



water opzuigende en water vasthoudende structuren (die dus als een spons zouden werken) zeer begrijpelijk. Onze *Trichocolea* behoort tot een geslacht, dat aan een warm klimaat is aangepast.

De klei van Reuver is plioceen, de Tegelse klei, die in geologische ouderdom overeenkomst met het Forest bed van Cromer is of plioceen of diluviaal. De klei van Maalbeek bevat *Trichocolea*, een plant, die door haar structuur eerder op een warm, dan op een zeer koel klimaat wijst. Daardoor lijkt het waarschijnlijk dat de plant er groeide in de warme plioceenperiode of in een warm interglaciaaltijdperk. Maar dat zijn speculaties, al lijkt het mij waarschijnlijk, dat *Trichocolea* al in de omgeving van Venlo voorkwam in een warmteperiode, vóór het landijs ons land ongeveer tot Mook bedekte. Het is toch wel jammeer, dat de lijst van merkwaardige planten, die in Nederland zeer zeldzaam worden of verdwijnen, zo lang wordt!

Venlo.

A. J. M. GARJEANNE.



VERSPREIDING VAN PLANTENZADEN DOOR VOGELS.

Wanneer we ons afvragen welken rol vogels kunnen spelen bij de verspreiding van vruchten en plantenzaden en we willen probeeren hier eenig inzicht in te verkrijgen, dan moeten we ons beperken tot drie vragen: 1) *welke vogels*, 2) *welke planten*, 3) *welk gebied*. Op ten eerste zou ons een antwoord kunnen geven een artikel van L. SCHUSTER, „Ueber die Beerennahrung der Vögel”, in het Journal für Ornithologie, 1930, Bd. LXXVII. Voor verschillende bessendragende planten geeft hij daarin op, door welke vogels zij verspreid worden, althans van welke is waargenomen dat zij van de vruchten aten. Een welkome aanvulling hierop levert ons het bekende boek van H. N. RIDLEY, „The dispersal of plants throughout the world”, waarin o.a. juist voor bepaalde vogelsoorten wordt opgegeven tot de verspreiding van welke bessendragende planten zij waarschijnlijk bijdragen.

Om de plantengroep, waarmee we ons hier willen bezig houden wat scherper te omlijnen, behoeven we slechts een flora op te slaan en na te gaan welke door het bezit van vleezige sappige vruchten, voor verspreiding door vogels in aanmerking zouden komen. Het begrip bessendragende plant nemen we hier in ruimeren zin (dus niet in strikt botanischen zin); zoowel de meidoorn met haar droog en melig vruchtvleesch om de harde steenkerntjes, als de wilde rozen der duinen met hun sappig vruchtvleesch in den wand der rozebottels, beide zijn zij evenzeer een attractie voor vele vogels. Deze bijzondere aantrekkingskracht is slechts de reden geweest om de groep bessendragers af te splitsen, dus een groep, waarvan de vruchten graag gegeten worden en waarbij de verspreiding van de betrokken plant onbewust een handje geholpen zou kunnen worden.

Van oudsher genoten eilanden een verhoogde belangstelling als studieobject in de plantengeographie. De Noordzee-eilanden lijken daarom bij uitstek geschikt als onderzoeksobject voor verspreidingsbiologie, omdat:

- 1) vogels tijdens den trek, vaak de kustlijn volgend, vliegen van eiland tot eiland;
- 2) de toename in den loop der jaren der verschillende eilanden-flora's waarschijnlijk vooral is toe te schrijven aan *exozöisch* vogeltransport aan pooten en veeren en *endozöisch*: door passeeren via het darmkanaal en uitzaaien der pitjes, dopvruchtjes en steenkernen met het excrement.

VERSPREIDING VAN PLANTENZADEN DOOR VOGELS 211

(Punt 2 onder voorbehoud, dat niet bijzondere oorzaken zijn aan te wijzen voor het voorkomen van bepaalde bessendragers op de eilanden, bijv. *Vaccinium macrocarpon*).

