



NEDERLANDS TIJDSCHRIFT VOOR VELDBIOLOGIE

OPGERICHT DOOR E. HEIMANS, J. JASPERS Jr EN JAC. P. THIJSSE

## DE NESTBOUW VAN SPINNENDE WATERTORREN (HYDROUS PICEUS EN HYDROPHILUS CARABOIDES)

B. A. BENNEMA.  
P. G. SMELIK.

Menige natuurliefhebber, die wel eens slootjes heeft afgestroopt op zoek naar levend kleingoed, zal behalve stekeltjes en salamanders, ook ongetwijfeld watertorren in zijn schepnet aangetroffen hebben. En behalve met de Geelgerande watertorren (*Dytiscus marginalis*), die hij misschien met zekere doodsverachting heeft beetgepakt en in zijn emmertje gedeponneerd, zal hij ook wel hebben kennis gemaakt met enkele glanzende zwarte torren, die bekend staan onder de naam van pikzwarte, ook wel spinnende watertorren (Hydrophilidae). Zou de veronderstelling te gewaagd zijn, dat deze torren te vaak voor het aquarium afgekeurd en in 't water teruggegooid worden?

Toch zijn ook aan deze dieren in 't aquarium interessante dingen te beleven, wanneer we er niet tegenop zien dat de beplanting van ons aquarium duchtig gehavend wordt. Want het zijn enorme planteneters, vooral de Grote pikzwarte watertor, *Hydrous piceus*! Maar met wat dotten alg oftewel „flap” loopt de ravitaillering niet

zo gauw gevaar, en in de tijd zo van April—Juni zijn deze dieren een nadere kennis-making zeker waard, want in die tijd bouwen ze hun nest.

En over die nestbouw willen we nu iets vertellen, en wel eerst over de nestbouw van bovengenoemde *Hydrous piceus* en dan over die van de Kleine pikzwarte watertor, *Hydrophilus caraboïdes*.

Zoals reeds gezegd, dragen deze torren ook wel het bijvoegsel „spinnende”, welk „epitheton ornans” zij ontleen aan de eigenschap onder water cocons te spinnen, waarin zij hun eieren afzetten en waarin ook de larven zich ontwikkelen. Nu is het merkwaardige, dat de torren oorspronkelijk geen water-, maar landdieren zijn, en ook niet zó in lichaamsbouw aan het water aangepast zijn als b.v. vissen en amphi-biën. De nodige zuurstof wordt niet uit het water door kieuwen bemachtigd, maar uit de lucht door aan de oppervlakte telkens een luchtvoorraad te gaan halen. Ook voor de cocon en de ontwikkeling der eieren schijnt lucht nodig te zijn. Daartoe moeten deze torren onder water, en tóch in de lucht hun nest spinnen. Laten we eerst vertellen, hoe de Grote pikzwarte watertor dit probleem oplost.

### 1. *HYDROUS PICEUS*.

Het wijfje van *H. piceus* draagt aan het achterlijf een *spinapparaat*, dat bestaat uit



Fig. 1. Spinapparaat. A=anus  
T=spintepels G=geslachts-  
opening V=ventrale plaat.

het laatste omgebouwde segment. (zie fig. 1). In dit segment komt de anus (A) uit, en daaronder bevindt zich het spinapparaat. De beide spintepels (T), in rust gekronkeld, steken bij het spinnen als rechte staafjes naar buiten. Tussen ventrale plaat (V) en spintepels ligt de geslachtsopening (G), waaruit zowel de eieren als de spinstof komen. De afvoergang van de spin-klieren mondt n.l. uit in de vagina. Het spinsecrēt

komt nu via de geslachtsopening op de ventrale plaat terecht, en doordat deze plaat, die aan het uiteinde een „borstel” draagt, tegen de spintepels aangedrukt wordt, loopt het spinsel hierlangs af en verhardt dan aan de lucht tot twee dunne draden.

Het mannetje bezit geen spinapparaat en onderscheidt zich direct van het wijfje door een schijfje aan de voorste poten. Het heeft geen enkel aandeel in de bouw van het nest.

