

Oorsprong en opbouw van de *Salix pentandra*-populatie op Schiermonnikoog

J.H. Ietswaart, F.J.M. Offerijns en J.H. van der Waal
(Vakgroep Biosystematiek, Vrije Universiteit, Amsterdam)

Inleiding

Onlangs werden diverse morfologische, geografische en met name oecologische aspecten besproken van het voorkomen van de laurierwilg, *Salix pentandra*, in Nederland (Wiegers & De Vries, 1982). Met verwijzing naar dit artikel kan worden gesteld dat ons onderzoek, dat plaatsvond in 1981, zich louter heeft gericht op de *S. pentandra*-populatie van het eiland Schiermonnikoog. Hierbij is vooral gekeken naar enige aspecten van de morfologie (groei en bloei), de (syn)oecologie, de leeftijdsopbouw, de geslachtsverhouding, de vegetatieve groei en de verspreiding over het eiland. Op grond van de verkregen gegevens is een hypothese opgesteld over de herkomst van de *S. pentandra*-populatie op Schiermonnikoog.

De leeftijdsbepalingen aan de struiken zijn uitgevoerd door middel van boringen met een zogenaamde aanwasboor (Kopinga, 1979).

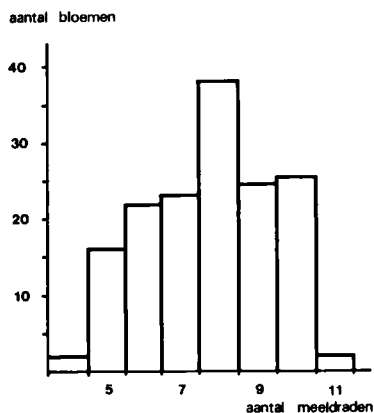


Fig. 1. Aantal meeldraden per bloem van *Salix pentandra* L. op Schiermonnikoog.

Morfologie

Veruit de meeste exemplaren van *Salix pentandra* op Schiermonnikoog zijn struikvormig. De eerste zijtakken worden na 3 - 5 jaar gevormd. Doordat oude struiken soms omvallen, lijkt het erop dat bij deze de onderste zijtakken uit de grond te voorschijn komen. Deze omgevallen, oude struiken groeien liggend verder en kunnen zo een diameter van ca. 15 m bereiken, bij een hoogte van ca. 6 m.

In 1981 liepen de *S. pentandra*-struiken op Schiermonnikoog in de eerste week van mei uit, terwijl de bloei in de daarop volgende week begon. De katjes werden door zeer veel insecten bezocht, o.a. kevers (Coleoptera), bijen en hommels (Hymenoptera, Apidae), roofvliegen (Diptera, Asilidae) en bromvliegen (Diptera, Calliphoridae). De mannelijke katjes begonnen eind juni af te vallen. Begin september kwam het eerste zaadpluis vrij.

Metingen aan de bladen heeft een lengte-breedteverhouding van (2,1 -) 2,3 - 2,8 (-3,8) opgeleverd. Tevens is geconstateerd dat de populatie wat bladvorm en -afmeting betreft redelijk homogeen is, hoewel er per boom veelal een grote spreiding valt te constateren in de waarden voor deze kenmerken. Subspecifieke taxa zoals die onder andere worden opgegeven door Nazarov (1936) en Rechinger & Schreiber (1957) kunnen op grond van deze gegevens niet worden onderscheiden.

Bij 150 mannelijke bloemen, afkomstig van 15 katjes, is het aantal meeldraden geteld. Het aantal meeldraden per bloem varieert tussen 4 en 11, terwijl het gemiddelde bij ongeveer 8 ligt (fig. 1). Rechinger & Schreiber (1957) en Rechinger (1964) geven op: 2 - 12, maar meestal 5 meeldraden, Chmelar & Meusel (1979) vermelden zelfs 6 - 12 meeldraden. Het epitheton '*pentandra*' is dus maar zeer ten dele toepasselijk!

Per vrouwelijk katje zijn 65 (41 - 87) bloemen geteld en per vrucht 18 (11 - 24) zaden. Een vrouwelijke boom draagt enige tientallen tot enkele honderden katjes.

Leeftijdsofbouw

Op Schiermonnikoog zijn in totaal 885 struiken van *Salix pentandra* aangetroffen, in fig.