Laten we ons eerst nog eens een oogenblikje tot de gedragingen van den vogel beperken. Hoe weten we, dat een vogel tot de verspreiding van een bepaalde plant kan bijdragen? Daarvoor moet aan verschillende voorwaarden voldaan zijn. Zijn meer of minder specifieke voedselkeus moet bedoelde plant d.w.z. de vruchten (bessen, bottels, steenvruchtjes) niet buitensluiten van zijn menu. De vogel moet liefst in grooten getale op de groeiplaatsen neerstrijken ten tijde dat de vruchten van deze plant rijp zijn.

In ons speciaal geval, waar we zoeken naar een eventueel transport van eiland tot eiland, moeten de vliegsnelheden der vogels en den tijd dien het zaad nodig heeft om het darmkanaal te passeeren, dusdanig op elkaar afgestemd zijn, dat de zaden met excrement op een volgend eiland terecht kunnen komen. Excrement-afgifte kan ook in den vlucht geschieden; het is dus niet noodzakelijk dat de dieren neerstrijken. (Zie hiervoor: Holmboe Jens 1900, in *Nyt Magazin f. Naturvidensk. Fasc. 4*).

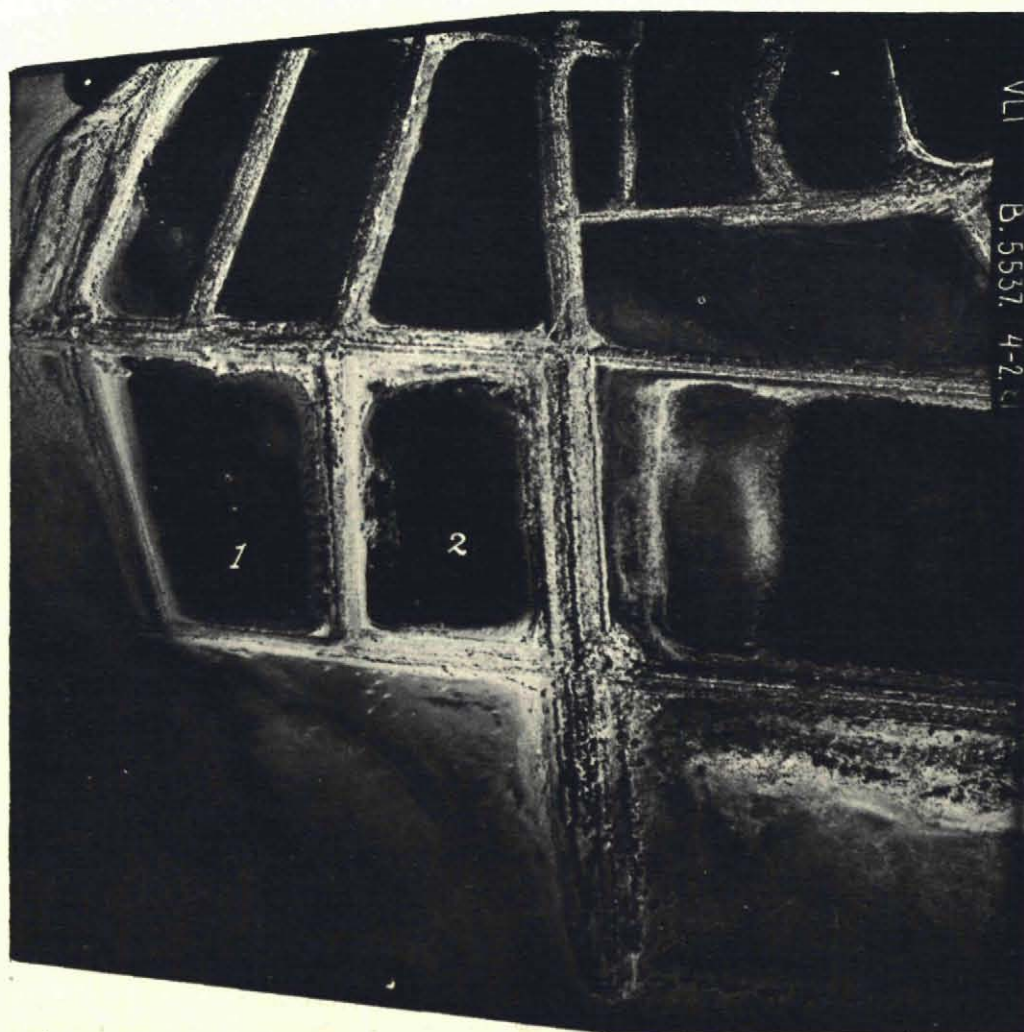
Trekvogels, d.w.z. de maagjes van een groote partij lijsters, spreeuwen en leeuwerikken, mij welwillend afgestaan door den Heer Dr. van Dobben en afkomstig van het lichtschip Haaks waar zij zich doodgevlagen hadden, waren practisch geheel leeg. Bij de groote afstanden, die deze dieren blijkbaar over zee hadden afgelegd en de snelle vogel-spijvertering, behoeft ons dit niet te verwonderen.

