr	aD-W	auto
vocht	hygro	24	lineair	-0,98	0,95	< 0,001	sterk	2,12	nee
	xero	13	lineair	-0,79	0,59	0,001	matig	1,98	nee
nutriënten	hygro	24	lineair	-0,71	0,48	n.v.t.	matig	0,30	ja
	xero	13	lineair	-0,75	0,52	0,003	matig	2,04	nee
zuurgraad	hygro	24	lineair	-0,31	0,05	n.v.t.	geen	0,99	ja
	xero	13	lineair	-0,48	0,16	0,096	geen	1,74	nee
licht	hygro	24	lineair	-0,65	0,39	n.v.t.	zwak	0,96	ja
	xero	13	lineair	0,70	0,45	0,007	matig	1,98	nee



Figuur 4. De relatie tussen gemiddelde milieu-indicatorgetallen en soortenaantal of soorten diversiteit 1/D voor alle soorten (windbloemen en insectenbloemen).

van een optimumcurve. Vocht toont de beste samenhang met soortenaantal en soortendiversiteit. Het maximum aan soorten wordt bereikt in de zone met de vochtige grond tussen 2,50 en 3,10 m boven NAP.

Voor de gemiddelde nutriëntengetallen wordt het maximum tussen 3 en 4 bereikt, wijzend op een bodem die tussen nutriëntenarm en nutriëntenrijk staat.

Tabel 2. Relatie tussen gemiddelde milieu-indicatorgetallen volgens Ellenberg en de soortendiversiteit 1/D (groep: Wi+In: soorten met windbloemen en insectenbloemen samen, Insect: soorten met insectenbloemen). N = aantal proefvlakken (74/2), maximum: milieu-getallen met maximale soortendiversiteit. Zie ook tabel 2.

milieufactor	N	groep	model	r _{Pearson}	r ² _{adj}	P _{model}	r _{interpr}	maximum
vocht	37	Wi+In	kwadratisch	0,91	0,82	< 0,001	sterk	4,4 t/m 7,4
	37	Insect	kwadratisch	0,83	0,68	< 0,001	sterk	5,0 t/m 6,2
nutriënten	37	Wi+In	derde macht	0,79	0,58	< 0,001	matig	3,2 t/m 4,2
	37	Insect	derde macht	0,70	0,45	<0,001	matig	3,8 t/m 4,0
zuurgraad	37	Wi+In	kwadratisch	0,47	0,18	0,012	zwak	6,1 t/m 7,4
	37	Insect	kwadratisch	0,26	0,01	0,3	geen	6,3 t/m 7,4
licht	37	Wi+In	lineair	-0,51	0,23	0,014	zwak	6,8 t/m 6,7
	37	Insect	lineair	-0,47	0,19	0,004	zwak	6,8 t/m 6,7

De spreiding is precies in deze zone het grootst en daarmee de samenhang relatief klein. Typisch is de lange staart bij hogere nutriëntenbeschikbaarheid. Het maximum aan soortendiversiteit bij de gemiddelde zuurgraadgetallen (alleen tabel 2) wordt ongeveer bereikt in het midden tussen minimale en maximale waarden die in de Libellenvallei voorkomen, dus bij zwakzuur tot zwakbasisch (tussen gemiddeld 6 en 7). De resultaten van de statistische analyse geeft tabel 2. De analyse werd gedaan voor soorten met windbloemen en insectenbloemen samen en voor soorten met insectenbloemen alleen. In beide groepen tonen de gemiddelde vochtgetallen de sterkste correlatie met de soortendiversiteit 1/D.

Milieufactoren en bloembioologie. In de Libellenvallei hebben van de ongeveer 160 voorkomende plantensoorten 47 soorten windbloemen en 113 soorten insectenbloemen (tabel 3). Daarmee domineren de insectenbloemen wat betreft soorten-aantal, er komen meer dan tweemaal zo veel soorten met insectenbloemen dan met windbloemen voor. Van de 47 soorten met windbloemen (vooral grassen, zeggen en russen) komt 78% in de proefvlakken voor. Van de 113 soorten met insectenbloemen zijn het 65%. De soorten met insectenbloemen tonen in de vallei een gradueel verschil aan complexiteit (zie index tabel 3). Alle 6 groepen komen in de proefvlakken voor, de 3 hoofdgroepen (allofiel, hemifiel, eufiel) zijn ieder met

Tabel 3. Plantensoorten en hun bloembioogie in de Libellenvallei (soorten met * niet in de proefvlakken)

Windbloemen:

Agrostis capillaris		Corynephorus canescens		Juncus bufonius	*
Agrostis stolonifera		Danthonia decumbens	*	Juncus conglomeratus	*
Aira praecox		Eleocharis palustris		Koeleria macrantha	
Ammophila arenaria		Elymus athericus		Luzula campestris	
Anthoxanthum odoratum	*	Elytrigia repens		Phleum arenarium	
Bolboschoenus maritimus		Equisetum arvense		Phleum pratense bertolonii	*
Briza media		Equisetum palustre		Phragmitis australis	
Bromus hordeaceus		Festuca ovina		Plantago lanceolata	
Bromus tectorum	*	Festuca pratensis	*	Plantago major	
Calamagrostis epigejos		Festuca rubra		Poa pratensis var. humilis	
Calammophila baltica	*	Helictotrichon pubescens		Poa trivialis	*
Carex arenaria		Hippophae rhamnoides		Rumex acetosa	
Carex flacca		Hippuris vulgaris		Rumex acetosella	*
Carex oederi		Holcus lanatus		Schoenoplectus tabernaemontani	
Carex pseudocyperus	*	Juncus alpinoarticulatus		Typha latifolia	
Carex trinervis		Juncus articulatus			

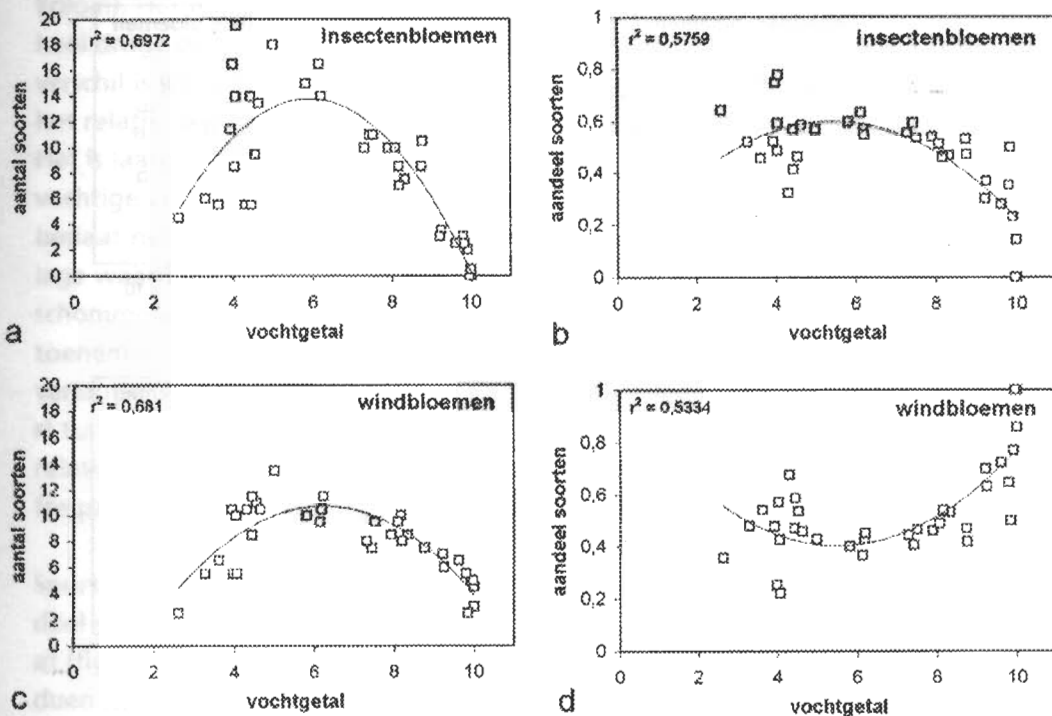
Insectenbloemen:

allofiel		index	hemifiel	index	eufiel	index
Alisma gramineum	11*	Cirsium arvense	22*	Calamintha acinos	30	
Daucus carota	10*	Crepis capillaris	19	Cynoglossum officinale	29	
Galium mollugo s.l.	10	Epilobium hirsutum	22	Echium vulgare	31	
Galium palustre	10	Erigeron acris	18*	Euphrasia stricta	31	
Galium verum	10	Eupatorium cannabinum	22*	Gentiana cruciata	28	
Hydrocotyle vulgaris	10	Hieracium pilosella	19	Gentianella amarella	28	
Pastinaca sativa	10*	Hieracium umbellatum	19*	Glechoma hederaceae	30*	
Ranunculus scleratus	10*	Hypochaeris radicata	19	Lonicera periclymenum	30*	
Sambucus nigra	10*	Leontodon autumnalis	19	Odontites vernus serotinus	30	
Torilis japonica	10*	Leontodon saxatilis	19	Polygonatum odoratum	31	
Viburnum opulus	10*	Ligustrum vulgare	18	Silene nutans	30	
Achillea millefolium	16	Linum catharticum	22	Solanum dulcamara	28*	
Agrimonia eupatoria	14*	Mentha aquatica	22	Trifolium pratense	31*	
Arabis hirsuta	13	Parnassia palustris	21	Trifolium repens	31	
Arenaria serpyllifolia	13	Picris hieracioides	19	Vicia lathyroides	28	
Berberis vulgaris	15*	Samolus valerandi	21	Dactylorhiza incarnata	35	
Cardamine hirsuta	15*	Sonchus arvensis	19	Dactylorhiza majalis	35	
Cerastium arvense	16	Sonchus asper	19*	Epipactis palustris	34	
Cerastium fontanum	14	Taraxacum laevigatum	19	Iris pseudacorus	37*	
Cerastium semidecandrum	14	Taraxacum officinale	19	Lathyrus pratensis	33	
Conyza canadensis	17*	Thymus pulegioides	22	Linaria vulgaris	34*	
Crataegus monogyna	13	Tragopogon pratensis	20*	Lotus corniculatus	33	
Epilobium parviflorum	14*	Valeriana officinalis	18	Ononis repens	33	
Erodium cicutarium	14	Verbascum thapsus	20*	Orobanche caryophyllea	33	
Erodium lebelii	14	Veronica catenata	19*	Orobanche picrides	33*	
Erophila verna	13	Bryonia dioica	23*	Polygala vulgaris	34	
Euonymus europaeus	14*	Cardamine pratensis	23	Prunella vulgaris	33	
Geranium molle	14	Cirsium vulgare	23	Rhinanthus angustifolius	35	
Lycopus europaeus	16*	Veronica arvensis	23	Viola canina	33	
Potentilla reptans	13*	Centaurium littorale	24*	Viola hirta	33	
Ranunculus acris	13*	Pyrola rotundifolia	24*	Viola tricolor ssp.curtisii	34	
Ranunculus repens	13	Veronica officinalis	24			
Rorippa microphylla	14	Carlina vulgaris	25*			
Rosa canina	14	Centaurea jacea	25*			
Rosa rubiginosa	14*	Myosotis arvensis	25*			
Rubus caesius	14	Myosotis ramosissima	25*			
Sagina nodosa	15*	Asparagus officinalis	27*			
Salix repens	13	Lythrum salicaria	27			
Saxifraga tridactylites	13*					
Sedum acre	14					
Senecio jacobaea ssp. dunensis	15					
Senecio viscosus	15*					
Senecio vulgaris	15*					
Stellaria pallida	14*					

index (complexiteit van de bloemen):
 allofiel, groep 1: 8-12 punten
 allofiel, groep 2: 13-17 punten
 hemifiel, groep 3: 18-22 punten
 hemifiel, groep 4: 23-27 punten
 eufiel, groep 5: 28-32 punten

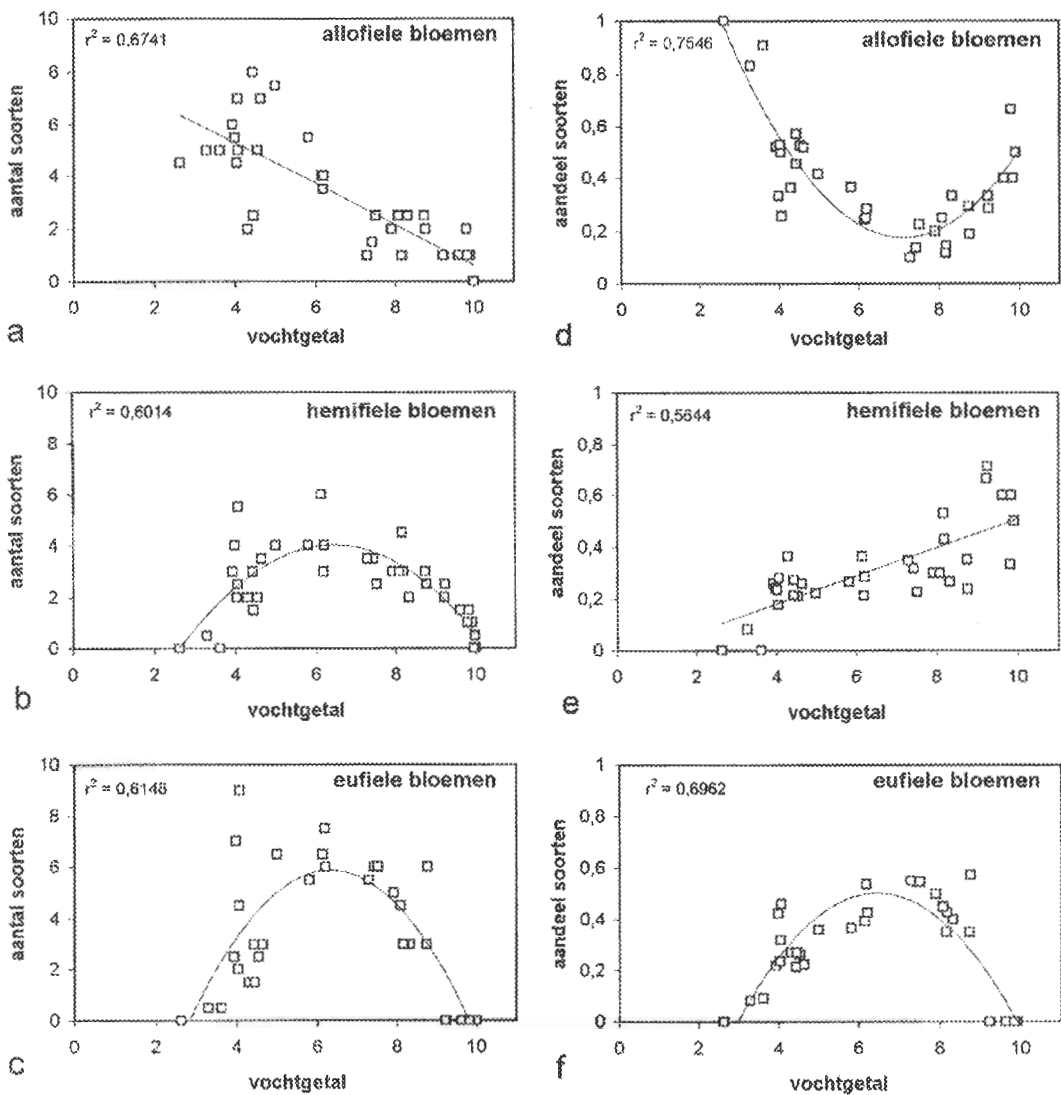
ongeveer een derde van de soorten vertegenwoordigd. Houdt men rekening met de som van de frequentie van de soorten van alle proefvlakken, zijn hier de soorten met weinig complexe bloemen (allofiel) echter met 50% veel sterker aanwezig dan de soorten met matige (hemifiele) en hoge complexiteit (eufiele soorten, ieder 25%). In de volgende analyse wordt alleen de samenhang tussen vocht en bloembioologische kenmerken van de gemeenschappen onderzocht. Een samenhang met de andere milieu-indicatorgetallen kon niet worden aangetoond en wordt daarom hier niet verder beschreven.