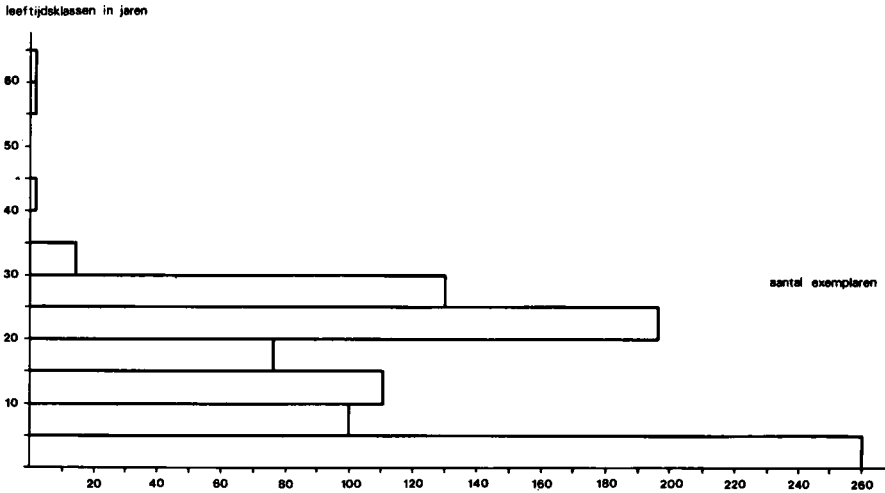


Fig. 2. Leeftijdsofbouw van de populatie van *Salix pentandra* L. op Schiermonnikoog.

2 naar leeftijdsklassen ingedeeld. Van 174 exemplaren is de leeftijd exact bepaald, waarbij zoveel mogelijk steeds het vijfde exemplaar is genomen. Dit geldt niet voor planten ouder dan 30 jaar, waarvan in (vrijwel) alle gevallen de leeftijd is bepaald. In tabel 1 is het procentuele aandeel weergegeven van elke leeftijdsklasse in de totale populatie, terwijl in fig. 3 een groeicurve voor de populatie is berekend. Uit deze gegevens kunnen we onder andere de volgende conclusies trekken: Mede gezien het gegeven dat nergens op Schiermonnikoog dode exemplaren van *S. pentandra* zijn aangetroffen, kunnen we concluderen dat de soort zich omstreeks 1920 op het eiland heeft gevestigd. Dit wordt des te aannemelijker omdat Kloos de laurierwilg in 1926 op Schiermonnikoog voor het eerst aantreft in het kwartierhok (G.6.46.12) waarin zich thans de oudste exemplaren bevinden. Deze struiken zijn dus zo'n 60 jaar oud. Vermeld moet nog worden dat het merendeel van de oude struiken in hun nadagen verkeert, omdat deze veel dood hout en veelal een rotte kern te zien geven. Deze twee gegevens kloppen aardig met de vermelding van Nazarov (1936)

Tabel 1. Aandeel van een bepaalde leeftijdsklasse in de totale huidige populatie van *Salix pentandra* L. op Schiermonnikoog, uitgedrukt in procenten

leeftijds- klassen	procentueel aandeel in de populatie	leeftijds- klassen	procentueel aandeel in de populatie
0- 5 jaar	29	36-40 jaar	0
6-10 jaar	11	41-45 jaar	0,1
11-15 jaar	12	46-50 jaar	0
16-20 jaar	8	51-55 jaar	0
21-25 jaar	22	56-60 jaar	0,1
26-30 jaar	15	60-65 jaar	0,1
31-35 jaar	2		

