



NEDERLANDS TIJDSCHRIFT VOOR VELDBIOLOGIE
OPGERICHT DOOR E. HEIMANS, J. JASPERS jr EN JAC. P. THIJSSE

Een kwestie van licht en donker

B. J. D. MEEUSE.

(University of Washington, Seattle)

In een vorig artikel („Kevers als bestuivers van Araceae”, De Levende Natuur 62 (1959), p. 217-226) schreef ik al eens iets over de merkwaardige bestuiving van sommige aronskelken. Daarbij kwam ook onze eigen wilde Gevlekte aronskelk, *Arum maculatum* L., (fig. 1) ter sprake. Het aspect van de bestuiving dat mij in deze plant, en ook in de nauwverwante Italiaanse aronskelk, *Arum italicum* Mill., wel het meest imponeert is de schier volmaakte „timing” van de gebeurtenissen die elkaar in de bloeiwijze opvolgen; de zaak schijnt als door een Zwitsers horloge geregeld, op zo’n manier dat zelfbestuiving ten enenmale onmogelijk wordt gemaakt. Het uur van opengaan van

de bloeiwijze is waarschijnlijk precies afgestemd op de levensgewoonten van de bestuivers. Op de eerste bloeidag, die in Nederland meestal in april of mei valt, ontplooit het schutblad van de bloeiwijze zich laat in de namiddag, gewoonlijk tussen drie en zes uur. Zoals de beroemde Lamarck in 1778 al opmerkte, is de zg. appendix — het naakte en knotsvormige uiteinde van de bloei-as, dat als een pook naar boven steekt — dan duidelijk warm; in een flink exemplaar kan het orgaan wel 15° C warmer worden dan de omgeving. Tevens verspreidt de appendix dan een krachtige geur, door een van mijn onbevangen studenten zonder aarzelen geïdentificeerd als die van verse

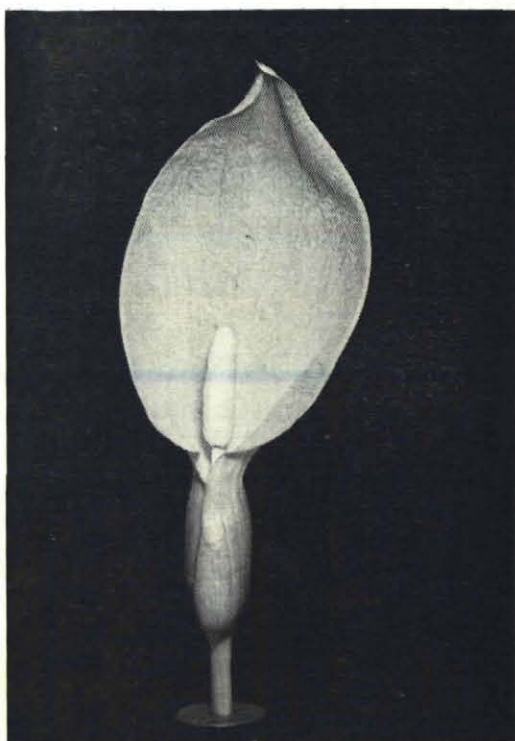


Fig. 1. Bloeiwijze van Gevlekte aronskelk, *Arum maculatum*. De naakte, uitstekende appendix werkt als een „osmofoor” of geurdrager.

koemest. Over geuren kan men licht van mening verschillen, maar de aanwezigheid van ammoniak en ook van skatol, dat een faecaal aroma geeft, is in ieder geval buiten kijf! Wat het aanlokken van mogelijke bestuivers betreft, is de geur stellig effectief; snijdt men nl. laat in de middag de bloemkamer (fig. 2) open, dan vindt men die gewoonlijk vol met kleine mugjes. De overgrote meerderheid van de bezoekers (en dit geldt voor Engeland en Nederland zowel als voor Seattle) bestaat uit vrouwtjes van *Psychoda phalaenoides*, een soort waarvan men met zekerheid weet dat de larven zich ontwikkelen in verschillende soorten mest. Zoals E. Heimans dit reeds in 1901 beschreef, komen de mugjes aanvliegen op de

vlag van het schutblad, dat zeer glad blijkt te zijn, en vallen letterlijk naar beneden in de bloemkamer. De oorzaak van de gladheid is later onderzocht door J. Heimans en door F. Knoll. Wegkomen uit de bloemkamer is voor de beestjes vrijwel onmogelijk o.a. door de gladheid van de wand en door de stijve haren die de uitgang versperren (zie fig. 2 en 3). Echter hebben de gevangen het niet kwaad. In dit stadium zijn nl. de vrouwelijke bloemen aan de basis van de bloeiwijze (die gereduceerd zijn tot niet veel meer dan stampers) gereed om bestoven te worden; de zittende stempels, die aan witte haarbosjes doen denken, produceren een zoete, kleverige vloeistof die door de bezoekers gretig wordt opgelikt.