Het wijfje begint nu met onder een drijvend blad, in ons geval een blad van fonteinkruid (*Potamogeton*) een deel van haar luchtvoorraad, die zich bevindt onder de rugschilden en tussen de vettige haren op de buikzijde, uit te persen, waardoor deze lucht in de vorm van een *luchtbel* tussen blad en achterlijf komt te hangen. Het dier stulpt dan het spinapparaat uit het achterlijf, welks uiteinde zich dan juist binnen de luchtbel bevindt. Het spinapparaat wordt dus geheel omgeven door lucht, en de cocon wordt gesponnen door de „wanden” van de luchtbel, dat is dus de grens lucht - water, van binnen te bekleden met spinsel.

Wesenberg-Lund <sup>1)</sup> vertelt dat het dier in omgekeerde houding, dus met de rug-

<sup>1)</sup> C. Wesenberg-Lund, Biologie der Süßwasserinsekten, Kopenhagen, u. s. w., 1943.

zijde naar beneden, eerst in de luchtbel de „zoldering” van de cocon (die dus tegen de onderkant van het blad ligt) spint, vervolgens *zich omdraait*, en dan in de normale houding verder zijkanten en onderkant afspint. We hebben helaas niet waargenomen, hoe het dier het eerste begin van zijn nest spint. Toch lijkt het ons om meer dan één reden niet waarschijnlijk, dat dit geheel in zijn werk gaat, zoals Wesenberg-Lund ons wil doen geloven. Er zijn aanwijzingen, die duiden op een andere gang van zaken.

Vooreerst is het al een precaire geschiedenis zich helemaal om te draaien met als enig houvast het blad en hoogstens een paar takjes van waterplanten, terwijl bij de minste beweging van het blad de luchtbel er onder vandaan schiet. Maar het lijkt ons ook helemaal niet noodzakelijk voor het dier om eerst in omgekeerde houding te beginnen, en zich dan om te draaien. Dat zou wel het geval zijn, als het spinapparaat onbewegelijk was en schuin naar onderen (ventraal) uitstak. Maar dat is niet het geval. In uitgestulpte houding is het spinapparaat bewegelijk en lang genoeg, om in zwaaiende beweging alle kanten van de luchtbel te bespinnen, zonder het achterlijf te bewegen. Dit is ook inderdaad de waargenomen wijze van spinnen in het verdere verloop. Waarom zou het begin dan ook niet op deze manier gesponnen kunnen worden?

De vondst van een „mislukt” begin wijst hier ook op. We troffen n.l. onder een blad het begin van een cocon aan, die om een of andere reden niet verder was afgemaakt. Dit bestond nu uit slechts een stukje zoldering, maar met een volledige achterkant en verder ook het begin van de zij-, boven- en onderkanten. En aan alle kanten was het dier even ver gekomen met spinnen.

Het lijkt ons dus het meest waarschijnlijk, dat de tor in de normale houding begint door de luchtbel aan de achterkant te bespinnen, en vervolgens de zijkanten regelmatig verder spint. Daarbij schuift het dier noodzakelijkerwijs met zijn achterlijf mee naar voren, terwijl de kop hoe langer hoe dieper komt. Het dier komt dus hoe langer hoe meer in verticale stand (fig. 2a, b, c).

Even voordat het stadium, in fig. 2a aangeduid, bereikt is, worden de eieren in de cocon afgezet;  $\pm 40$  in getal, die recht op achterin de cocon komen te staan en in deze stand worden omsponnen met los spinsel.