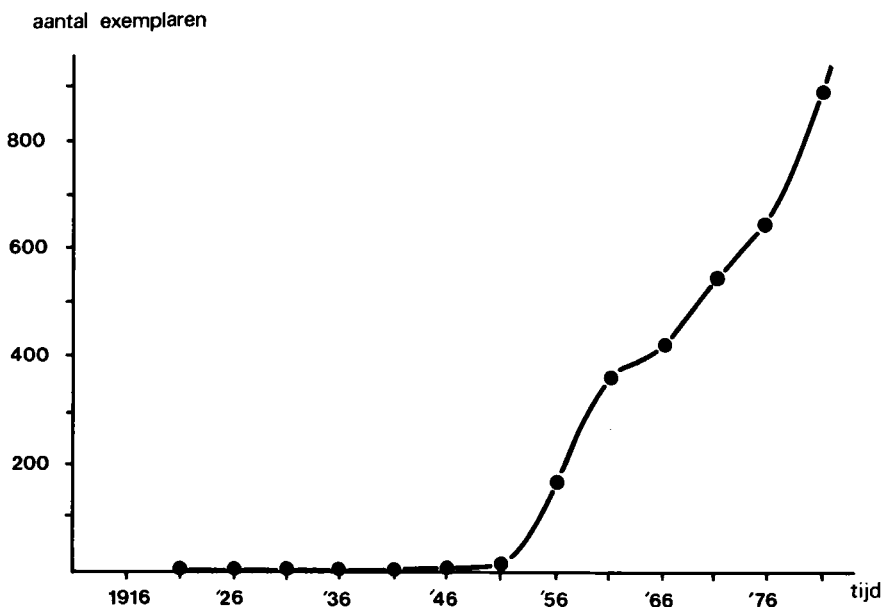


Fig. 3. Groei van de populatie van *Salix pentandra* L. op Schiermonnikoog van 1920-1981.

dat *S. pentandra* maximaal 75 jaar oud wordt. Verder kunnen we uit onze gegevens concluderen dat de soort tussen 1920 en 1946 slechts in enkele exemplaren op het eiland voorkwam. Pas na 1946 is de populatie sterk en exponentieel gaan groeien. Thans bestaat de populatie voor ca. 30% uit exemplaren waarvan de leeftijd ligt tussen 1 en 10 jaar en voor slechts ca. 2% uit exemplaren die 30 jaar en ouder zijn.

Leeftijd in relatie tot hoogte en stamontrek

Uit fig. 4, a blijkt dat er geen vaste relatie bestaat tussen de leeftijd van een struik en de hoogte. Evenzo bestaat er geen vaste correlatie tussen de leeftijd en de stamontrek (fig. 4, b). Dit onderstreept de stelling dat de exacte leeftijd van een struik alleen door middel van het tellen van jaarringen kan worden vastgesteld.

Geslachtsverhouding

Zoals alle *Salicaceae* is ook *Salix pentandra* tweehuizig. Voor een algemene inleiding op het verschijnsel tweehuizigheid, het ontstaan en de functie ervan willen we verwijzen naar Willson (1979).

Van de struiken waarvan de leeftijd is bepaald, is tevens het geslacht vastgesteld (tabel 2). Dit was niet altijd mogelijk, want een aantal planten, met name jonge exemplaren, is zonder bloemen aangetroffen. Uit tabel 2 kunnen we onder andere concluderen dat de verhouding van het aantal vrouwelijke tot het aantal mannelijke planten 63 : 37 is, dus

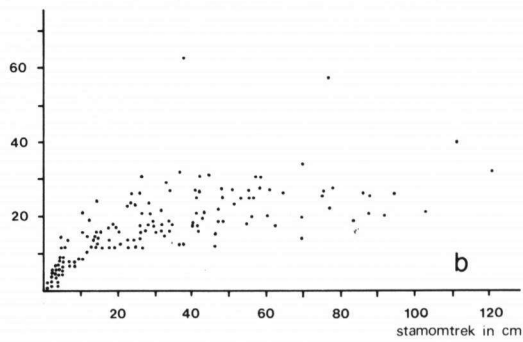
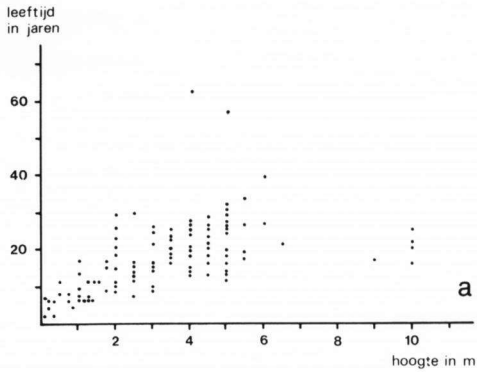


Fig. 4. Relatie tussen de leeftijd van *Salix pentandra* L. op Schiermonnikoog en a: de hoogte van de struiken; b: de stamomtrek van de struiken.