Dat spreeuwen op den trek op onze Noordzee-eilanden echter toch een zeer belangrijke rol spelen, vooral bij de verspreiding van Duindoorn zullen we later zien ¹⁾.

Tenslotte moeten we weten in hoeverre de kiemkracht der gepasseerde zaden schadelijk, eventueel gunstig beïnvloed is; vooropgesteld dat het terrein en de omstandigheden waaronder ze neerkomen geschikt is voor kiemen. Alvorens in te gaan op diverse detailpunten, die onder oogen gezien zouden moeten worden bij experimenteel nagaan van de mogelijkheid tot verspreiding in bovenbedoelden zin, moeten we erop wijzen, dat zelden in de literatuur opgaven voorkomen dat excrement werd verzameld en hierin de gepasseerde zaden op kiemkracht nagegaan. In het bijzonder de opgaven van Ridley dragen sterk het karakter van notities in de vrije natuur zonder behoorlijke experimenteele toetsing. Eenige alinea's wil ik aangeven, om ook op een eigenaardigheid van dit boek attent te maken, n.l. dat het wel eens in herhalingen vervalt: „the acid berries of the Barberry and Hippophaes remain long untouched on their „bushes, showing that they are less popular” (p. 390), „the acid fruits of Berberis and Hippophaes rhamnoides, . . . seem to be entirely neglected” (p. 393), „but the acid berries like „those of Berberis and Hippophae are left long on the bushes and often not eaten at all” (p. 394). Er zou een voorkeur bestaan voor planten met zachte zoete vruchten, boven die met steenvruchten; hetgeen overigens voor de hand ligt. RIDLEY knoopt hier dan rechtstreeks beschouwingen aan vast over het meer (*Fragaria vesca*) of minder cosmopolitisch voorkomen van bepaalde soorten. Nog enkele uitspraken willen we citeeren: „*Solanum Dulcamara* is bird dispersed”, ook weer op grond van enkele veldwaarnemingen. Er is dus niets bewezen; evenmin, als hij voor onze gewone Vlier vaag constateert dat iedere waarnemer wel ziet hoe ze uit zaad opkomen dat daar door vogels is gedeponerd. Op p. 415 vinden we onze duindoorn weer terug, „the juicy but acid fruits of Hippophae and of most species of Berberis are usually not eaten „at all by birds” (in Kensington Gardens).