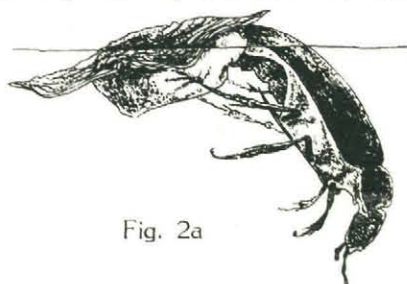


Fig. 2a

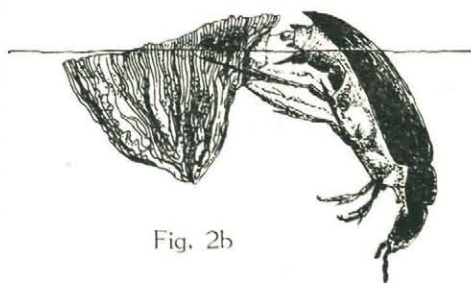


Fig. 2b

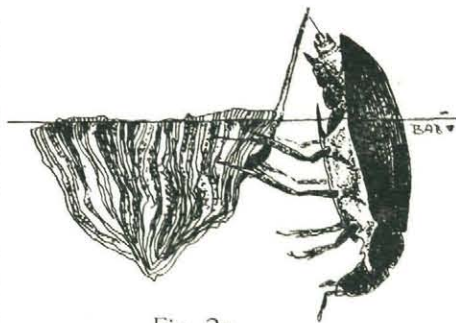


Fig. 2c

Fig. 2. a, b, c. 3 opeenvolgende stadia van de nestbouw van *Hydrous piceus*.

Nu kan begonnen worden met het afsluiten van het nest. De onderkant van de cocon begint de bovenkant te naderen; het nest wordt platter en smaller. Het spinsel wordt aan de onderkant luchtiger; op deze plaats breken later de larven door de coconwand heen naar buiten. De „zoldering” heeft nu ondertussen de rand van het blad bereikt, en het nest zal dus onder het blad vandaan „groeien”.

Het met lucht gevulde nest duwt de rand van het blad zó ver omhoog, dat de opening ervan (waaruit nu het achterlijf moet worden teruggetrokken) in verbinding komt met de buitenlucht. Het omgebogen achterlijf legt zich aan tegen de onderkant van de cocon-opening en duwt daar ter plaatse het wateroppervlak iets naar beneden. De cocon drijft dus als een bootje in het water, aan de ene kant diepliggend door de zwaarte van het blad en de eieren, maar met de opening aan de andere kant toch nog zo hoog, dat er geen water kan binnenstromen. (fig. 3).

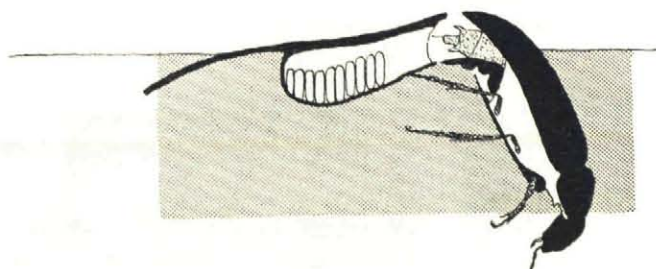


Fig. 3. Schematische voorstelling van de nestbouw van *H. piceus* (Stadium van Fig. 2b).

De afsluiting van het nest gaat nu plaatsvinden. Dit geschiedt zo, dat de opening wordt dichtgesponnen in de vorm van een plat, schuin dekseltje, dat van onder af gesponnen wordt en later de bovenkant ontmoet. (fig. 2b). Dit dekseltje wordt echter naar boven toe verlengd in de vorm van een mast, waarover straks meer.

Dekseltje en mast verkleuren vrij spoedig bruin, terwijl de rest van de cocon altijd wit blijft. Het is niet het contact met de lucht, dat het spinsel doet verkleuren, want ook onder water wordt het bruin, terwijl trouwens het eerstgesponnen gedeelte van 't nest in de lucht ook wit blijft. Dit feit leidt dus tot de conclusie, dat er een ander soort spinsel voor dekseltje en mast wordt gebruikt. Men meent wel, dat het spinsel van andere samenstelling, dat dus gebruikt wordt voor het laatste deel van de cocon, het z.g. „rest”spinsel zou zijn. Zoekende naar een prikkel, die het dier ertoe zou brengen over te gaan van de bouw van de nestkamer tot die van het dekseltje, kwam men tot de veronderstelling, dat het eerste spinsel op een gegeven moment zou opraken, en dat dit de prikkel zou zijn tot het gaan spinnen van het dekseltje, en dan met een restspinsel van andere samenstelling.

Toch is het niet zo, dat het dier met het restspinsel dan nog nèt dekseltje en mast kan fabriceren. Ook de prikkel is o.i. van andere aard. Deze mening berust op het volgende proefje, dat we aldus uitvoerden:

Toen een tor met spinnen aan de rand van het blad gekomen was, verlengden we de rand door er een stukje groen cellophaanpapier overheen te leggen. Het dier liet zich hierdoor niet afleiden en spon rustig verder, tot de nieuwe rand bereikt was. Met een nieuw stukje cellophaan verlengden we de rand nogmaals, en weer werd het nest ook verlengd; alleen werd het iets kleiner in diameter (fig. 4). Dit gedeelte bestond nu ook uit spinsel, dat niet verkleurde, hoewel er aanzienlijk meer spinsel

verbruikt moest worden. Zodra nu definitief de rand bereikt was, werd aan het dekseltje begonnen.