Tabel 2. Percentage waarvan het geslacht bekend is en percentage vrouwelijke en mannelijke planten in de diverse leeftijdsklassen, berekend voor de 174 struiken van *Salix pentandra* L. op Schiermonnikoog waarvan ook de leeftijd bepaald is

leeftijds- klassen	geslacht bekend (%)	♀ planten (%)	♂ planten (%)	verhouding ♀ / ♂
0- 5 jaar	0	0	0	—
6-10 jaar	22	11	11	50/ 50
11-15 jaar	65	45	20	69/ 31
16-20 jaar	77	50	27	65/ 35
21-25 jaar	94	63	31	67/ 33
26-30 jaar	80	30	50	38/ 63
31-35 jaar	100	100	0	100/ 0
36-40 jaar	—	—	—	—
41-45 jaar	100	0	100	0/100
46-50 jaar	—	—	—	—
51-55 jaar	—	—	—	—
56-60 jaar	100	100	0	100/ 0
61-65 jaar	100	100	0	100/ 0

ongeveer 7:4. Dit geldt niet alleen voor de totale populatie, maar ook voor vrijwel alle leeftijdsklassen van enige omvang.

In het algemeen kan bij tweehuizige soorten de selectie ten gunste van één van de beide geslachten plaatsvinden in het gameet- of vroeg-zygotestadium, en/of bij of na de kieming. Lewis (1942) vermeldt dat bij *Rumex acetosa* en *Humulus japonica* – beide tweehuizige soorten – de buizen van de als vrouwelijk bepaalde pollenkorrels sneller groeien dan die van de als mannelijk bepaalde en dat hierdoor bij overvloedige bestuiving het percentage vrouwelijke planten in de nakomelingschap veel hoger is dan 50%. Grant & Mitton (1979) vinden bij *Populus tremuloides* in Noord-Amerika dat op de lagere niveaus van hun onderzoeksgebied (ca. 2000 m) het aantal vrouwelijke planten in de meerderheid is en op de hogere niveaus (ca. 3000 m) het aantal mannelijke. Zij verklaren dit met het optreden van selectie in het min of meer volwassen stadium van de plant.

Uit onze gegevens blijkt verder nog dat de struiken eerst na ongeveer tien jaar gaan bloeien, waardoor in de leeftijdsklassen beneden tien jaar geen exacte verhoudingen kunnen worden bepaald. Ten slotte moet nog worden opgemerkt dat de twee oudste exemplaren op het eiland beide vrouwelijk zijn.

Groei in verband met geslacht

Als maat voor vegetatieve groei is genomen de toename in hoogte en in stamomtrek. Toename in hoogte kan vrijwel gelijk worden gesteld aan lengtegroei. Gemiddeld is de lengtegroei bij de mannelijke deelpopulatie 201 mm per individu per jaar en bij de vrouwelijke deelpopulatie 176 mm. De stamomtrek neemt gemiddeld bij een mannelijk exemplaar met 22 mm per jaar toe en bij een vrouwelijk exemplaar met 17 mm. In fig. 5 zijn de gemiddelde waarden voor lengte- respectievelijk diktegroei weergegeven voor de diverse leeftijdsklassen van zowel de mannelijke als de vrouwelijke deelpopulatie. Hieruit blijkt dat de waarden voor alle leeftijdsklassen van de vrouwelijke deelpopulatie beneden die voor de mannelijke deelpopulatie liggen, met als enige uitzondering de leeftijdsklasse 5-10 jaar. Als verklaring voor dit verschijnsel wordt verondersteld dat de vrouwelijke planten meer energie investeren in de produktie van vruchten en zaden dan mannelijke exemplaren in de produktie van stuifmeel, en daarom minder groeien. Uit fig. 5 kan tevens worden afgeleid dat de lengte- en diktegroei, maar vooral de eerste, afnemen bij toenemende ouderdom van de planten.

Oecologie

Salix pentandra blijkt op Schiermonnikoog voor te komen in nogal uiteenlopende vegetaties, die dan ook tot associaties uit zeven verbonden kunnen worden gerekend, namelijk het Caricion davallinae, Calthion palustris, Berberidion, Salicion cinereae, Alnion glutinosae, Empetrion nigri en Arrhenatherion elatioris. De nomenclatuur van deze syntaxa is volgens Westhoff & Den Held (1969) en Den Held (1979). Vooral belangrijk zijn de vegetaties die kunnen worden gerekend tot de associaties van het verbond Salicion cinereae. In Noordwest-Overijssel en in Drenthe daarentegen nemen associaties van het Alnion glutinosae een belangrijke plaats in (Wiegiers & De Vries, 1982).