Nadrukkelijk zegt Ridley op een andere plaats over *Turdus pilaris*: „I have very few records of any other birds eating the sea buckthorn berries or . . .”. Bij voederingsproeven met *Berberis*

1) Een aardige berekening hoe het theoretisch waarschijnlijk is dat *Vaccinium uliginosum* van de Noord-Friesche-(Juist) naar de Oost-Friesche-(Norderney) en tenslotte naar onze West-Friesche eilanden (Vlieland) werd getransporteerd door lijsters op den trek, treft U aan in de publicatie van Prof. Weevers: „Relicte oder Pseudorelicte?” N.K.A., 1928, afl. 2.



Luchtphoto van de K. L. M. (reproductie met toestemming van Prof. Dr. Ir. Schermerhorn).

Fig. 1. Stuïfpolders op de West-punt van Vlieland; zie hierbij soorten-lijstje a.

vulgaris bij spreuwen in een kooi, bleek dat zij deze bessen wel degelijk nuttigen en dat de gepasseerde zaden hun kiemkracht behouden hebben.

Toch moeten we niet meenen dat voederingsproeven met dieren geheel verwaarloosd zijn. Daartoe het volgende kleine historische exposé: Zij dateeren n.l. reeds van LINNAEUS, die het zijn leerlingen liet nagaan voor 856 planten-soorten, d.w.z. in hoeverre de kiemkracht der zaden beïnvloed was, na passeeren van het darmkanaal van diverse vogels en ook wel van onze huisdieren. Hij dacht dat vanuit één centrum de planten zich steeds verder over de aarde hebben verspreid. LYELL neemt meerdere centra aan en wijst op verspreidingsketens in zijn „Principles of Geology”. Dit is voor DARWIN de reden om het experimenteel na te gaan, d.w.z. zich af te vragen, wat door dieren inderdaad wordt getransporteerd. Hij inspecteert de modderkluitjes

VERSPREIDING VAN PLANTENZADEN DOOR VOGELS 213

Soorten-lijstje van enkele stuifpolders (Aug. 1937) (a).

Stuifpolder no. 1; 1935 aan Zuidzijde afgesloten; 17 soorten.

<i>Agrostis alba</i> var. <i>stolonifera</i> (losse stukjes)	v. ex.
<i>Ammophila arenaria</i>	
<i>Atriplex latifolium</i> (= <i>hastatum</i>)	
<i>Cakile maritima</i> (door zeewater)	wa.
<i>Chrysanthemum inodorum</i>	
<i>Elymus arenarius</i>	
<i>Erythraea linariifolia</i> (= <i>Centaurium vulgare</i>)	v. ex.
<i>Juncus bufonius</i> sec. wa.	en v. ex.
<i>Juncus lamprocarpus</i>	v. ex.
<i>Ranunculus sceleratus</i>	v. ex.
<i>Rumex crispus</i>	
<i>Scirpus maritimus</i> (v. ex. Darwin)	v. end.
<i>Salicornia herbacea</i>	
<i>Sagina nodosa</i>	v. ex.
<i>Senecio vulgaris</i>	wi.
<i>Spergularia maritima</i>	
<i>Triticum junceum</i>	

Stuifpolder no. 2; afgesloten in 1933; 34 soorten.