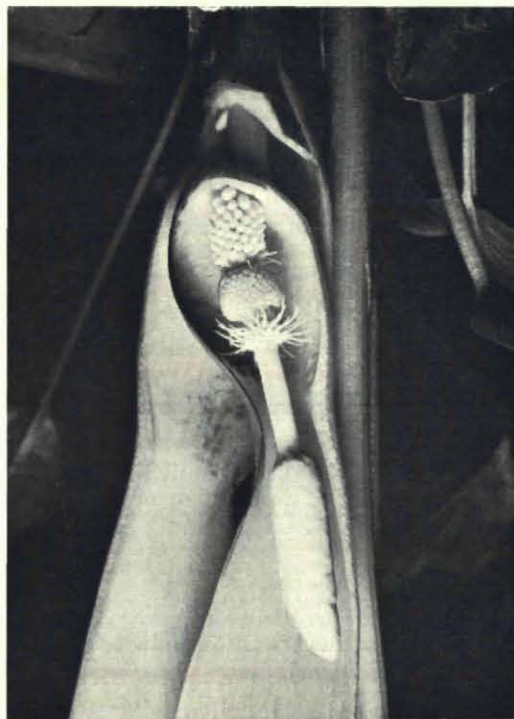


Fig. 2. Bloeiwijze van *Arum maculatum*; bloemkamer opengesneden. Vrouwelijke bloemen basaal, manlijke iets hoger geplaatst. De vrouwelijke bloemen zijn eerder rijp dan de manlijke.

Daarbij is er een heel redelijke kans dat kruisbestuiving optreedt, want onder de talrijke bezoekers zijn er allicht wel een paar die als laatste pleisterplaats de bloeiwijze van een andere aronskelkplant hadden, die bezig was stuifmeel uit te strooien. Hebben de vliegjes hun werk gedaan, dan verschrompelen de stempels al heel spoedig; nu geeft nog slechts een purperrood littekentje voor elke vrouwelijke bloem de plek aan waar de stempel was ingeplant. Eerst nu, gedurende de nacht, gaan de helmhokjes van de hooggeplaatste manlijke bloemen (geredu-

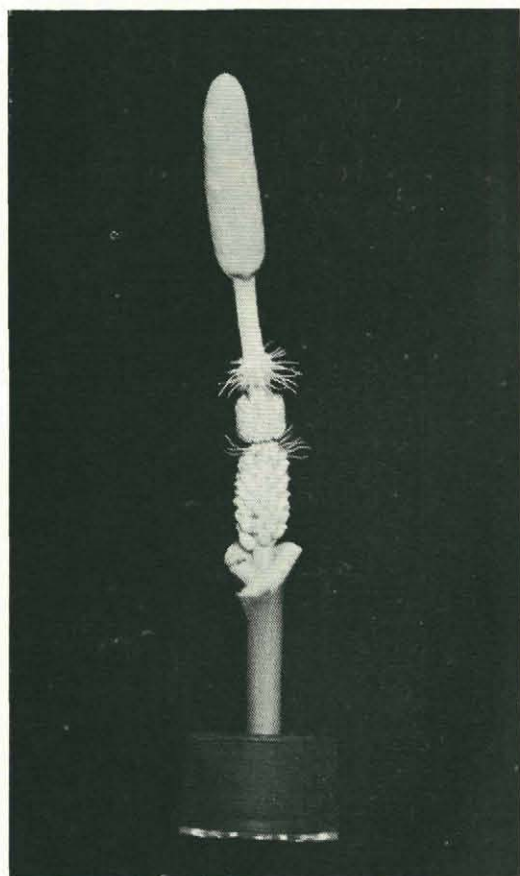


Fig. 3. Centrale kolom uit de bloeiwijze van *Arum maculatum*. Van boven naar beneden: appendix, borstelharen, manlijke bloemen, borstelharen, vrouwelijke bloemen.

ceerd tot niet veel meer dan meeldraden) open. Uren lang worden de gevangenen dus gebombardeerd met een gouden regen van pollenkorrels, die zich vlot vasthechten aan hun lichaam en poten, die immers door het rondkruipen over de vrouwelijke bloemen heel kleverig geworden zijn. De volgende morgen zijn de borstelharen verwelkt en dus niet meer zo stijf, en de oorspronkelijk gladde wand van de bloemkamer is een ietsje rimpelig geworden; de appendix is afgekoeld en riekt niet meer. Zonder veel moeite kunnen de met stuifmeel bepoederde gevangenen ontsnappen. Daar onze aronskelken gewoonlijk in groepjes bijeen groeien, is er dan echter meestal wel weer een bloeiwijze voorhanden die nog in het „geurige” stadium verkeert. Een aantal van de *Psychoda's* laat zich daar weer door vangen, en opnieuw wordt het kruisbestuivingsspel gespeeld.