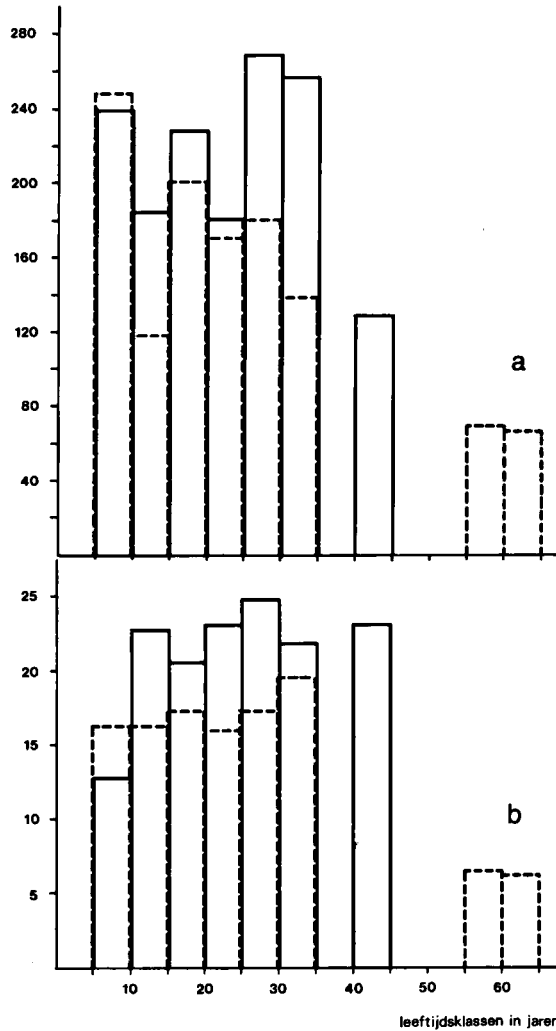


Fig. 5. Gemiddelde toename per jaar per leeftijdsklasse van mannelijke (—) en vrouwelijke (----) exemplaren van *Salix pentandra* L. op Schiermonnikoog; a: in hoogte; b: van de stamontrek.

S. pentandra groeit vrijwel steeds in milieus met een hoge grondwaterstand. Zo zijn begin mei in de meeste deelpopulaties waterstanden gemeten van 10-20 cm boven het maaiveld. Hierbij moet wel worden aangetekend dat er in de winter 1980/'81 op Schiermonnikoog een extreem hoge (grond)waterstand heeft geheerst. Begin september zijn op dezelfde plaatsen waterstanden gemeten van 40-75 cm onder het maaiveld.

S. pentandra lijkt zoutgevoelig te zijn, hetgeen blijkt uit het feit dat de soort vrijwel beperkt is tot het deel van het eiland met zoet water. Slechts de deelpopulatie op de westpunt van de strandvlakte wordt geconfronteerd met een geringe hoeveelheid zout in de