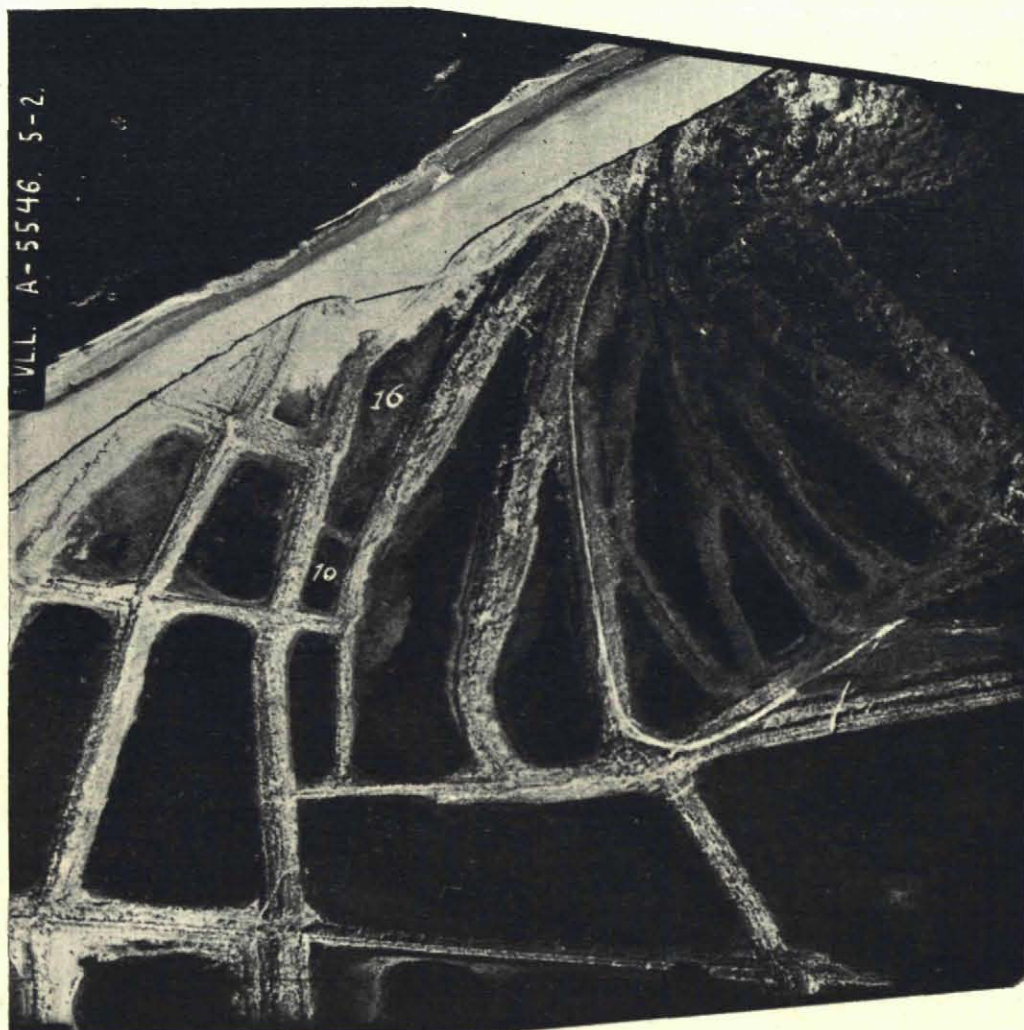
<i>Agrostis alba</i> var. <i>stolonifera</i>	v. ex.
<i>Ammophila arenaria</i>	
<i>Atriplex latifolium</i>	
<i>Batrachium salinum</i> var. <i>Baudotii</i>	v. ex.
<i>Cakile maritima</i>	
<i>Carex flava</i> Oederi	v. ex.
<i>Chrysanthemum inodorum</i>	
<i>Cirsium arvense</i>	wi.
<i>Elymus arenarius</i>	
<i>Epilobium palustre</i>	wi.
<i>Erythraea linariifolia</i>	v. ex.
<i>Erythraea pulchella</i>	v. ex.
<i>Euphrasia Odontites</i>	
<i>Heleocharis palustris</i>	v. ex.
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	v. ex.
<i>Juncus balticus</i>	
<i>Juncus bufonius</i> sec. wa.	v. ex.
<i>Juncus conglomeratus</i>	
<i>Juncus Gerardi</i>	
<i>Juncus lamprocarpus</i>	v. ex.
<i>Mentha aquatica</i>	
<i>Plantago Coronopus</i>	
<i>Potentilla anserina</i>	
<i>Ranunculus Flammula</i>	v. ex.
<i>Rumex crispus</i>	
<i>Sagina nodosa</i>	
<i>Samolus Valerandi</i>	v. ex.
<i>Scirpus maritimus</i> (v. ex. Darwin)	v. end.
<i>Scirpus Tabernaemontani</i>	
<i>Senecio vulgaris</i>	wi.
<i>Sonchus arvensis</i>	wi.
<i>Spergularia media</i>	
<i>Triticum junceum</i>	