Bij andere Araceae valt het maximum van temperatuur- en stankontwikkeling op een ander uur van de dag; bij de bekende droogbloecier *Sauromatum guttatum* Schoff bijvoorbeeld op het lunchuur (12-1), bij het Javaanse Slangenblad, *Amorphophallus variabilis*, om ongeveer half vijf 's middags. Ongetwijfeld is de toestand weer afgestemd op de activiteiten van de bestuivers. De regelmatigheid in tijd van ontplooiing openbaart zich bij *Sauromatum* in kasplanten, onder heel gelijkmatige omstandigheden, in onze Nederlandse Gevlekte aronskelk daarentegen op warme zowel als op frisse dagen, om het even. Dit maakt het al direct erg onwaarschijnlijk dat de regelmaat aan de plant wordt opgelegd door regelmatige wisselingen in temperatuur van de omgeving. *A priori* mag men dus al verwachten dat de factor „licht” veel belangrijker is, en inderdaad kon Van der Pijl voor het Slangenblad aannemelijk maken dat het ogenblik waarop voor een bepaalde bloeiwijze

de dag aanbreekt bepalend is voor de gang van zaken. Normaliter valt dat ogenblik, op Java, om 6 uur 's morgens. Kennelijk begint dan een biochemisch proces dat $10\frac{1}{2}$ uur later leidt tot het optreden van stank. Houdt men het Slangenblad in het donker tot bv. 9 uur 's morgens, dan verschijnt de geur pas in de avond. Brengt men de plant daarentegen in het licht om, laten we zeggen, 4 uur 's morgens, dan wordt het geurverschijnsel dienovereenkomstig vervroegd.

Soortgelijk werk over de invloed van licht en donker is met *Arum maculatum* in 1925 in Europa gedaan door Th. Schmucker. In een verlichte kelder met een normale wisseling van dag en nacht en een temperatuur van ongeveer 12°C gingen de bloeiwijzen net zo regelmatig open als buiten, dus altijd 's middags. Werden de planten op een warmere plaats gezet, dan maakte dat vrijwel niets uit. De vochtigheidsgraad van de kelder was bij deze proeven nagenoeg constant. Als vermoedelijke factor die voor het opengaan aansprakelijk is, blijft dus inderdaad alleen *licht* over, tenzij men aanneemt dat een halsstarrig inwendig ritme, dat zich niets van de uitwendige omstandigheden aantrekt, de gang van zaken bepaalt. Zoals uit het vervolg zal blijken, behoeven we daarvoor echter in dit geval niet bang te zijn; zo er al een inwendige „biologische klok” is, dan is het toch niet moeilijk om die volgens onze eigen grillen „gelijk te zetten”.

Wanneer Schmucker vlak voor de bloei zijn aronskelken een dag of wat in voortdurende duisternis hield, dan gingen de bloeiwijzen maar zelden open. Hield hij daarentegen zijn planten, of zelfs afgesneden jonge bloeiwijzen, onafgebroken in het licht, dan was het opengaan in de meeste gevallen normaal — behalve dat het nu op allerlei ogenblikken van de dag plaats vond. Van de 51 bloeiwijzen die aan het eind van

zijn serie proeven nog gezond waren, gingen er 22 open in de eerste helft van het etmaal (dus tussen middernacht en het lunch-uur), terwijl de overige 29 later volgden. Van synchronisatie was dus geen sprake meer! Werden dag en nacht omgekeerd, dan was er weer wel synchronisatie, maar de overgrote meerderheid van de bloeiwijzen (35 van de 42 die in deze serie onderzocht werden) openden zich nu in de vroege morgen (d.w.z. laat in de lichte nacht) in plaats van laat in de middag. Sommige onderzoekers hebben uit deze proeven de conclusie getrokken dat het opengaan volgt op een periode van belichting. Zoals we zullen zien is dat besluit echter beslist voorbarig. Wel is belichting belangrijk, en dat is op heel aardige manier aangetoond door de Zwitserse onderzoeker Ph. Matile, die in Florence op eenvoudige maar vernuftige

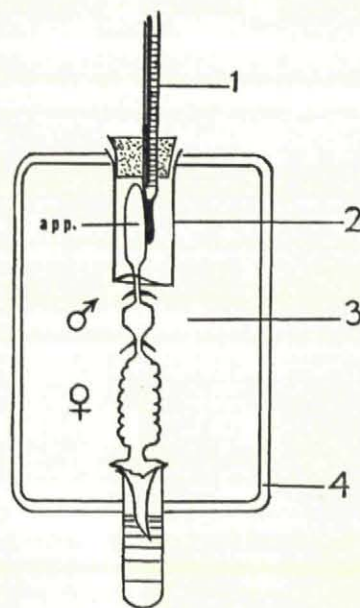


Fig. 4. Matile's proefopstelling voor het meten van de temperatuursstijging in de appendix van *Arum italicum*. 1. Thermometer. 2. Glazen buis. 3. Vochtige kamer. 4. Glazen cylinder.