In de proefvlakken varieert het aantal soorten met insectenbloemen van 0 tot 20 (figuur 5a). Het aantal windbloemige soorten ligt met 2 tot 14 soorten wat lager (figuur 5c). De verandering van het soortenaantal van beide groepen loopt parallel en verandert met de gemiddelde vochtgetallen. Het maximum aan soorten wordt bereikt boven de winterse hoogwaterlijn (vochtgetallen van 4 t/m 6 = zone 4 t/m 6 in figuur 1). Opvallend is de grote variatie rond gemiddelde vochtgetallen van 4 en 5 voor soorten met insectenbloemen. Soorten met windbloemen tonen een veel gelijkmatigere verdeling langs de vochtgradiënt (zie ook tabel 4). Het relatieve aandeel aan soorten met insectenbloemen is het grootst in het middengedeelte van het vochtspectrum en het kleinst aan de extremen einden (figuur 5b). Soorten met windbloemen laten het tegenovergestelde gedrag zien. Hier is het aandeel aan soorten aan de extremen einden (heel nat en heel droog) het grootst (figuur 5d). De 3 verschillende bloemtypen bereiken maximaal tussen 6 en 8 soorten per proefvlak (figuur 6, linker kolom). Het soortenaantal verandert met het vochtgehalte van de bodem respectievelijk de hoogte boven NAP. Het patroon verschilt per groep. De



Figuur 5. De relatie tussen gemiddelde vochtgetallen en het aantal soorten (linker kolom) of aandeel soorten (rechter kolom) met insectenbloemen of windbloemen. Aantal soorten = gemiddeldes van 2 proefvlakken. De vegetatiezones in figuur 1 stemmen overeen met de gemiddelde vochtgetallen.

meeste soorten met eenvoudige (allofiële) bloemen komen in de droge zone voor (vochtgetallen van 3 t/m 5), het minste aantal met 1 of 2 soorten in de vochtige zones. Die relatie is lineair en wijkt daarmee duidelijk van het patroon van alle insectenbloemen samen af (zie figuur 5a). De 5 t/m 8 soorten met allofiële bloemen in de droge zone zijn meestal klein, vaak eenjarig en in staat tot spontane zelfbestuiving (zie ook tabel 4). Van de overblijvende soorten zijn het vooral Dauwbraam (*Rubus caesius*), Geel walstro (*Galium verum*) en Muurpeper (*Sedum acre*) die het beeld bepalen. In de natte zones is het vooral Waternavel (*Hydrocotyle vulgaris*) die met heel kleine en nauwelijks opvallende bloemen deze groep vertegenwoordigt. Ook deze soort is in staat zich zelf te bestuiven. Ze vermeerderd zich bovendien vegetatief. De allofiële soorten bloeien verdeeld over het hele seizoen (hoofdbloei-tijden van april t/m juli, dat zijn fenofasen tussen 3 en 8 in tabel 4). Soorten met hemifiële bloemen (figuur 6b) volgen met hun soortenaantallen de



Figuur 6. De relatie tussen gemiddelde vochtgetallen en het aantal soorten (linkerkolom en het aandeel soorten (rechter kolom) met verschillende mate van aanpassing aan insectenbezoek. Allofiel = laag niveau, hemifiel = gemiddeld niveau, eufiële = hoog niveau, zie ook kader bloembioogie.

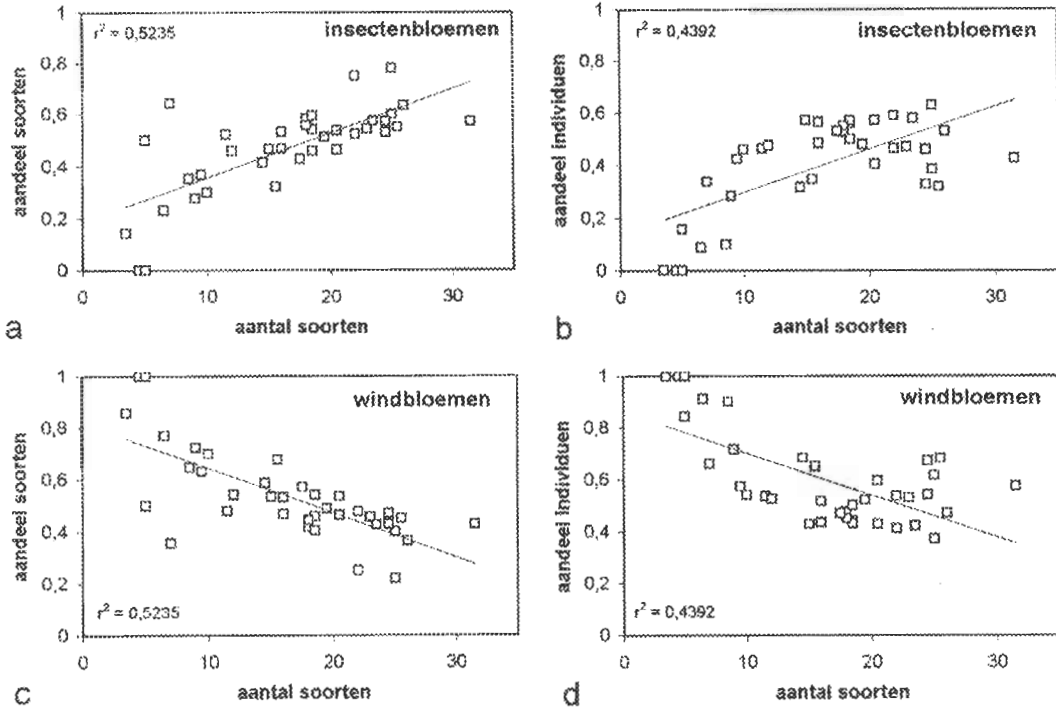
algemene optimumcurve van de soorten met insectenbloemen (zie figuur 5a). De curve is echter vlakker dan die van de soorten met insectenbloemen. Dit betekent dat het voorkomen van hemifiele soorten verhoudingsgewijs weinig door het milieu (vocht) wordt beïnvloed. Wel verandert de soortensamenstelling (tabel 4). In de natte zones (de hygoreeks) is het vooral Watermunt (*Mentha aquatica*) die door haar constante aanwezigheid aan het voorkomen van de hemifiele soorten bijdraagt, in de droge zones (de xeroreeks) is het Grote tijm (*Thymus pulegioides*). In de zones 5 en 6 hebben vooral soorten van de composietenfamilie een groot aandeel aan het voorkomen van hemifiele soorten. In het geheel bloeien de soorten met hemifiele bloemen vooral in de zomer (fenofase 6 t/m 7).

De soorten met complex gebouwde bloemen (eufiele bloemen) laten net zo een optimumcurve als de insectenbloemen in het geheel zien (figuur 6c). Zij mijden vooral de heel natte (9 en 10) en de heel droge zone (3). De piek aan soorten wordt in het matig vochtige gedeelte tussen 2,50 en 3,50 m (zone 7 t/m 5) bereikt. Een groot aandeel aan deze piek hebben Grote brunel (*Prunella vulgaris*), Stijve ogentroost (*Euphrasia stricta*) en Grote ratelaar (*Rhinanthus angustifolius*) (zie ook tabel 4). Verrassend is de erg grote spreiding aan soorten in de zone 4. Het varieert van 1 tot 9 soorten per proefvlak. In deze zone komen heel veel verschillende eufiele soorten voor, maar ze zijn bijna alle zeldzaam met hier en daar een individu (dus een lage dichtheid).

