R. Pok

Bibliotheek Biologisch Centrum
Kerklaan 30 — Postbus 14
9750 AA HAREN (Gn.)

Vakgr. Plantenoecologie

D 271

D 271

Strategie- en tactiekverandering van plantensoorten bij een voortschrijdende successie.

Roelf Pot

Scriptie in het kader van de doctoraalstudie in de biologie, over een literatuurstudie in de specialisatie plantenoecologie, onder begeleiding van Prof. dr. J. van Andel.

Rijks Universiteit Groningen,

Haren, 22 februari 1983.

Bibliotheek Biologisch Centrum
Kerklaan 30 — Postbus 14
9750 AA HAREN (Gn.)

Samenvatting

Aanpassingen die planten hebben gevonden om onder bepaalde omstandigheden te kunnen overleven worden ingedeeld in strategieën en tactieken, waarbij strategie de genetische basis vormt en tactiek de fenotypische plasticiteit is. Tijdens een successie veranderen de omstandigheden waardoor andere aanpassingen nodig worden. Nieuwe soorten, met een strategie die aangepast is aan de nieuwe omstandigheden komen; vroegere soorten die een strategie hebben die later minder goed geschikt is verdwijnen.
Veel soorten zijn in staat door strategie- of tactiekveranderingen zich toch te handhaven. Uit de wijze waarop deze veranderingen plaatsvinden valt veel informatie te putten over de mechanismen van successie. De veranderingen komen vrijwel altijd neer op een verhoging van de efficiëntie t.a.v. het gebruik van de natuurlijke bronnen nutrienten en energie, dit ten koste van de groei- en ontwikkelingssnelheid en de reproductiecapaciteit.
Ten aanzien van het gebruik van de termen r- en K-strategie is in de literatuur enige onduidelijkheid; in deze scriptie wordt ze gecorreleerd aan progressieve successie. CSR-strategieën (Grime, 1974) worden ook in verband gebracht met successie, maar algemene correlaties met successie blijken er niet te zijn.

1. Inleiding

Het is een bekend fenomeen dat plantensoorten zich in bepaalde milieutypen beter manifesteren dan in andere milieutypen. Er wordt in dit kader over oecologische optima gesproken (Bannister, 1976; Austin, 1982). In een oecologisch optimum vindt men de hoogste dichtheid aan individuen, de grootste individuen, de hoogste produktie van biomassa of de hoogste reproduktie; meestal vindt men echter een combinatie van bovengestelde kenmerken.
Er zijn veel reeksen van milieutypen beschreven aan de hand van abiotische variabelen zoals vochtigheid, mineralengehalten v.d. bodem, etc. Ook zijn er reeksen van milieutypen beschreven aan de hand van biotische milieuvariabelen zoals begrazingsdruk en concurrentie. De laatste is echter moeilijk te meten en wordt in de praktijk dan ook meestal vervangen door die milieuvariabelen waarom geconcurreerd wordt. Reeksen van milieutypen worden vrijwel altijd beschreven aan de hand van ruimtelijke gradiënten, al dan niet samenvallend met topografische gradiënten. Ook in de tijd kunnen echter reeksen van milieutypen worden onderscheiden. Op een gegeven plaats kan het milieu in de loop van de tijd veranderen; dit brengt dan ook een verandering van de vegetatie op die plaats met zich mee. Deze verandering wordt fluctuatie genoemd, als deze gering en tijdelijk is, en als de algemene indruk van de vegetatie gelijk blijft. Zijn de veranderingen echter dusdanig dat de vegetatie in een ander type overgaat, dan wordt gesproken van successie (Miles, 1979).

1.1. Strategie en tactiek

De aanpassingen die planten hebben gevonden voor de milieutypen waarin ze tot optimale ontwikkeling komen zijn naar de aard van het milieutype in te delen in groepen. Veel gebruikte indelingen discrimineren op een enkele milieufactor: nitrofiel t.o. nitrofoob, halofiel/halofoob, schaduwminnend/-mijdend, begrazingsresistent/-gevoelig, etc. Over het algemeen zijn soorten echter aan een complex van milieuvariabelen aangepast en in veel gevallen is een soort moeilijk in één van de twee groepen in te delen t.a.v. één milieuvariabele.
Een algemenere manier van indelen is naar strategie of tactiek.