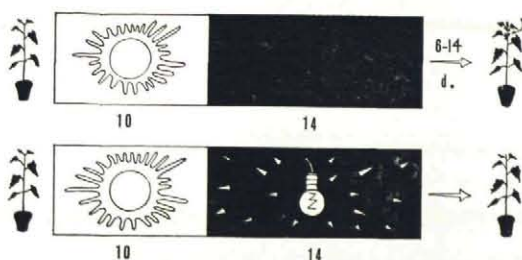
wijze proefjes heeft gedaan met *Arum italicum*. Matile vond dat men afgesneden jonge bloeiwijzen van deze plant op vrijwel normale wijze tot ontwikkeling (en later zelfs tot vruchtzetting) kan brengen wanneer men een proefopstelling gebruikt zoals die in het bijgaande schema is weergegeven (fig. 4).

In zijn geval was het mogelijk om de jonge bloeiwijzen zonder merkbare schade een paar dagen achtereen in het donker te houden. Een normaal opengaan, met ontwikkeling van warmte en stank, bleek dan echter onmogelijk; om dat te bereiken was een „licht-schot”, d.w.z. het blootstellen aan licht van een electrisch peertje gedurende zeker twee uur, absoluut noodzakelijk. Kortere belichtingstijden gaven slappe reacties, en bij een belichting van een kwartier of minder trad er zelfs helemaal geen reactie op. Het temperatuurs-maximum in de bloeiwijze manifesteerde zich altijd een *klein etmaal na het begin van de belichting*. Ik zou dat (met het oog op wat volgen gaat) liever zo willen stellen, dat het ongeveer 22 uur na het einde van de belichtingsperiode viel. Dit klopt heel aardig met wat men in de natuur ziet; de zon gaat immers in april en mei, wanneer de aronskelken bloeien, in de vroege avond onder, en de bloeiwijzen openen zich normaliter (zoals ik al meermalen vermeld heb) in de namiddag, met een „piek” in de temperatuur om ongeveer 5 uur. Uit de experimenten van Schmucker en Matile beiden volgt, dat men zich niet al te zeer bezorgd behoeft te maken over de mogelijkheid dat de aronskelken zich hardnekkig vastklampen aan een tevoren reeds aanwezig ritme; zo dit al bestaat, de behandeling met constant licht of constante duisternis rekent er kennelijk grondig mee af!

In Matile's werk valt de nadruk geheel op de invloed van het licht. Er zijn echter goe-

de redenen om aan te nemen dat de periode van duisternis die op de belichting volgt, ook onmisbaar is. In een heleboel processen die zich in de plant afspelen is er nl. bepaald zo iets als een „behoefte aan duisternis” — de plant moet worden blootgesteld aan een periode van donkerheid die een zekere lengte te boven gaat. Het bekendste voorbeeld, een geval waarmee tegenwoordig bijna elke scholier vertrouwd is, is wel dat van de zg. kortedagsplanten. Deze zouden eigenlijk beter kunnen worden betiteld als „langenachtsplanten”; waar het op aan komt is nl. de duur van de nacht! Wel moeten we toegeven dat in sommige gevallen de „kritische lengte” van die periode van donkerheid niet meer dan $8\frac{1}{2}$ of 9 u. bedraagt — een tijdsverloop dat men in het gewone spraakgebruik toch heus niet als een „lange nacht” zou willen aanduiden. Een kortedagsplant gaat niet tot bloei over als ze niet wordt blootgesteld aan een serie van zulke „lange nachten”; het hangt af van de soort of variëteit waarmee men te maken heeft, hoeveel. Beroemd is in dit opzicht de Amerikaanse Cocklebur, *Xanthium pennsylvanicum*. Deze plant reageert al op één enkele „lange nacht” (een donkerheidsperiode van $8\frac{1}{2}$ tot 9 uur) met het aanleggen van bloemprimordia. In de Cocklebur kan men het belang van die ene donkere periode ook heel aardig aantonen door haar, ongeveer in het midden, te onderbreken door een korte belichting (bv. een van 15 minuten) met wit of (nog beter) rood licht. De vorming van bloemprimordia blijft dan uit. Het volgende schema licht de stand van zaken bij de Cocklebur toe (fig. 5).

Hoewel ik natuurlijk moet toegeven dat de eigenlijke bloei van een bloem (het opengaan) een proces is dat niet zo maar over één kam mag worden geschoren met de inductie van bloemprimordia als gevolg van een bepaald regime van licht en donker, is



Fif. 5. Inductie van bloemprimordia bij de Cocklebur, *Xanthium pennsylvanicum*. Boven: één enkele lange nacht (hier een van 14 uur) is voldoende om tot bloemvorming te leiden. Onder: de bloei blijft uit wanneer de periode van donkerheid ongeveer in het midden onderbroken wordt door een korte belichting met „stoorlicht”. Oranjerood licht is hierbij het meest effectief.

het toch wel erg verleidelijk om naar punten van overeenkomst te zoeken. Ik heb dat op twee manieren gedaan: door proeven te doen met *Arum* en *Sauromatum*, en door de oude literatuur uit te kammen.