Het relatief aandeel soorten met allofiele, hemifiele en eufiele bloemen verandert duidelijk met de verandering van het vochtgehalte van de bodem (figuur 6, rechter kolom). Het maximale relatieve aandeel soorten met allofiele bloemen wordt in de heel droge en de heel natte zone bereikt, het minimum in de vochtige zone. Het verschil is verrassend groot met 100% maximaal en 20% minimaal. Het verloop van het relatief aandeel van soorten met eufiele bloemen is precies spiegelsymmetrisch. Het is laag aan de extreme einden en maximaal in het middengedeelte in de vochtige zones. Het verschil is minder groot dan bij de allofiele bloemen, maar beslaat het bereik van 0 tot 60%. De soorten met hemifiele bloemen tonen heel lage waarden in de droge zone (0 tot 15%). Vanaf de vochtige zone is een sterke schommeling tussen 30 en 60% te zien. In totaal is er een tendentie voor een toenemend aandeel hemifiele soorten in richting natte zones. De verklaarde variantie voor de getekende kromme is in alle drie gevallen relatief groot met een r^2 tussen 0,56 en 0,76 en een significantie van $p < 0,01$. Dezelfde patronen laten de relatieve aandelen van allofiele, hemifiele en eufiele bloemen op basis van de frequenties van de soorten zien (geen figuur).

Soortendiversiteit en bloembioologie. Met toenemend soortenaantal neemt het aandeel soorten met insectenbloemen toe en het aandeel soorten met windbloemen af (figuur 7, linker kolom). Deze samenhang is ook op basis van het aantal individuen aan te tonen (figuur 7, rechter kolom). Het verschil tussen de proefvlakken is groot en reikt van gemiddeld 80% in soortenarme proefvlakken naar gemiddeld 40% in soortenrijke proefvlakken voor de soorten met windbloemen en omgekeerd voor soorten met insectenbloemen.

Deelt men de soorten met insectenbloemen op naar hun mate van aanpassing aan insectenbezoek (figuur 8), dan is geen significante samenhang aan te tonen tussen soortenaantallen en bloembioogie van de soorten voor de gegevens langs de hele gradiënt. Dit is geldig als men soortenaantallen van insectenbloemen vergelijkt met het relatieve aandeel soorten (figuur 8, linker kolom) en met het relatieve aandeel



Figuur 7. De relatie tussen gemiddelde vochtgetallen en het aandeel soorten (linker kolom) en het aandeel individuen (rechter kolom) met insectenbloemen of windbloemen.

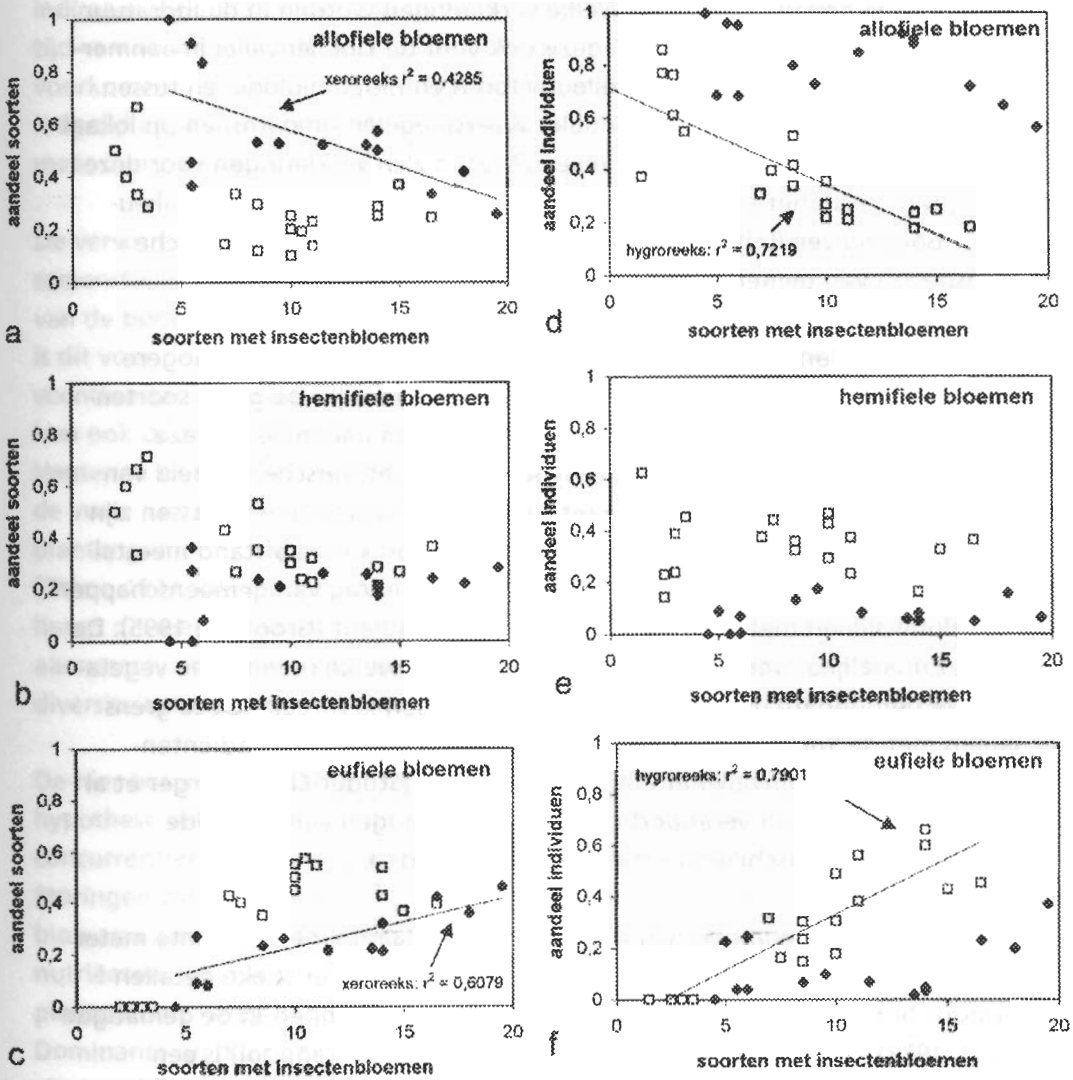
individuen (figuur 8, rechter kolom). Er zijn wel tendenties zichtbaar, die met de gegevens van de literatuur in overeenstemming zijn: met toenemende soortenrijkdom bestaat er een tendentie voor een afname van eenvoudige (allofiele) bloemen en een toename van complexe (eufiele) bloemen.

Voor een verdergaande analyse werden de twee vegetatiereksen gescheiden. De ene groep proefvlakken ligt in de natte en vochtige zones, de hygoreeks, en de rest in de droge zones, de xeroreeks. De proefvlakken zijn in de spreidingsdiagrammen door verschillende symbolen gekenmerkt. De resultaten verschillen als men de analyse op basis van soortenaantallen en individuaantallen maakt. Dit hangt samen met het verschil aan heterogeniteit binnen de twee vegetatiereksen. In de hygoreeks zijn de individuaantallen (frequenties) veel gelijkmatiger over de drie bloembioologische groepen verdeeld dan in de xeroreeks (zie tabel 4).

In de hygoreeks zijn veel voorkomende soorten (dominantie 3 t/m 5) in alle drie bloembioologische groepen vertegenwoordigd, in de xeroreeks alleen bij de allofiele soorten. Daarom is in de xeroreeks een verband tussen soortenrijkdom en aandeel van bloembioologische groepen op basis van soortenaantallen aantoonbaar en in de hygoreeks op basis van individuaantallen.

Op basis van soortenaantallen (figuur 8, linker kolom) neemt in de xeroreeks met

toenemend soorten aantal het aandeel van soorten met eenvoudige (allofiele) bloemen af en dat van soorten met complexe (eufiele) bloemen toe. Het verband is matig met r^2 waarden tussen 0,4 en 0,6 maar wel significant. Het aandeel van hemifiele soorten verandert niet met het soorten aantal. In de hygoreeks is geen lineair verband tussen het soorten aantal en het aandeel soorten met allofiele en eufiele bloemen aan te tonen, zij volgen eerder een kwadratisch model.