(Zoowel voor *a* als *b* geldt: de naam gespatieerd wil zeggen, dat de plant ook voorkomt in het lijstje van Darwin. De afkortingen v. ex., v. end., wi., wa. en sec. wa. geven resp. de termen, exozoische-, endozoische vogel-, wind-, water-, en secundaire waterverspreiding aan).

aan vogelpooten op de Londensche markten. Hij gaat na wat er kleeft aan veeren en completeert dit onderzoek met dat van maaginhouden en faeces-analysen. Ook de exozoische verspreiding in dergelijke modderkluitjes (vgl. J. HEIMANS over Desmidiaceen-transport in toegeklapte eendenpooten; „Transportfactor in de plantengeographie”) moet niet onderschat worden: 6¾ ounces (ruim 190 gram opgebaggerde modder van waterplassen, die veel door vogels bezocht werden, bevatten 537 plantenzaden, die meestal normaal kiemden. In verband met de groote beteekenis als verspreidingsbiologische factor willen we hier even stilstaan bij deze exozoische verspreiding. Darwin noemt o.a. de volgende door hem aangetroffen soorten:

Erythraea pulchella, *Glaux maritima*, *Glyceria fluitans*, *Heleocharis spec.*, *Juncus bufonius* en *J. lamprocarpus*, *Samolus Valerandi*, *Scirpus maritimus*, *Veronica spec.* *Anagallis tenella*, *Linnaea borealis*.

Ter vergelijking geef ik een paar soorten-lijstjes (*a* en *b*) van Vlielandsche stuifpolders, die zeer veel door watervogels bezocht worden, 's winters vollopen met regenwater en waarin zich 's zomers een vegetatie installeert, waarin we vele der bovengenoemde soorten terugvinden. Een krachtig argument voor de juistheid van het begrip *accessibiliteit* als sociologisch belangrijke factor, opgesteld door Dr. J. Heimans.



Luchtphoto van de K. L. M. (reproductie met toestemming van Prof. Dr. Ir. Schermerhorn).

Fig. 2. Stuifpolders op de Westpunt van Vlieland; zie hierbij soortenlijstje b.

Het voorkomen van *Anagallis tenella* op Terschelling tegen vochtige oeverkanten van duinplassen (Doodemanskiste), wijst reeds op de mogelijkheid van exozoïsche transport van de zaden door watervogels. Op soortgelijke wijze moeten wij ons een groeiplaats ontstaan denken van *Trientalis europaea* op Vlieland, in duindoornvalleien ten Noorden van Lange Paal en gevonden door G. A. Brouwer 17 Juni '28 (zie Swart N.K.A. '28 p. 51). Over deze voormalige groeiplaats — zij is er sindsdien niet teruggevonden — schreef de vinder mij: „De groep armetierige stengeltjes leken opgeslagen uit zaad dat daar toevallig was beland; zij stonden op een kluitje, geheel anders dan op de andere Waddeneilanden”. Wat *Linnaea borealis* betreft, hier hebben we te maken met exozoïsch transport van het geheele kleefvruchtje aan pooten en veeren der vogels. Ik denk in dit verband aan een opgave van Dr. Beyerinck over een geheel nieuwe vindplaats, circa 1 are groot, van *Linnaea* in de Staatsbosschen bij Schoonoord (12 Nov. 1937).

VERSPREIDING VAN PLANTENZADEN DOOR VOGELS

Soorten-lijstje van enkele stuifpolders (Aug. 1937) (b).

Stuifpolder no. 10: ouderdom $\pm$ 1915;
33 soorten.