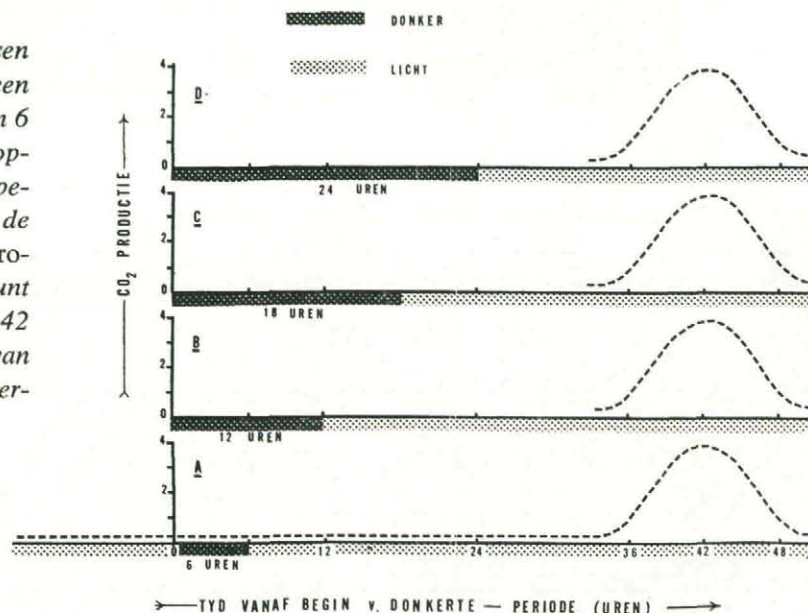
Zette ik jonge bloeiwijzen van *Sauromatum* in constant en voortdurend licht, dan ontwikkelden ze zich op normale wijze. Ik liet ze nu in dat licht totdat ik er zeker van was dat de dag waarop ze hadden moeten opengaan voorbij was. Vervolgens diende ik een „dark shot” toe — een periode van duisternis die ik in mijn proeven liet variëren van 1 uur tot 72 uur (dus tot praktisch oneindig). Wat blijkt nu? Een goede reactie volgt alleen maar op een „dark shot” en bereikt een maximum in temperatuur en ademhalingsintensiteit na ongeveer 42 uur (fig. 6). Men kan er haast zijn horloge op gelijk zetten! De stand van zaken klopt in *Sauromatum* weer heel aardig met de normale toestand. De bloei valt bij ons meestal in de herfst. Als we aannemen dat de zon in die tijd om ongeveer 7 uur ondergaat, dan is het volstrekt niet vreemd dat de temperatuurs-„piek” om ongeveer 1 uur ’s middags be-

reikt wordt (zoals we in werkelijkheid ook zien). Wel is het treffend (voor mij kwam het zelfs als een onverwachte schok), dat de prikkel die uiteindelijk tot het opengaan en de warmteproductie leidt, onder natuurlijke condities zijn werk niet op de avond vlak voor de bloeidag doet, maar op de avond van de vorige dag! Het uur van de dag waarop men in het laboratorium begint met het toedienen van het „dark shot” doet niet ter zake, wel een bewijs dat men ook hier geen last meer heeft van een oorspronkelijk aanwezig ritme.

Bij *Arum maculatum*, waar ik dezelfde proefopstelling gebruikte, is de toestand in principe eender, maar er is een groot verschil wat betreft de lengte van de „latente periode”, na het „dark shot” en vóór het opengaan. De lengte van het ook hier vereiste „dark shot” is niet zo veel verschillend (één uur is nog voldoende), maar het „antwoord” volgt veel eerder: de piek in de warmteproductie komt meestal 20-22 uur na het begin van het „dark shot”. Dat dit schitterend klopt met Matile’s gegevens, en ook met de natuurlijke toestand bij *Arum maculatum*, behoeft ik wel niet meer te betogen. Om de invloed van het uur van de dag na te gaan, heb ik donkere perioden van 6 uur toegediend op 4 manieren, nl. juist voor middernacht, van middernacht tot 6 uur ’s morgens, van 6 tot 12 uur ’s morgens, en in de namiddag. Het maximum in de warmte-ontwikkeling verschoof met het begin van de periode van duisternis, en viel altijd op het voorspelde tijdstip (fig. 7). Wat de literatuurstudie betreft, zal ik slechts de gegevens vermelden die ik vond voor de bekende *Mirabilis jalapa* (de pekoel ampat of vieruursplant van de Indonesiërs), voor klimopbloemen, en voor de bloemen van *Turnera ulmifolia*, een tropische plant uit Ceylon.