Figuur 8. De relatie tussen soorten aantal en het aandeel soorten (linker kolom) of het aandeel individuen (rechter kolom) met verschillende mate van aanpassing aan insectenbezoek. Het aandeel soorten of individuen wordt betrokken op het soorten aantal van de insectenbloemen per proefvlak. De proefvlakken zijn opgedeeld in hygoreeks (beneden 3,10 m + NAP, vierkantjes) en xeroreeks (boven 3,10 m + NAP, zwarte ruitjes).

Op basis van het aandeel aan individuen (figuur 8, rechter kolom) is een soortgelijk patroon voor de hygoreeks te zien. In de hygoreeks neemt met toenemend soorten aantal het relatief aandeel van individuen met eenvoudige (allofiele) bloemen af en dat van individuen met complexe (eufiele) bloemen toe. Het verband is sterk met r^2 waarden om de 0,75. Het aandeel individuen met hemifiele bloemen laat geen samenhang met de diversiteit zien. In de xeroreeks bestaat op basis van

individueaantallen geen verband tussen soortenaantal en aandeel van de drie niveaus van aanpassing. In totaal is het aandeel individuen met allofiele bloemen groot en met hemifiele en eufiele klein.

Discussie

In de discussie zal eerst op de relaties tussen milieufactoren en soortenrijkdom worden ingegaan. Stemmen de geobserveerde patronen op lokaal niveau overeen met in de literatuur beschreven patronen? Welke verklaringen worden in de literatuur voor deze patronen gegeven en komen deze ook voor de Libellenvallei in aanmerking? Daarna wordt de relatie tussen milieufactoren en bloembioogie en tussen soortenrijkdom en bloembioogie behandeld. Weerspiegelen de patronen op lokaal niveau bekende patronen op regionaal niveau? Laten zich verklaringen voor deze verbanden geven? Aan het eind zal worden besproken, welke betekenis milieufactoren en soortendiversiteit hebben voor de verschillen in bloembioologische kenmerkenspectra van gemeenschappen.

Soortensamenstelling en soortendiversiteit. De Libellenvallei is met 160 hogere plantensoorten op een oppervlakte van 2,5 ha zeer soortenrijk. De grote soortenrijkdom wordt vooral veroorzaakt door een grote rijkdom aan milieus. Deze rijkdom weerspiegelt zich ook in de grote syntaxonomische verscheidenheid van het vegetatiecomplex, gemeenschappen uit tenminste 4 verschillende klassen zijn vertegenwoordigd. De soortensamenstelling verandert op kleine afstand meestal zonder duidelijke grenzen (figuur 1). Dit is een typisch gedrag van gemeenschappen in vochtige duinvalleien met een uitgesproken milieugradiënt (Grootjans 1995). De enige relatief duidelijke grens bestond rond zone 6, om welke reden twee vegetatiereeksen werden onderscheiden, een hygoreeks en een xeroreeks. Deze grens hangt samen met de winterse hoogwaterlijn en kwam ook in een gradiëntenanalyse in een vochtig duinvallei in Wales te voorschijn (Studer-Ehrensberger et al 1993). Zij ontstaat door een verandert concurrentievermogen van bepaalde plantensoorten onder verschillende milieuomstandigheden.

Naast de soortensamenstelling verschilt ook het soortenaantal per vierkante meter van 4 tot 32 hogere plantensoorten (figuur 4a). Dit zijn karakteristieke getallen voor niet door bomen of struiken gedomineerde gemeenschappen in de gematigde zone (Grime 1973). Het regionale soortenreservoir (of de soortenpool) is een belangrijke factor die de verschillen in soortenrijkdom van de proefvlakken kan beïnvloeden (Grime 1979, Zobel 1997). Vergelijkt men de soortenaantallen in de Libellenvallei (zie figuur 4 en tabel 4) met die van de bijbehorende plantengemeenschappen in Nederland (Schaminée et al. 1995b, 1996), dan is de overeenstemming treffend. Gemeenschappen uit het Riet-verbond hebben gemiddeld 9 soorten (zone 10), van het Vlotgras-verbond (met de Lidsteng-associatie) 12 (zone 9) en van de klasse der Kleine zeggen 19 (zone 8 en 7). Het maximum wordt bereikt in gemeenschappen uit de klasse der matig voedselrijke graslanden met gemiddeld 31 soorten (zone 6 en 5). De twee verbonden van de droge graslanden op zandgrond (zone 4 en 3) zijn met gemiddeld 26 en 15 soorten weer soortenarmer, net als in de Libellenvallei. De meeste van deze gemeenschappen komen in Nederland meestal

veel grootschaliger voor dan in de Libellenvallei. Toch weerspiegelen de gemeenschappen in de Libellenvallei in het klein de diversiteit van de gemeenschappen op regionaal niveau.

Milieufactoren en soortendiversiteit. De gemiddelde vochttoestand van de bodem toont de grootste variatie van de milieufactoren in de Libellenvallei, variërend van heel nat tot extreem droog. De hoogte boven NAP is rond de kwelplasjes een goede indicator (figuur 3). Ook volgens Noest (1994) bleek hoogte boven NAP, naast leeftijd van de vallei en afstand tot de buitenduinen, de beste verklaring voor het voorkomen van soorten in vochtige duinvalleien te zijn. Opvallend is, dat het hele mogelijke spectrum gemiddelde vochtgetallen al bij een hoogteverschil van niet meer dan 2 meter is aan te tonen.

De verschillen in soortenaantallen en soortendiversiteit 1/D zijn net als de soortensamenstelling gecorreleerd met het milieu (tabel 2 en figuur 4). De vochttoestand van de bodem toont een sterk verband met de soortendiversiteit. In mindere mate is dit voor de nutriëntengehalten (als maat voor de biomassa) het geval. Dat de vochttoestand een betere samenhang met soortendiversiteit toont dan biomassa kon ook door Gough et al. (1994), Grace & Pugsek (1997), Grace & Jutila (1999) en Venterink et al. (2001) worden aangetoond. Het verband neemt in de Libellenvallei de vorm aan van een optimumcurve. Een optimumcurve is typisch als verschillende plantengemeenschappen langs een milieugradiënt met elkaar worden vergeleken (Grime 1973, Tilman & Pacala 1993). Als alleen een lineair verband wordt gevonden hangt dit meestal samen met de lengte van de gradiënt (Pausa & Austin 2001). Om aannemelijk te maken dat werkelijk het milieu in een causaal verband met de diversiteit staat, zullen de mogelijke factoren uitvoeriger worden besproken.

De hier besproken factoren steunen op een hypothese van Grime (1979). In deze hypothese wordt de invloed van storing, stress en het voorkomen van dominante, concurrentiekrachtige planten op het verschil in soortendiversiteit benadrukt. Storingen zijn regelmatige overstroming, begrazen of maaien, waardoor de biomassa afneemt. Stress betekent voor planten een tekort aan water, zuurstof of nutriënten, waardoor groeien moeilijker wordt. De mate van dominantie van een plantensoort hangt samen met bepaalde vegetatieve kenmerken (Grime 1973). Dominante en daarmee concurrentiekrachtige soorten worden bijvoorbeeld hoog, zijn overblijvend met een grote omvang (bijvoorbeeld door vegetatieve vermeerdering), groeien snel en produceren veel strooisel. In het onderzoeksgebied is Riet (*Phragmites australis*) een goed voorbeeld. Concurrentiezwakke, niet dominante soorten zijn klein, eenjarig of groeien langzaam en produceren weinig strooisel. Het Kandelaartje (*Saxifraga tridactylites*) is een voorbeeld voor een eenjarige plant en Grote tijm (*Thymus pulegioides*) voor een meerjarige maar langzaam groeiende soort.

Bij een hoog niveau aan nutriënten en weinig storing zoals in de natte zones in de Libellenvallei domineren slechts een paar zeer concurrentiekrachtige soorten die andere soorten onderdrukken (zoals *Phragmites australis*). Deze soorten worden

alleen verdrongen als storing of stress optreedt. Met afnemend vocht en nutriënten, toenemende storing door wisselende waterstand en door het jaarlijkse maaien en afvoeren van de biomassa neemt de diversiteit in richting naar de hogere delen langzaam toe (zone 8 en 7). Het maximum aan diversiteit wordt in de zone met de vochtige grond bereikt (rond de zone 6). Dominante soorten verdwijnen. Boven een bepaalde maat van storing en stress neemt het aantal soorten weer af. In de vallei wordt de bodem boven de 3,10 m droger. De vegetatielaag kan op het nu losse zand door betreding en wind regelmatig worden vernietigd. Ook neemt de stress door water- en voedseltekort toe. De draagkracht van de habitat wordt kleiner. In deze zones (5 t/m 3) komen vooral klein blijvende en vele eenjarige soorten voor. Volgens Grime (1979) zijn daarnaast weinig soorten in staat om de extreme condities van een nutriëntentekort en sterke storing te tolereren.