Hieruit blijkt dat het dier niet het dekseltje van restspinsel gaat maken, omdat en nadat het gewone spinssel is opgebruikt.

De prikkel kan dus ook niet het opraken van het spinssel zijn, maar is wel het bereiken van de rand van het blad. Het spinapparaat komt dan immers plotseling niet meer in aanraking met het blad en kan dus niet meer een wand spinnen tegen een grensvlak aan. Hieraan zal het dier „bemerken”, dat het eind is bereikt.

Het spinnen van het dekseltje en de mast geeft ondertussen prachtig de gelegenheid het spinapparaat goed te zien. De tor staat nu practisch verticaal, terwijl zij met de poten cocon en blad vasthoudt; het achterlijf komt, naarmate de bouw van het nest vordert, hoe langer hoe verder uit het water (fig. 2c).

Van de twee spintepels ziet men twee ragfijne draden in verschillende richtingen gelegd worden door een zwaaiende beweging van het achterlijf. Vooral onder een binoculaire loupe is dit een verrassend schouwspel.

De mast is aan de voet net zo breed als het dekseltje, en wordt gaandeweg smaller. Goed is nu waar te nemen in welke richtingen het spinapparaat zwaait en zo de draden legt (fig. 5a). De dwarse doorsnee van de mast is in het midden het dikst en loopt naar de zijden smal uit. Deze randen krullen op de duur om en vormen zo een gootje (fig. 5b). Wanneer de mast  $\pm 1,5-2$  cm. hoog is, stopt de tor plotseling haar arbeid, misschien omdat zij niet hoger kan komen, trekt het spinapparaat in en zwemt weg. Het gehele proces heeft zich in  $2\frac{1}{2}$  à 3 uur afgespeeld.

De functie van de mast is een veel omstreden en nog steeds open vraag. Vele suggesties daaromtrent zijn gedaan. Men heeft erin willen zien een evenwichtsorgaan voor de cocon, opdat ze niet onderste boven komt te drijven, ook vaak een luchtverseringsmiddel voor de larven, en ook wel helemaal geen functie, maar een rudimentair verankeringsmiddel (dit in vergelijking met de cocons van verwante soorten).

Het meest wordt wel aangegeven de functie van luchtversering. Toch moeten we hier merkwaardige proeven van Laabs <sup>1)</sup> vermelden, die de mast afsneed, en de cocon met schellak bestreek, zelfs de eieren apart

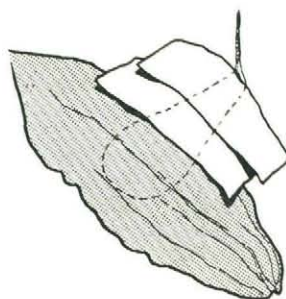


Fig. 4. Nest van *H. piceus*. Stukjes cellophaanpapier over de rand van het blad gelegd, deden de tor het nest verlengen.

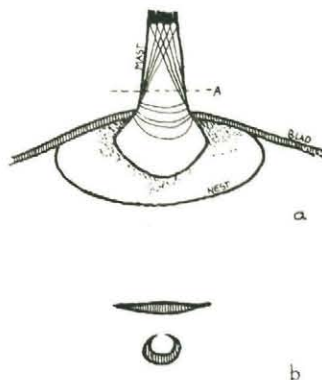


Fig. 5. a Manier van spinnen van de mast bij *H. piceus*. Het zwarte deel van de mast geeft de zone aan, waar de mast verhoogd wordt.

Fig. 5. b Doorsneden door de mast bij A in Fig. 5a. De bovenste doorsnee is gemaakt direct na het spinnen van de mast, de onderste na het omkrullen van de mast.