In het geval van *Mirabilis* kan men de brok-

Fig. 6. Verband tussen de toediening van een „dark-shot” (hier van 6 uur of meer) en het optreden van het temperatuursmaximum in de bloeiwijze van *Sauromatum*. Het hoogtepunt valt steeds ongeveer 42 uur na het begin van de periode van donkerheid.



jes literatuurgegeven (die over een periode van haast anderhalve eeuw verdeeld zijn!) als een legkaart in elkaar passen. Omstreeks 1800 slaagde de beroemde A.P. de Candolle er door het omkeren van nacht en dag in om *Mirabilis* niet 's middags maar 's morgens vroeg te laten opengaan. In 1925 vonden Hendricks & Harvey in een serie proeven die voor geheel andere doeleinden was opgezet, dat *Mirabilis* zich zelfs in constant licht heel goed uit zaad laat opkweken en tot een bloeirijp stadium brengen. Het vreemde is dan echter, dat de knoppen, die volkomen normaal van vorm en grootte zijn, zich niet openen; is het tijdstip waarop men opengaan mag verwachten voorbij, dan vormen ze net als boombladeren in de herfst een kurkachtige abscissielaag en vallen in hun geheel af. Maar... dient men vlak voor de fatale kurkvorming een „dark shot” van voldoende lengte toe, dan openen de bloemen zich normaal. De overeenkomst met mijn *Sauromatum*- en *Arum*-proeven is inderdaad treffend! Nog een paar jaar later deed Van der Pijl in Indonesië zijn proeven

met poekoel-ampatbloemen. Door het aanbreken van de nacht kunstmatig later te laten vallen, kon hij het opengaan van de bloemen op de volgende dag ook naar een later uur verschuiven. Men zal het, hoop ik, met me eens zijn dat een combinatie van het werk van de drie auteurs een keurig rond betoog oplevert!

Ook klimopplanten lenen zich uitstekend voor onderzoeken over het opengaan van bloemen, dit mede doordat hun knoppen zich zo abrupt (haast explosief) openen. Zelfs aan afgesneden en in water gezette takken blijven ze dat doen. Eenvoudig door de lengte van de nacht kunstmatig te variëren heeft Sigmond in 1930 kunnen bewijzen dat een periode van donkerheid van minimaal 6 uur essentieel is.

De onderzoeken die nog het treffendst op die met Cockleburs gelijken (en die ongetwijfeld hun tijd ver vooruit waren) zijn echter wel die van N. G. Ball, met *Turnera ulmifolia* in Ceylon verricht.

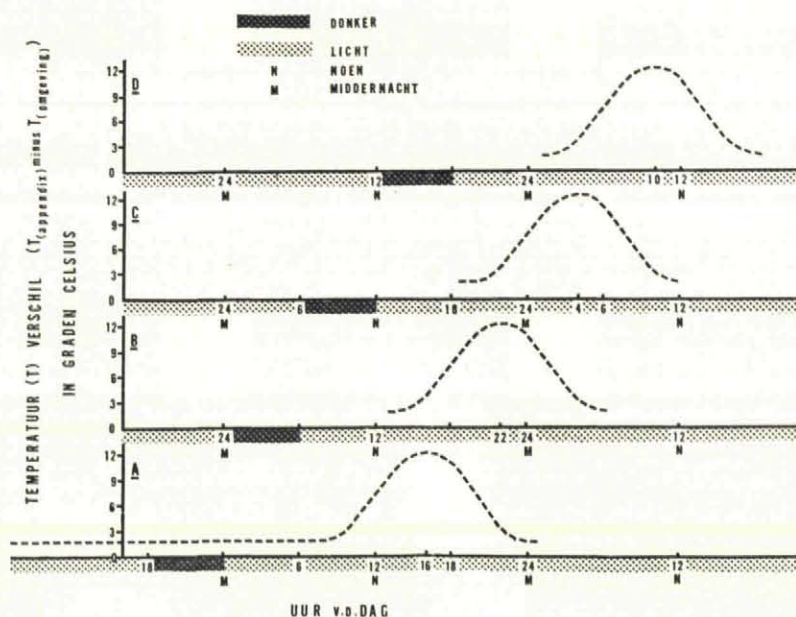
Normaliter gaan de bloemen van deze plant in de morgen open; ze sluiten zich alweer

na een paar uur. Het bleek Ball dat men de ontplooiing kan beletten door, laat in de nacht, stoorlicht te geven. Rood licht is het meest effectief, net zoals bij de inductie van bloemprimordia in de Cocklebur!