Agrostis alba var. stolonifera (losse stukjes)	v. ex.
Carex flava Oederi	v. ex.
Carex trinervis	
Carex vulgaris	
Cerastium semidecandrum	
Corynephorus canescens	
Echinodorus ranunculoïdes	v. ex.
Erythraea linariifolia	v. ex.
Euphrasia officinalis	
Festuca rubra	
Galium palustre	
Glaux maritima	v. ex.
Hippophaes rhamnoides	v. end.
Holcus lanatus	
Hydrocotyle vulgaris	v. ex.
Juncus balticus	
Juncus anceps	
Juncus compressus	
Linum catharticum	
Littorella lacustris	sec. wa.
Mentha aquatica	
Phleum arenaria	
Phragmites communis	wi.
Plantago coronopus	v. ex.
Poa pratensis	
Prunella vulgaris	
Ranunculus Flammula	v. ex.
Sagina nodosa	
Salix repens	wi. en sec. wa.
Samolus Valerandi	v. ex.
Scirpus maritimus (v. ex. Darwin)	v. end.
Thrinia hirta	wi.
Trifolium repens	

Stuifpolder no. 16; van 1910—'13; 35 soorten.

Agrostis alba var. stolonifera	
Carex flava Oederi	v. ex.
Carex glauca	
Carex trinervis	
Carex vulgaris	
Echinodorus ranunculoïdes	v. ex.
Epipactis palustris	wi.
Erythraea linariifolia	v. ex.
Euphrasia officinalis	
Festuca rubra	
Galium verum	
Glaux maritima	v. ex.
Heleocharis palustris	v. ex.
Hippophaes rhamnoides	v. end.
Holcus lanatus	
Hydrocotyle vulgaris	v. ex.
Juncus balticus	
Juncus Gerardi	
Juncus anceps	
Juncus lamprocarpus	v. ex.
Linum catharticum	
Liparis Loeslii	wi.
Lotus corniculatus	
Mentha aquatica	
Orchis incarnata	wi.
Poa pratensis	
Potentilla anserina	
Potentilla Tormentilla	
Prunella vulgaris	
Salix repens	wi. en sec. wa.
Schoenus nigricans	
Scirpus maritimus	v. end.
Taraxacum officinale	wi.
Trifolium fragiferum	
Trifolium repens	

In deze beide stuifpolders heeft zich dus in tegenstelling met de no's 1 en 2 reeds een bessen-dragende heester Hippophaes rhamnoides door endozoisch vogeltransport geïnstalleerd.

Ook Ridley wijst op de groote verspreidingsbiologische betekenis van dergelijke geïsoleerde waterplassen, waar zich een bepaalde vegetatie gaat installeren, als gevolg van den aanvoer van zaden, die de watervogels erin brengen. Een mooier terrein dan de West-punt van Vlieland, met zijn talrijke gedateerde stuifpoldertjes kan men zich moeilijk denken. De groote betekenis van deze exozoische verspreiding heeft ook Ridley wel ingezien waar hij besluit met de zinsnede: „The only method of wide distribution that we have, is in the attachment of seeds to birds feet or feathers by the mucilage and mud”.

In aansluiting hieraan wil ik nog iets zeggen over een zeer typische wijze van secundaire verspreiding door wind en water van diverse Juncaceae in deze polders en ook van Littorella lacustris. Eerst zakken de zaden op den bodem, in het water waarmee de stuifpolders zich gaan vullen naarmate het seizoen verloopt. In het voorjaar (Maart reeds) vinden we een groote massa drijvende kiemplantjes die opgestegen zijn en nu door den wind aan de wateroppervlakte secundair verspreid worden, d.w.z. vaak in dikke randen worden afgezet. Het water trekt terug den grond in en de kiemplantjes zetten zich vast. Waarschijnlijk is dit ook de verklaring voor de typische gordels van Salix repens, die we in vele stuifpoldertjes vinden.

Amersfoort; Augustus 1938.

VOLKERT DE VRIES.