<sup>1)</sup> Zeitschrift für Morph. und Oek. der Tiere, 36, 167.

onder (uitgekookt) water bracht : zonder dat normale ei-ontwikkeling uitbleef. Wijzelf hadden ook een cocon, waarvan de mast naar beneden geknikt was en onder water lag ; toch zijn de larven in de normale tijd uitgekomen. Analyse van de lucht



Fig. 6. Nest van *H. piceus*.

in de cocon zou wellicht een definitieve opheldering kunnen geven.

Zo is de cocon dan klaar (fig. 6). Vastgeplakt onder het blad, dat meteen voor het nodige evenwicht zorgt,

drijft het nest in het water rond en het wachten is nu op de larven. Dat duurt enige weken (15—21 dagen), en dan kruipen de larven — die merkwaardigerwijs vleeseters en in tegenstelling met hun ouders enorme rovers zijn — uit de cocon.

## II. *HYDROPHILUS CARABOIDES*.

De coconbouw van *H. caraboïdes* is in grote trekken hetzelfde als die van *H. piceus*. Er zijn echter ook markante verschillen.

Terwijl over de nestbouw van *H. piceus* zeer weinig gepubliceerd is, vinden we over de kleine tor meer litteratuur. Toch is ook deze nog lang niet uitgebreid genoeg onderzocht.

Een zeer typische bijzonderheid vonden we in het feit, dat het mannetje gedurende de gehele tijd van het spinnen op het vrouwtje zat. Zelfs was hieraan spoedig te

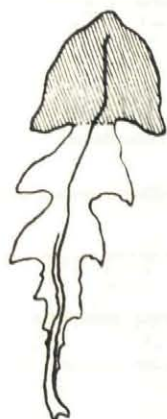


Fig. 7. Blad van *Taraxacum officinale*. Het gearceerde gedeelte werd voor de bouw van het nest gebruikt.

bemerken, of er een nest gebouwd zou worden : wanneer het mannetje een vrouwtje „geënterd” had, begon het vrouwtje met het mannetje als passagier op de rug, ijverig naar geschikte bladeren te zoeken, en, als de keuze gevallen was, te bouwen. Het mannetje schijnt alleen een stimulerende werking op het vrouwtje uit te oefenen en bouwt zelf niet mee. Pogingen onzerzijds om het vrouwtje te laten bouwen, nadat het mannetje van haar rug was gehaald, mislukten. Alleen wordt er tijdens het bouwen wel eens een copulatiepoging ondernomen, die echter niet doorgezet wordt omdat het vrouwtje weigert. De tor — in het vervolg bedoelen we daarmee het vrouwtje, steeds met het mannetje op de rug — begint dus met het uitzoeken van een blad. Wij hadden ter beschikking gesteld bladeren van de Gewone paardebloem (*Taraxacum*). Niet het hele blad werd gebruikt ; het werd door midden gebeten bij het laatste smalle gedeelte (fig. 7). Het doorbijten ging als volgt in zijn werk : van de rand af werd een stukje blad met de monddelen een eindje doorgeknipt en vervolgens werd getracht het blad verder in te scheuren door met de mond de ene „slip” vast te houden, en met de voorpoot de andere van

zich af te duwen. Nadat het blad van beide kanten tot op de hoofdnerf was doorgescheurd, werd deze doorgeknaagd. Dit lijkt een verrassende intelligente handeling, want normaliter zal het dier geen paardebloembladeren ter beschikking hebben.

Het is echter waarschijnlijker, dat de vaardigheid om verschillende bladeren te bewerken, aangeboren is. Doorgaans worden volgens de literatuur bladeren van de wederik (*Lysimachia*) gebruikt, die veel aan slootkanten te vinden is. Het zou interessant zijn, eens na te gaan, welke bladeren deze tor al niet voor zijn nestbouw kan gebruiken en hoe zij die daarvoor geschikt maakt.

Nadat het blad doorgebeten is, wordt het afgebeten deel in de geschikte stand gebracht. Het dier probeert de randen van het stukje blad met de poten stevig vast te grijpen, en trekt het dan na enige vergeefse pogingen krom, zodat het ene uiteinde op de waterspiegel ligt en het andere loodrecht naar beneden staat (fig. 8a, b).