Bij laatstgenoemde plant heeft men gevonden dat er een duidelijk verschil in werking bestaat tussen oranje-rood licht en het nabije infrarood; men kan zelfs zeggen dat de twee zich als antagonisten gedragen. Het nabije infrarood is ongeschikt als stoorlicht. Wordt het tijdens de kritische lange nacht toegediend vlak na een korte bestraling met rood licht, dan wordt het effect van dat laatste opgeheven; de plant gedraagt zich alsof ze het rood eenvoudig niet gezien heeft, en de bloei is hier dus *niet* onderdrukt. Met behulp van zulke proeven is men op het spoor gekomen van het zg. fytochroom-systeem, dat ongetwijfeld een rol speelt bij de fotoperiodiciteit van de bloei. Fytochroom, een blauwachtig gekleurd eiwit, komt in twee vormen voor: een vorm die

rood licht absorbeert en een andere die het nabije infrarood opslorpt. Bestraling van de eerste vorm met rood licht leidt „automatisch” tot overvoering in de tweede; maar deze vorm kan, omgekeerd, weer gemakkelijk in de eerste overgaan, hetzij door een bestraling met het nabije infrarood, hetzij door spontane processen die in het donker plaatsvinden doch die in het algemeen vrij veel tijd vergen — verscheidene uren. Voor de vorming van bloemprimordia in de Cocklebur is het kennelijk nodig dat het fytochroom grotendeels aanwezig is in de vorm die rood licht absorbeert — vandaar de behoefte aan de lange nacht! Rood licht is juist daarom zo bijzonder effectief als stoorlicht, doordat het meer dan enig ander in staat is om het fytochroom „terug te duwen” naar de voor bloemvorming ongewenste vorm — de infrarood-absorberende. De plant moet dan als het ware van voren af aan beginnen met zich bloot te stellen aan de (voor bloei) weldadige uren van donkerheid.

Fig. 7. Verband tussen de toediening van een 6 uur durend „dark-shot” en het optreden van het temperatuursmaximum in de bloeiwijze van *Arum maculatum*. Het „dark-shot” volgt op een lange periode van constant licht. Het hoogtepunt in de haast explosieve ontwikkeling van warmte en stank valt steeds ongeveer 22 uur na het begin van de periode van donkerheid, op welk uur van de dag ook toegediend.



Het zou wel bijzonder aardig zijn als ik ook voor het opengaan van de bloeiwijze van *Arum* en *Sauromatum* zou kunnen bewijzen dat het fytochroomsysteem is ingeschakeld. Proeven met rood stoorlicht en antagonistisch infrarood staan dan ook als eerste op mijn programma! Helaas heb ik mijn experimenten met de Araceae tijdelijk moeten onderbreken door gebrek aan bloeirijpe planten. Maar er is nog genoeg werk aan de winkel (en ik popel van verlangen om de handen aan de ploeg te slaan): want waarom zou ik mijn ideeën ook niet uitstrekken tot allerlei andere bloemen waarvan het open- en dichtgaan bepaald wordt door het licht-en-donkerregime — *Mirabilis*, klaverzuring, juliaantjes, siertabak, teunisbloem en nog vele anderen? Voor *Mirabilis* heb ik al enige aanwijzingen dat rood licht, toegediend halverwege de kritische periode van donkerheid, storend werkt. Toegegeven,

overdreven generalisaties zijn uit den boze. Er zijn tienduizenden soorten bloemplanten, en elk daarvan heeft de invloed van natuurlijke selectie op zijn eigen wijze ondergaan; we moeten ons er dus niet over verbazen dat *verschillende* planten zich richten naar *verschillende* prikkels uit het milieu.

Zo wordt het opengaan van crocusjes, tulpen en sommige gentianen bijna uitsluitend bepaald door de temperatuur; andere bloemen zijn misschien weer gevoelig voor luchtvochtigheid. Maar dat laat toch nog een grote categorie over. Het zou me dankbaar stemmen als ik, althans daarvoor, tot een zinvolle generalisatie zou kunnen komen. Misschien zou ik me dan ook, heel even, een glimlach kunnen veroorloven bij de gedachte dat de historie op zo'n zonderlinge wijze begonnen is, nl. met de bestuiving van aronskelken — stellig een zaak „daer niet een duyt winst van quam”.

Litteratuur:

- Ball, N. G., 1935: A physiological investigation of the ephemeral flowers of *Turnera ulmifolia* L. var. *elegans* Urb. New Phytologist 32: 13-36.
- Ball, N. G., 1936: The effect of nocturnal illumination by different regions of the spectrum on the subsequent opening of flower buds. New Phytologist 35 : 101-116.
- Candolle, A. P. de, 1806: Expériences relatives à l'influence de la lumière sur quelques végétaux. Mém. Inst. Sav. Étrang., T.I.
- Heimans, E. en Jac. P. Thijsse, 1901: In het bosch, eerste druk, p. 61 e.v. Amsterdam (Versluys).
- Heimans, J., 1914: De bestuivingsinrichting van de aronskelken. De Levende Natuur 19 : 241-245.
- Hendricks, E. & R. B. Harvey, 1924: Growth of plants in artificial light. II. Intensities of continuous light required for blooming. Bot. Gaz. 77 : 330-334.
- Knoll, F., 1956: Die Biologie der Blüte. Berlin (Springer).
- Lamarck, J. B. de, 1778: Flore française 3 : 1150. Paris.
- Matile, Ph., 1958: Über die Lichtabhängigkeit der Blütenwärme von *Arum italicum*. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 68, 295-306.
- Meeuse, B. J. D., 1959: Kevers als bestuivers van Araceae. De Levende Natuur 62 : 217-226.
- Meeuse, B. J. D., 1961: The Story of Pollination. New York (Ronald Press).
- Meeuse, B. J. D., 1966: The Voodoo Lily. Scientific American 215 : 80-88.
- Pijl, L. van der, 1930: Uit het leven van enkele gevoelige tropische bloemen, speciaal van de „horloge-bloemen”. De Tropische Natuur 19, afl. 10.
- Pijl, L. van der, 1950: Met open ogen door stad en land. Djakarta-Semarang-Surabaia-Bandung (Van Dorp).
- Prime, C. T., 1960: Lords and Ladies. London (Collins).
- Schmucker, Th., 1925: Beiträge zur Biologie und Physiologie von *Arum maculatum*. Flora 118, (N.S. 18): 460-475.

Sigmond, H., 1929/1930: Über das Aufblühen von *Hedera helix* L. und die Beeinflussung dieses Vorganges durch das Licht. Beih. Bot. Centralbl. 1, Abt. 46 : 68-92.

Vis, J. D., 1945: Enkele waarnemingen over thermonastie en photonastie bij bloemen. Proefschrift Amsterdam, gepubl. in Westzaan (Van Dijk en Allan).

Op bezoek bij de pelikanen in de Roemeense Donaudelta

J. C. VAN DE KAMER.

De levensmogelijkheden voor de Rose pelikaan (*Pelecanus onocrotalus*) en voor zijn verwant, de Kroeskoppelikaan (*Pelecanus crispus*), zijn door toedoen van de mens in hoge mate beperkt. Deze grote vogels worden reeds lang in hun bestaan bedreigd daar de mens op grote schaal de broedgebieden van deze vogels verstoort en het biotoop door ontginningen van karakter deed veranderen. Zodoende zijn de pelikanen teruggedrongen op kleine arealen. Bekijkt men de verspreidingskaarten van beide soorten in de Atlas van de Europese vogels van Prof. Dr. K. H. Voous, dan valt de huidige relictverspreiding sterk op. Het verspreidingsgebied van beide soorten is sterk verbrokkeld en slechts hier en daar in Azië, het Midden-Oosten en Afrika komen nog vestigingen voor. Steeds zijn dat moerassige plaatsen langs de grote meren of langs de kust, in visrijke deltagebieden, bij riviermondingen en hun overstromingsgebieden. Daarmede is tevens het biotoop gekarakteriseerd: uitgestrekte rietmoerassen, afgewisseld met open water, waarin kleine verspreide eilandjes en zodden voorkomen.

In Europa zijn de pelikanen beperkt tot enkele kolonies in Zuid-Rusland en in Roemenië. Zij behoren daardoor tot de zeer zeldzame broedvogels. De grootste broedkolonie in Europa is gelegen bij het meer van Rosca in de Roemeense Donaudelta. Er zijn daar naar schatting nog zo'n 1500 broedvogels, die vroeger verspreid in een

viertal kolonies voorkwamen, maar thans alle tezamen, in een uiterst moeilijk bereikbaar gebied, nestelen. Maar ook hier dreigen gevaren, hoewel direct gezegd moet worden, dat de Roemeense autoriteiten zich daarvan zeer wel bewust zijn en door het treffen van beschermende maatregelen trachten deze zoveel mogelijk weg te nemen. Zelfs tot in de Donaudelta zijn nl. de economische maatregelen merkbaar, die men in Roemenië getroffen heeft om de welvaart te bevorderen. Hoewel het gebied bijzonder veel vis levert en er enorme hoeveelheden riet geoogst worden, waaruit cellulose wordt gewonnen, achtte men het in Boekarest toch onverantwoord grote delen van de delta economisch achter te laten blijven bij andere delen van het land. Men trof daarom maatregelen tot beheersing van het waterpeil in de hoop, de rietcultuur daarmee te verbeteren en nog te vergroten. Het behoeft geen betoog, dat daardoor de ongebreptheid van het gebied wordt aangetast. Was het vroeger voor de mens vrijwel ondoenlijk zich in dit gebied te vestigen — waardoor een natuurlijk biologisch evenwicht in de delta gehandhaafd bleef — thans dringt de mens ook deze terreinen binnen en laat daarbij geleidelijk zijn nivellerende invloed merkbaar worden.

Gelukkig heeft men wel beseft, dat een dergelijk ingrijpen gevolgen zou kunnen hebben voor de biologische rijkdom van de Donaudelta en catastrofaal zou kunnen zijn voor