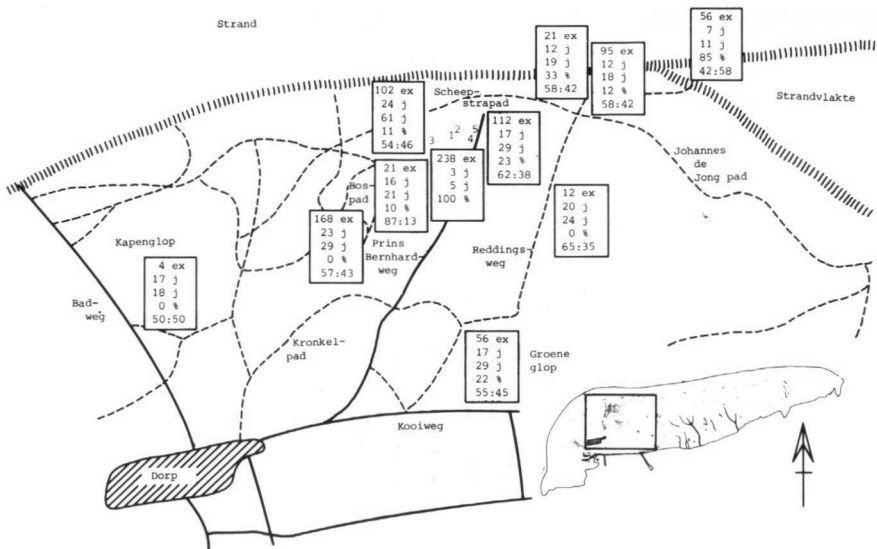


Fig. 6. Verspreiding van *Salix pentandra* L. op Schiermonnikoog. Per deelpopulatie is vermeld: het aantal exemplaren, de gemiddelde leeftijd, de leeftijd van de oudste struik, het aantal exemplaren (in %) in de leeftijdsklasse 1 - 10 jaar en de geslachtsverhouding. De nummers 1 - 5 (zuidelijk van het Scheepstrapad) duiden de vijf oudste exemplaren aan, respectievelijk 61, 56, 43, 33 en 31 jaar oud.

bodem (fig. 6). Het is dan ook opvallend dat dit deel van de populatie zich slechts langzaam en alleen op de hogere delen uitbreidt.

Wat de uitbreiding betreft moet tot slot nog worden opgemerkt dat kieming niet of nauwelijks plaatsvindt in deelpopulaties met volwassen exemplaren. Heel duidelijk is dat bijvoorbeeld langs het Kronkelpad, waar de gemiddelde leeftijd 23 jaar bedraagt. Een en ander hiervan wordt geïllustreerd in fig. 6, die in de volgende paragraaf nader zal worden besproken. Kieming vindt ook niet plaats in andere gesloten vegetaties, maar juist wel in open situaties met een vochtige zand- of enigszins veenachtige bodem.

Verspreidingspatroon

In fig. 6 zijn de diverse delen van de populatie in kaart gebracht. Voor elke deelpopulatie zijn gegevens vermeld betreffende aantal exemplaren, leeftijd en geslachtsverhouding. De oudste struiken bevinden zich even westelijk van de Prins Bernhardweg, iets ten noorden van het Bospad. Van hieruit heeft de populatie zich uitgebreid en, gezien de aantallen en leeftijden van de struiken, vooral in oostelijke richting. Deze uitbreiding in oostelijke richting heeft te maken met het steeds weer beschikbaar komen in dat deel van het eiland van geschikte kiemingsplaatsen. Het milieu op deze plaatsen is steeds maar tijdelijk geschikt voor de kieming van *S. pentandra*. Voor sommige van deze gebieden is de geschikte periode reeds voorbij, voor andere nog niet, zoals uit de aantallen jonge exemplaren in deelpopulaties valt op te maken. Zo is kieming (vrijwel) niet meer mogelijk in

het Kapenglop, langs het Kronkelpad en oostelijk van de Reddingsweg. In de oostelijker gelegen deelpopulaties daarentegen komt kieming nog frequent voor: ten noorden en vlak ten zuiden van het Johannes de Jongpad. Dit hangt duidelijk samen met het gegeven dat de duinvalleien zich van west naar oost ontwikkelen. Opmerkelijk is de deelpopulatie gelegen even ten zuiden van het Bospad in een vochtige, open duinpan. Hier zijn 238 exemplaren geteld in de leeftijd van 1 - 5 jaar. Het valt te verwachten dat de populatie van *S. pentandra* zich vooral in oostelijke richting zal uitbreiden in samenhang met een verdere ontzilting van dit gebied.

In de meeste deelpopulaties is het aantal vrouwelijke exemplaren groter dan het aantal mannelijke. Opmerkelijk is evenwel dat op de Strandvlakte het aantal mannelijke exemplaren overheerst, wat in overeenstemming is met de onderzoeksresultaten van Freeman, Klikoff & Harper (1976). Zij hebben bij vijf windbestuivende, tweehuizige zaadplanten in Noord-Utah (USA) gevonden dat op vochtige, relatief zoete plaatsen meer vrouwelijke exemplaren groeiden en op droge, relatief zoute plaatsen meer mannelijke.