Daarna wordt een luchtbel uit het achterlijf geperst, die gevangen blijft in de hoek, die door het krombuigen van het blad ontstaan is. Deze luchtbel wordt nu aan de andere zijde ook begrensd door de uiteengebogen rug- en buikschilden van de tor, en daartussen steekt het spinapparaat in de bel (fig. 8c). In een zwaaiende beweging naar alle kanten wordt de binnenwand van de luchtbel nu bekleed met spinsel. Eerst wordt een dun laagje gesponnen, en dit wordt gaandeweg verstevigd. Wanneer de eerste helft van de luchtbel aldus omgeven is met een stevige wand van spinsel, blijft het blad, vastgeplakt om de cocon, in de omgebogen stand zitten; de tor draait nu een kwart slag, en spint dus voortaan verder in de richting, dwars op die van de hoofdnerf van het blad (verg. fig. 8c en d).

Nu worden de eieren afgezet. Dit gebeurt niet tijdens een pauze in de spinarbeid, maar „tussen de bedrijven door”. Wel wordt tijdens de eiafzetting niet aan de wand gesponnen, maar de cocon wordt verder opgevuld met los spinsel. Wij konden dit volgen door voorzichtig van boven een stukje blad weg te knippen, zonder water te laten binnenstromen in de cocon (fig. 9). Wat we zagen, was dit: telkens komt er een ei tevoorschijn onder de spintepels uit de vulva, dit glijdt naar beneden en wordt door een opwaartse beweging van de spintepels recht op gezet. Vervolgens wordt het ei omgesponnen met luchtig spinsel, en dan verschijnt het volgende ei. Ten slotte staan



8a



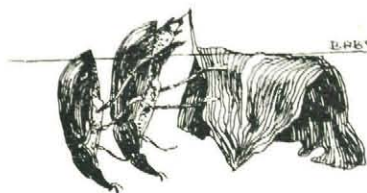
8b



8c



8d



8e

Fig. 8 a, b, c, d, e. 5 opeenvolgende stadia van de nestbouw van *Hydrophilus caraboides*.

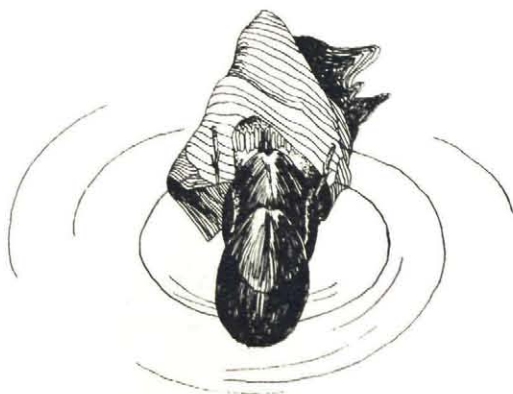


Fig. 9. Stuk uit het blad geknipt tijdens het bouwen van het nest bij *H. caraboïdes*. (Verg. Fig. 8d.) Het eieren-leggen wordt nu zichtbaar.

In tegenstelling met de cocon van *H. piceus* verkleuren mast en dekseltje praktisch niet; wél is er een verschil in bouwstructuur met de rest van de cocon waar te



Fig. 10. Nest van *H. caraboïdes*.

nemen. De cocon is nu klaar en blijft verder op het water drijven (fig. 10). Doordat het blad hier a.h.w. geheel om het nest heen is gewikkeld, ligt deze lang zo stabiel niet als dat van de grote tor. Het nest schommelt licht, en een ander dier zal het niet gemakkelijk kunnen beetpakken: bij de minste of geringste aanraking schiet het al schommelende weg. Zou de mast hier wél een functie hebben voor 't bewaren van het evenwicht? Het

lijkt ons niet waarschijnlijk: de voornaamste factor voor de stabiliteit zullen toch de eieren vormen, die op de bodem staan en zo het zwaartepunt diep doen liggen. Zo geeft de nestbouw van deze torren veel interessante dingen te zien, en er doen zich allerlei problemen voor, die om een oplossing vragen. Enkele hebben we reeds aangestipt; de voornaamste en meest omstreken is wel de rol, die de mast zou kunnen spelen, en in verband daarmee de luchtverversing: of die nodig is, en zo ja, hoe die dan geschiedt. Verder zal er nog veel opgehelderd kunnen worden over het spinproces. In hoeverre is dit aangeboren, in hoeverre aangeleerd? Hoe past het dier zich aan het beschikbare materiaal aan? Welke zijn de in- en uitwendige prikkels, waarop het dier reageert? Moeten we het spinproces beschouwen als een keten van handelingen, welke keten we kunnen onderbreken door één schakel weg te nemen? Of is het gehele proces één enkele handeling? Om hierin meer licht te verkrijgen, zou men proeven moeten doen, waarbij in verschillende stadia op het proces van buitenaf wordt ingegrepen door de uitwendige omstandigheden te wijzigen of het proces te onderbreken. Het schijnt, dat de dieren zich tijdens de eigenlijke coconbouw niet laten storen en bij „gewelddadig” ingrijpen weer aan een nieuw be-