Naast de beschreven factoren wordt het maximale potentiële aantal soorten per vierkante meter door de zuurgraad van de grond beperkt (Grime 1979). Met toenemend zuurgraad neemt het aantal potentiële soorten af. In Engeland konden bij pH 6.5 maximaal 40 soorten en bij pH 3.5 maximaal 10 soorten bij de biomassa-waarden met het grootste soorten aantal worden vastgesteld (Grime 1979). Voor de flora van Nederland is het soortenreservoir voor lagere zuurgraadgetallen kleiner dan voor hogere zuurgraadgetallen (Schaffers & Sykora 2000). In de Libellenvallei bestaat voor de xeroreeks (boven de 3,10 m) een positief lineair verband tussen zuurgraad en diversiteit ($r^2 = 0,66$, $p < 0,01$). Ook de grote variatie aan soortendiversiteit tussen de nutriëntengehalten van 3 en 4 (figuur 4b en 4d) zou gedeeltelijk op verschillen in zuurgraad kunnen berusten.

Alle genoemde factoren dragen min of meer bij aan het verschil in diversiteit. Interessant is, dat op zo kleine schaal alle factoren die Grime beschrijft een rol spelen en dat vooral vocht als factor belangrijk is. Een vochtige duinvallei blijkt een uitstekend voorbeeld voor de theorie van Grime te zijn. De Libellenvallei kan dus in een notendop de samenhang tussen milieu en soortendiversiteit van plantengemeenschappen tonen.

Milieufactoren en bloembioecologie. In de Libellenvallei domineren de door insecten bestoven soorten: er komen ongeveer twee keer zo veel soorten met insectenbloemen dan windbloemen voor. In het algemeen neemt het aandeel windbloemiger soorten in Midden-Europa in richting van de kust toe, van 27% in het binnenland naar 36% op de eilanden dicht bij de kust en 47% op ver verwijderde eilanden (Knuth 1898). De verhouding in de Libellenvallei is typisch voor een kustflora. Naast flora's onderscheiden zich ook plantengemeenschappen in hun aandelen. In Duitsland reiken de aandelen van soorten met windbloemen van 100% in een *Salicornietum* tot 20% in *Festuco-Brometum* (Kugler 1971). Deze grote variatie tussen gemeenschappen is ook in de Libellenvallei aan te tonen. In de vallei is deze gecorreleerd met het milieu: hoe extremer het milieu, hoe groter het relatieve aandeel windbloemen (figuur 5). Dit is geldig voor soorten als ook individuen.

De door insecten bestoven soorten laten een gradueel verschil van morfologische

complexiteit zien (tabel 3). De verdeling over de 3 niveaus van morfologische aanpassing aan bloembezoek (40% allofiele, 34% hemifiele en 27% eufiele soorten) komt ongeveer overeen met de verdeling van de flora in het zuiden van Zweden (Loew 1894). De Midden-Europese flora zonder Alpen heeft een sterkere dominantie van eufiele soorten (34% allofiele, 26% hemifiele en 40% eufiele soorten). Dit komt in de Libellenvallei wel meer overeen met de verdeling in alle proefvlakken samen (32%, 32%, 35%). Daar tegenover verschillen de vegetatiezones duidelijk in hun aandelen aan bloembioologische groepen (figuur 6 en tabel 4). Het aandeel soorten met eenvoudige (allofiele) bloemen verschilt tussen 100 en 20%, het aandeel soorten met complexe (eufiele) bloemen tussen 0 en 60%. Dit is verrassend veel als men bedenkt, dat het aandeel soorten voor alle proefvlakken samen voor ieder groep ongeveer een derde is. Het verschil tussen vegetatiecomplex en aparte gemeenschappen zou een aanwijzing kunnen zijn, dat alleen een heel vegetatiecomplex een volledig en karakteristiek spectrum bloemtypen bevat. Zoals onderzoek op regionale schaal aantoonde (Loew 1894, Arroyo et al. 1982 en 1985), bestaat ook in de Libellenvallei een samenhang tussen milieufactoren en de bloembioologie van de soorten. In richting extreme milieumomstandigheden neemt het aandeel soorten en individuen met complexe bloemen af en met eenvoudige bloemen toe. Bijzonder is dat dit een minimum respectievelijk maximum verloop langs een milieugradiënt is (Fig. 6). Dit wordt hier voor het eerst aangetoond. Tot nu toe zijn er alleen min of meer lineaire samenhangen langs hoogtegradiënten (Loew 1884, Arroyo et al. 1982 en 1985) of breedtegraadgradiënten (Loew 1894, Eberling & Olesen 1999) aangetoond. In beide gevallen zijn deze gradiënten met een verschil in temperatuur gecorreleerd.

Bloembioologie

De belangrijkste factor ter verklaring van het voorkomen van plantensoorten met bepaalde bloemtypen blijkt in de Libellenvallei de vochttoestand van de bodem te zijn. Temperatuur en licht zijn voor het hele vegetatiecomplex hetzelfde. Zuurgraad en nutriëntenbeschikbaarheid tonen geen duidelijk verband met de bloembioologie. In de literatuur wordt meestal ervan uitgegaan, dat door het milieu in eerste instantie bestuivers en niet bloemtypen in hun verspreiding worden beperkt. Dit maakt de samenhang tussen klimaat- of temperatuurgradiënten en de samenstelling van bestuivergroepen aannemelijk (Eberling & Olesen 1999, Arroyo et al. 1982 en 1985). Ook licht zou een beperkende factor voor het voorkomen van insecten kunnen zijn langs een gradiënt van open vegetatie tot bos (Moldenke 1976). Maar waarom zouden bestuivers door de vochtigheid van de bodem in hun ruimtelijk voorkomen worden beïnvloedt? Hier zou een verklaring kunnen zijn dat vele op bloembezoek gespecialiseerde insecten hun nesten in de bodem aanleggen. Solitaire bijen en hommels, de soorten die complexe bloemen in de Libellenvallei kunnen bezoeken, zijn gebonden aan min of meer matig droge grond voor het maken van hun nesten. Bijen komen dan ook het meest voor in droge habitats. Anders dan op regionale schaal is de soortensamenstelling van de bestuivers voor alle gemeenschappen in de Libellenvallei potentieel hetzelfde. Door de korte afstand kunnen de bestuivers dus makkelijk uitwijken op andere grond om nesten te bouwen. Als de verschillende habitats in de Libellenvallei echter de soortensamenstelling van gemeenschappen op grotere schaal weerspiegelen, dan zou dit

een indirecte verklaring kunnen zijn. Op regionale schaal bepaald het milieu (in dit geval ook vocht) het voorkomen van bestuivers en deze het voorkomen van bloemtypen. Op lokale schaal wordt door het milieu vooral de ruimtelijke verdeling van de planten bepaald en door deze (het voedselaanbod) de ruimtelijke verdeling van de bloembezoekers. Het laatste punt heeft een onderzoek van verschillende graslandgemeenschappen in een 10 ha groot vegetatiecomplex in het zuiden van Duitsland kunnen aantonen (Kratochwil 1989). Bepaalde bestuivers prefereren verschillende gemeenschappen en deze preferenties blijken samen te hangen met het voorkomen van bepaalde nectar- en stuifmeelplanten of specifieke bloemtypen. Ook een hoge bloemdichtheid van een of meerdere plantensoorten beïnvloedt de ruimtelijke patronen van de insectensoorten. In de Libellenvallei is een soortgelijk samenhang te verwachten. Samenvattend kan over de relatie tussen milieu en bloembioogie worden gezegd, dat de verandering van de samenstelling van bloemtypen niet toevallig is maar ook in dit geval regionale patronen weerspiegelt.