Oorspronghypothese

Betreffende de oorsprong van de *Salix pentandra*-populatie op Schiermonnikoog hebben we de volgende hypothese opgesteld: omstreeks 1920 zijn er twee vrouwelijke exemplaren op Schiermonnikoog terecht gekomen. Waarschijnlijk door kieming en niet door aanplant (mond. meded. R. Nieuwenhuis). Het zaad is mogelijk komen aanwaaien vanuit Noordwest-Duitsland [Borkum?, waar de soort volgens Buchenau (1901) in ieder geval sinds het begin van deze eeuw voorkomt] of meegekomen met dennenaanplant. Uitbreiding van de populatie heeft aanvankelijk niet plaatsgevonden, omdat er geen mannelijk exemplaar aanwezig was. Pas omstreeks 1940 komt een mannelijk exemplaar op het eiland terecht en op het moment dat deze begint met de produktie van stuifmeel gaat de populatie in omvang sterk toenemen. Dit eerste mannelijke exemplaar kan hier weer door kieming van aangewaaid zaad zijn terechtgekomen, maar ook is wel denkbaar dat het Duitse leger, gewild of ongewild, plantmateriaal of zaad heeft aangevoerd.

Graag willen we de heren W. Timmer (Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw 'De Dorschkamp', Wageningen) en R. Nieuwenhuis (Dienst der Domeinen, Schiermonnikoog) bedanken voor hun welwillende medewerking.

Literatuur

- Buchenau, F., 1901. Flora der ostfriesischen Inseln, p. 87-88. Leipzig.
- Chmelar, J. & W. Meusel, 1979. Die Weiden Europas. Wittenberg.
- Freeman, D.C., L.G. Klikoff & K.T. Harper, 1976. Differential resource utilization by the sexes of dioecious plants. *Science* 193, p. 597-599.
- Grant, M.C. & J.B. Mitton, 1979. Elevational gradients in adult sex ratios and sexual differentiation in vegetative growth rates of *Populus tremuloides* Michx. *Evolution* 33, p. 914-918.
- Held, J.J. den, 1979. Beknopt overzicht van de Nederlandse plantengemeenschappen. Wet. Med. KNNV 134, Hoogwoud.
- Kloos, A.W., 1926. Verslag der Excursie, gehouden op Schiermonnikoog op 28 augustus 1926 en

- volgende dagen. Ned. Kruidk. Arch. 1926, p. 7-17.
- Kopinga, J., 1979. De aanwasboor als hulpmiddel bij het opsporen van verborgen gebreken van loofbomen. Groen 35, p. 428-431.
- Lewis, D., 1942. The evolution of sex in flowering plants. Biol. Rev. Camb. Phil. Soc. 17, p. 46-67.
- Nazarov, M.I., 1936. *Salix L.*, in V.L. Komarov, Flora USSR 5, p. 24-216. Moskou & Leningrad.
- Rechinger, K.-H., 1964. *Salix L.*, in T.G. Tutin c.s., Flora Europaea 1, p. 43-55. Cambridge.
- Rechinger, K.-H. & A. Schreiber, 1957. Salicales, in G. Hegi, Illustrierte Flora von Mitteleuropa, 2. Aufl., III (1), p. 23-135. München.
- Westhoff, V. & A.J. den Held, 1969. Plantengemeenschappen in Nederland. Zutphen.
- Wiegiers, J. & E.J. de Vries, 1982. *Salix pentandra L.* in Nederland. Gorteria 11, p. 4-14.
- Willson, M.F., 1979. Sexual selection in plants. The American Naturalist 113, p. 777-790.

Origin and structure of the *Salix pentandra* population on Schiermonnikoog

The *Salix pentandra* population on the Dutch Wadden island of Schiermonnikoog has been the subject of this study. Chiefly age class composition and sex ratio have been investigated, as well as the distribution of age and sex over the total range. A hypothesis concerning the origin of *S. pentandra* on the island is proposed.

In about 1920 the first two *S. pentandra* specimens reached Schiermonnikoog, probably as seed. These were both females, so no sexual reproduction took place at all. Not until 1940 a male specimen came to the island and from 1946 onwards the population started to grow exponentially.

At the moment the population of this willow counts c. 900 specimens on the island, mainly growing in the central, moist, fresh dune valleys. The oldest specimen now is c. 60 years, and c. 30% of the whole population is between 1 and 10 years old. Most younger specimens are found in the eastern part of the area, in dune valleys which have recently developed.

The average sex ratio is $7 \text{ ♀} / 4 \text{ ♂}$, which holds for most age groups as well as for most parts of the population. Solely in the most eastern part of the area with some brackish influence more males were counted than females. Males are usually somewhat bigger and taller than females of the same age.