alle eieren netjes „in 't gelid” op de bodem van de cocon.

Hierna wordt het nest weer verder afgesponnen (fig. 8d), en de tor begint aan dekseltje en mast. We treffen hier weer het zelfde schouwspel aan, dat we ook bij *H. piceus* vonden: het achterlijf begint uit het water te komen en de werkwijze van 't spinapparaat is nu goed te zien. De mast wordt langzamerhand hoger (fig. 8e), en op zeker moment wordt de spinarbeid gestaakt, waarna de tor wegzwemt, en 't mannetje doorgaans ook zijn eigen weg zoekt.

ginnen; terwijl ze niet meer opnieuw beginnen, wanneer ze reeds aan de mast bezig zijn. (Zie Laabs, a.w., 138).

Er zijn dus nog onderzoeksmogelijkheden te over, en aan dit materiaal, dat zo gemakkelijk te verkrijgen is, en zich goed leent voor eenvoudige proefnemingen in 't aquarium, zijn heel wat belangwekkende dingen te beleven.

Dit onderzoek over de nestbouw van *H. piceus* en *H. caraboïdes* werd verricht tijdens een cursus Ethologie aan het Zoölogisch Laboratorium van de Groninger Universiteit in het voorjaar van 1949.

## OVER DE PLANTENGROEI DER DUIN- DALEN OP VLIELAND

V. DE VRIES.

In een vorig artikel was sprake van de plantengroei der stuifkuilen als een uitstapje in het voedselarme, uitgeloopte, centrale duingebied. Om enigszins de continuïteit in de bespreking van aan elkaar grenzende gebiedsdelen te handhaven, laten wij het beste de vegetatie der stuifpolders hierbij aansluiten. De beperkende factoren, die de tegenstelling tussen de begroeiingswijzen binnen een stuifpolder moeten verklaren, zijn nu van geheel andere aard. Het belangrijke punt met betrekking tot de ontwikkelingsmogelijkheden der diverse plantenzaden en vruchtjes is de sterke opstuw-  
wing van zoet water, in najaar, winter en voorjaar op de centrale vlakte. Dus m.a.w. de factor periodiek terugkerende extreme vochtigheid. De sterke schommelingen van het wateroppervlak in de loop van het jaar vereisen zeer bepaalde aanpassingen van de plantengroei t.o.v. zaadproductie, kiemtijd en de mogelijkheid tijdelijk een submers bestaan te kunnen leiden. Opgemerkt moge worden, dat alle oppervlaktewater van de stuwmeertjes in de kleine vierkante en rechthoekige stuifpoldercompartimentjes volledig zoet is.

Gedurende de tijd dat de stuifpolders vol water staan, vangt het wateroppervlak veel zaden en vruchtjes, die daar door de wind of door watervogels worden aangevoerd. Vooral eenden als wintergasten laten er vruchtjes en zaden achter, nadat zij die eerst meegesleept hebben aan poten en veren. Bij het droog vallen in de vroege zomer krijgen zaden en vruchtjes hun kans, zij worden in concentrische banden gedeponeerd, kiemen en gaan zich uitbreiden op het vochtige randterras.

Wij moeten nu direct onderscheid maken tussen twee ontwikkelingsreeksen, wat betreft de geleidelijk in soortenaantal toenemende begroeiing van deze binnen stuifdijken ingepolderde primaire strandvlakte. Ten eerste: die van de meer of minder eenvormige centrale gezelschappen, ten tweede: die van de begroeiing op het randterras.

Opvallend is de grote gelijkvormigheid van de begroeiing van deze centrale stuw-