Soortendiversiteit en bloembioogie. Dit onderzoek toont aan, dat tussen soorten diversiteit en bloembioogie een verband bestaat. Met een toenemend aantal soorten neemt het relatief aandeel soorten met windbloemen af en met insectenbloemen toe, hetgeen in overeenstemming is met de resultaten van Ostler & Harper (1978). Zij onderzochten 25 plantengemeenschappen langs een hoogtegradiënt in het Wasatch gebergte tussen 1700 en 3100 m boven NAP en vonden een afname van gemiddeld 60% naar 30% bij een soortendiversiteit 1/D van 9 t/m 24. Het verschil in de Libellenvallei is ondanks de lokale schaal en de lagere soortendiversiteit nog groter (figuur 7).

Ook bestaat een verband tussen het relatieve aandeel soorten met verschillende mate van aanpassing aan insectenbezoek en het aantal soorten (figuur 8). Met toenemende soortenaantallen neemt het aandeel soorten met complexe (eufiele) bloemen toe en dat met eenvoudige (allofiele) bloemen af. Dit komt ook overeen met de resultaten van Ostler & Harper (1978) en Del Moral & Standley (1979). Het patroon is echter niet helemaal eenduidig omdat de twee vegetatiereeksen door een verschil in heterogeniteit in de proefvlakken (gelijkverdeling van de individuen) zich verschillend gedragen. Dit zou kunnen samenhangen met het feit dat in de xeroreeks de verdeling van de individuen meer toevallig is door een in ruimte en tijd onregelmatigere storing door wind en betreding. De overstroming door het water in samenhang met het reliëf zorgt in de hygoreeks voor een veel regelmatig patroon bij de verdeling van individuen.

Hoe kunnen soortendiversiteit of soortenaantal en bloembioogie samenhangen? Verklaringen zijn op twee schaalniveaus mogelijk. Op grote schaal hangt het met de overlevingsmogelijkheid van een diverse bestuiverfauna samen. Het is te verwachten, dat een toename van soortenrijkdom bij planten ook een toename aan soortenrijkdom van dieren tot gevolg heeft. Op kleine schaal zou een samenhang tussen soortendiversiteit en de aandelen van bloemtypen met het vlieggedrag van de bestuivers kunnen samenhangen. Bestuivers vliegen meestal naar de dichtstbijzijnde bloem met dezelfde bloemmorfologie. Hoe meer verschillende plantensoor-

ten naast elkaar kunnen groeien, hoe meer zij zich moeten onderscheiden om kruisbestuiving te waarborgen. Planten die naast elkaar kunnen groeien omdat zij zich aan dezelfde milieuomstandigheden hebben kunnen aanpassen, moeten zich in hun bloembioïogie onderscheiden om bloemtrouw te bevorderen. Dit komt echter alleen als argument aan de pas, als de planten ook op hetzelfde tijdstip bloeien. Dit is niet altijd het geval (tabel 4). Planten die in een proefvlak bloeien verschillen vaak in hun hoofdbloeitijden, dus een verklaring alleen vanuit de bloemtrouw van een insect voor het voorkomen van een hoog aandeel complexe en daarmee diverse bloemen is niet waarschijnlijk.

Een verklaring zou kunnen zijn, dat de habitats in de Libellenvallei gemeenschappen met verschillend grote soortenrijkdom herbergen. Aan complexe bloemen aangepaste bestuivers zijn in onze streken vooral hommels. Hommels hebben voor de groei van de kolonie een voedselaanbod over een lange periode nodig. Planten bloeien bij ons meestal alleen een korte tijd. Dus hebben hommels een soortenrijk habitat nodig. Op hommels gespecialiseerde planten kunnen op hun beurt het beste in een soortenrijk habitat overleven. De soortenrijkdom moet voorspelbaar zijn doordat deze door een bepaald milieu ondersteund wordt. In dat milieu moeten tegelijkertijd ook geschikte nestmogelijkheden voor de bestuivers bestaan. Pas dan kan ook een voldoende groot soortenreservoir voor dit type milieu evolueren en kan soortenrijkdom in samenhang staan met bloembioïologische kenmerkspectra. In die zin hebben zich in gematigde milieus in onze streken meer niches kunnen vormen, dus een grotere differentiatie aan soorten. Als het laatste punt klopt, dan weerspiegelen ook de verschillen in soortendiversiteit en bloembioïologie grootschalige en historische processen van verschillende habitats.

Samenvatting

- In de Libellenvallei komen verschillende plantengemeenschappen langs een vocht- en hoogtegradiënt voor. Ook al is het hoogteverschil klein, het milieu verandert in de vallei zeer sterk. De gemiddelde vochtgetallen van de proefvlakken omvatten het gehele mogelijke spectrum van heel nat tot heel droog.
- De beschreven 8 zones van nat tot droog verschillen in hun plantensoorten-diversiteit. Dit verschil in diversiteit is met 4 t/m 32 soorten per vierkante meter zeer groot en verandert regelmatig met het milieu. Onder extreme milieuomstandigheden (heel nat of heel droog) komen weinig soorten voor, in gematigde milieus veel soorten.
- In de Libellenvallei veranderen ook bloembioïologische kenmerkspectra in relatie met het milieu. Onder extreme milieuomstandigheden komen relatief meer soorten met windbloemen voor en relatief meer soorten met eenvoudige (allofiele) bloemen. Soorten met complexe (eufiele) bloemen domineren in de vallei in gematigde milieus.
- Ook soortendiversiteit en bloembioïologie hangen in de Libellenvallei samen. In soortenarme zones komen relatief meer soorten met windbloemen en soorten met eenvoudige (allofiele) bloemen voor. In de soortenrijke zones domineren soorten met complexe (eufiele) bloemen.
- Soorten met een gemiddelde complexiteit van hun bloemen (hemifiele bloemen)

verdelen zich min of meer onafhankelijk van milieu en soortenrijkdom. Hun betekenis is wel in soortenarme en vochtige habitats groter dan in soortenarme en droge habitats. Zij kunnen bijna door alle typen bezoekers worden bestoven en zijn daarom onafhankelijker van de samenstelling van de bestuiverfauna.

- Al met al zijn de verschillen in bloembioologische kenmerkspectra van de plantengemeenschappen in de Libellenvallei niet toevallig. Vochttoestand van de bodem, soortenrijkdom en bloembioologische kenmerken van de plantensoorten blijken met elkaar samen te hangen. De relatie tussen plantensoortenrijkdom, matig vochtige bodem en een groot aandeel plantensoorten met complexe bloemen berust op de biologie van de bestuivers (vooral grote bijen en hommels) en hun voedselplanten. Deze samenhang weerspiegelt in de Libellenvallei niet zo zeer locale en actuele maar eerder regionale en historische processen.

Dankwoord

Mijn dank gaat uit naar Pleuni Pennings en de studenten Jan de Jonge, Sietse van der Linde, Simon Maes en Anne Marieke Wagenaar. Zonder hun engagement en hun creatieve inbreng had het onderzoek niet in zo korte tijd gerealiseerd kunnen worden. Bodo Schick wil ik graag bedanken voor het delen van zijn inzichten in de bouw en functie van de bloemen, een belangrijke basis voor het ontwikkelen van de index. Voor hulp bij de determinatie van de grassen en zeggen in het veld en vele andere nuttige tips dank ik Harrie van der Hagen, Caroline Hoogerwerf en Claus Rüffler. Ingo Stang dank ik voor het tekenen van het vegetatieschema en ook voor de vele nuttige gesprekken over dit onderzoek. Tom de Jong en Eddie van der Meijden dank ik voor de vele waardevolle opmerkingen tijdens het onderzoek en het lezen en verbeteren van het manuscript. Ook Frank van der Meer en Manja Kwak dank ik zeer voor het lezen van het manuscript en vele goede suggesties. Duinwaterbedrijf Zuid-Holland wil voor de mogelijkheid danken, het onderzoek in het gebied uit te kunnen voeren.

Literatuur

- Arroyo, M.T.K., J.J. Armesto & R.B. Primack (1985). Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile. II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Pl. Syst. Evol.* 149: 187-203.
- Arroyo, M.T.K., R.B. Primack & J.J. Armesto (1982). Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *Amer. J. Bot.* 69: 82-97.
- Bakker, J.P. (1989). Nature Management by grazing and cutting. *Geobotany* 14. Kluwer, Dordrecht.
- Del Moral R. & L.A. Standley (1979). Pollination of angiosperms in contrasting coniferous forests. *American Journal of Botany* 66: 26-35.
- Dierschke, H. (1995). Phänologische und symphänologische Artengruppen von Blütenpflanzen Mitteleuropas. *Tuexenia* 15: 523-560.
- Eberling, H. & J.M. Olesen (1999). The structure of high latitude plant-flower visitor system: the dominance of flies. *Ecography* 22: 314-323.
- Ellenberg H., H.E. Weber, R. Düll, V. Wirth, W. Werner & D. Paulißen (1992). Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18: 1-248.
- Eertsen, A.C.D., J.R.M. Alkemade & M.J. Wassen (1998). Calibrating Ellenberg indicator values for

- moisture, acidity, nutrient availability and salinity in the Netherlands. *Plant Ecology* 135: 113-124.
- Faegry, K. & L. van der Pijl (1979). *The principles of pollination ecology*. Ed.3. Pergamon, Oxford.
- Feinsinger, P. (2001). *Designing field studies for biodiversity conservation*. The nature conservancy. Island press.
- Gough, L., J.B. Grace & K.L. Taylor (1994). The relationship between species richness and community biomass: the importance of environmental variables. *Oikos* 70: 271-279.
- Grace, J.B. & H. Jutila (1999). The relationship between species density and community biomass in grazed and ungrazed coastal meadows. *Oikos* 85: 398-408.
- Grace, J.P. & B.H. Pugsek (1997). A structural equation model of plant species richness and its application to a coastal wetland. *American Naturalist* 149: 436-460.
- Grime, J.P. (1973). Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242: 344-347.
- Grime, J.P. (1979). *Plant strategies and vegetation processes*. J. Wiley & Sons, Chichester.
- Grootjans A.P., E.J. Lammer & F. van Beusekom (1995). *Kalkrijke duinvalleien op de waddeneilanden: Ecologie en regeneratiemogelijkheden*. Stichting uitgeverij van KNNV. Utrecht.
- Knuth, P. (1898 & 1899). *Handbuch der Blütenökologie*. Band 1 & 2. Leipzig.
- Kratochwil, A. (1988). Co-phenology of plants and anthophilous insects – a historical area-geographical interpretation. *Entomol. Gen.* 13: 67-80.
- Kratochwil, A. (1989). Community structure of flower-visiting insects in different grassland types in Southwestern Germany. *Spixiana* 12: 289-302.
- Kugler, H. (1970). *Einführung in die Blütenökologie*. 2. Aufl. Stuttgart.
- Kugler, H. (1971). Die Verbreitung der Anemogamie in mitteleuropäischen Pflanzengesellschaften. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 84: 197-209.
- Leeuwen, van T.J. (1996). Slanke (duin)gentiaan en neerslagextremen. *Meijndel Mededelingen Afl.* 30: 65-67.
- Loew, E. (1894). *Blütenbiologische Floristik*. Stuttgart.
- Meijden, van der R. (1998). *Heukels' flora van Nederland*. 22. druk. Wolters –Noordhoff. Groningen.
- Moldenke, A.R. (1975). Niche specialization and species diversity along a California transect. *Oecologia* 21: 219-242.
- Moldenke, A.R. (1976). California pollination ecology and vegetation types. *Phytologia* 42: 223-282.
- Moldenke, A.R. (1979). Pollination ecology as an assay for ecosystemic organisation: convergent evolution in Chile and California. *Phytologia* 42: 415-454.
- Moldenke, A.R. & P.C. Lincoln (1979). Pollination ecology in montane Colorado: A community analysis. *Phytologia* 42: 349-378
- Mourik, J. (1994). *Het Groot Zwarteveld. Vegetatie en floristiek van een duingrasland in inoortbeheer*. Rapport Gemeentewaterleidingen Amsterdam.
- Noest, V. (1994). A hydrology-vegetation interaction model for predicting the occurrence of plant species in dune slacks. *Journal of Environmental Management* 40: 119-128.
- Ostler, W.K. & K.T Harper (1978). Floral ecology in relation to plant species diversity in the Wasatch Mountains of Utah and Idaho. *Ecology* 59: 848-861.
- Parrish & Bazzaz (1979). Difference in pollination niche relationships in early and late successional plant communities. *Ecology* 60: 597-610.
- Pausa, J.G. & M.P. Austin (2001). Patterns of plant species richness in relation to different environments: An appraisal. *Journal of Vegetation Science* 12: 153-166.
- Pijl, van der L. (1961). *Ecological aspects of flower evolution*. II. Zoophilous flower classes.

- Evolution 15: 44-59.
- Pojar, J. (1974). Reproductive dynamics of four plant communities of southwestern British Columbia. *Can. J. Bot.* 52: 1819-1834.
- Proctor, M.C.F. (1978). Insect pollination syndromes in an evolutionary and ecosystemic context. In: Richards, A.J. (ed.): *The pollination of flowers by insects*, 105-116, London: Academic Press.
- Proctor, M., P. Yeo & A. Lack (1996). *The natural history of pollination*. The New Naturalist. Harper Collings Publishers.
- Regal, P.J. (1982). Pollination by wind and animals: Ecology of geographic patterns. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 497-524.
- Schaffers, A. P. & K.V. Sýkora (2000). Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements. *Journal of Vegetation Science* 11: 225-244.
- Schaminée, J.H.J., A.H.F. Stortelder & E.J. Weeda (1996). *De vegetatie van Nederland. Deel 3. Plantengemeenschappen van graslanden, zomen en droge heiden*. Opulus Press. Upsalla, Leiden.
- Schaminée, J.H.J., A.H.F. Stortelder & V. Westhoff (1995a). *De vegetatie van Nederland. Deel 1. Inleiding tot de plantensociologie – grondslagen, methoden en toepassingen*. Opulus Press. Upsalla, Leiden.
- Schaminée, J.H.J., E.J. Weeda & V. Westhoff (1995b). *De vegetatie van Nederland. Deel 2. Plantengemeenschappen van wateren, moerassen en natte heiden*. Opulus Press. Upsalla, Leiden.
- Schimpf, D.J. & R.L. jr. Bayn (1983). Reproductive attributes of some Rocky Mountains subalpine herbs in successional context. *Great Basin Nat.* 43: 573f-578.
- Simpson (1977). Breeding systems of dominant perennial plants of two disjunct warm desert ecosystems. *Oecologia* 27: 203-226.
- Studer-Ehrenberger, K., C. Studer & R.M.M. Crawford (1993). Competition at community boundaries: mechanisms of vegetation structure in a dune-slack complex. *Functional Ecology* 7: 156-168.
- Tilman, D. & S. Pacala (1993). The maintenance of species richness in plant communities. In: Ricklefs, R.E. & D. Schluter (eds). *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. pp.13-25. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Venterink, H.O., M.J. Wassen, J.D.M. Belgers & J.T.A. Verhoeven (2001). Control of environmental variables on species density in fens and meadows: importance of direct effects and effects through community biomass. *Journal of Ecology* 89: 1033-1040.
- Verhoeff, C. (1893). *Blumen und Insekten der Insel Norderney und ihre Wechselbeziehungen, ein Beitrag zur Insekten-Blumenlehre und zur Erkenntnis biologischer und geographischer Erscheinungen*. Nova Acta der Ksl. Leop.-Carol. Deutschen Akademie der Naturforscher Band 61 (2): 48-213.
- Westhoff V. & M.F.van Oosten (1991). *De plantengroei van de Waddeneilanden*. Natuurhistorische bibliotheek van de KNNV nr. 53.
- Zobel, M. (1997). The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *TREE* 12:266-269.