Strategieën zijn volgens Grime (1978) groepen van gelijke of analoge genetische kenmerken, die algemeen onder soorten of populaties voorkomen en ertoe leiden dat die soorten of populaties een overeenkomstige oecologie hebben. Tactieken zijn volgens Stearns (1976) sets van eigenschappen die ontwikkeld zijn, door natuurlijke selectie, om specifieke oecologische problemen op te lossen. Volgens Jain (1979) is er in het gebruik van de termen geen wezenlijk verschil, maar anderen maken wel een onderscheid: Harper (1967), Harper en Ogden (1970) en Beasleigh en Yarranton (1974) noemen strategie de genetische aanleg en tactiek de plasticiteit (van individuen) in de manier waarop de diverse organen van een plant worden gebruikt. In deze scriptie wordt aangesloten bij de laatstgenoemde opvatting. Hanteren van beide termen heeft het meeste zin als ze een verschillende betekenis hebben en het biedt de mogelijkheid tot een genuanceerdere discussie. Stearns (1976) geeft een overzicht van de verschillende ideeën over 'life-history tactics'. Er blijken vele theorieën te bestaan voor de verklaring van allerlei tendenzen in de voor reproductie belangrijkste levensvorm-karakteristieken: aantal keren dat reproductie plaatsvindt (number of clutches in a lifetime), aantal zaden dat per keer wordt geproduceerd (clutch size), de energie die per keer wordt geïnvesteerd in de reproductie (reproductive effort), de leeftijd waarop de eerste reproductie plaatsvindt en de maximum leeftijd die bereikt wordt. Veel van deze theorieën beschouwt hij als 'ad hoc' theorieën, die vrijwel niet te testen zijn en daardoor geen wetenschappelijke waarde zouden hebben.

Bij al die theorieën zijn echter twee stromingen aan te geven, die beide zoeken naar algemene verklaringen van groepen van gelijktijdig gevonden tendenzen in de levensvorm-karakteristieken. De ene wordt met r- en K-selectie aangeduid, de andere is door Stearns bet-hedging genoemd. Daarnaast bestaat er nog een derde theorie die niet door Stearns gerefereerd wordt: de CSR-strategieën van Grime (1974).

MacArthur en Wilson (1967) waren de eersten die de r- en K-selectie als zodanig formuleerden. Zij stelden dat er in de natuur twee hoofdvormen van selectie bestaan: r-selectie, die voordeel geeft aan snelle groei en hoge productiviteit (r-strategie) en K-selectie, die voordeel geeft aan hoge efficiëntie bij het gebruik van de natuurlijke bronnen

(K-strategie). Diverse auteurs hebben later deze theorie bevestigd en aangevuld door de vele tendenzen in levensvorm-karacteristieken te vangen in een schema waarin alles aan r- of K-selectie werd gecorreleerd (Pianka, 1970, 1972; Gadgil en Solbrig, 1972; Solbrig en Simpson, 1974, 1977; Stearns, 1976, 1977; Jain, 1979). Daarnaast is er ook nogal eens kritiek uitgeoefend, met name t.a.v. generalisaties in de kenmerken van r- en K-selectie, wanneer die als vaststaand gegeven zouden zijn gebruikt (Hairston et al., 1970; Wilbur et al., 1974; Stearns, 1977; Luftensteiner, 1980; Parry, 1981). Parry (1981) geeft een goed overzicht van de manieren waarop de r- en K-selectie-theorie is gebruikt en geeft aan welke relaties er bestaan tussen de verschillende interpretaties. Selectie ten gunste van een r-strategie treedt veelal op bij dichtheidsonafhankelijke sterfte (MacArthur en Wilson, 1967); hiervan afgeleid, worden bepaalde levensvorm-karakteristieken die correlaties vertonen met dichtheidsonafhankelijke sterfte betiteld als uitingen van r-strategie (Gadgil en Solbrig, 1972; Stearns, 1977). Dichtheidsonafhankelijke selectie treedt vooral op in open vegetaties welke men vindt in instabiele milieus en gebieden met extreme abiotische milieus. De bewering dat r-strategie gekenmerkt wordt door hoge biomassa-allocatie in reproductieve organen (Gadgil en Solbrig, 1972; Newell en Tramer, 1978) lijkt tamelijk vanzelfsprekend en wordt ook vaak gevonden, maar is volgens Parry (1981) onverdedigbaar. Dit omdat het verband tussen reproductieve inspanning en dichtheidafhankelijkheid van de sterfte beslist niet duidelijk is en teveel te maken heeft met leeftijdsspecifieke sterfte, een parameter die buiten de context van de r- en K-selectie valt. Luftensteiner (1980) en Stewart en Thompson (1982) menen dit verband met veldgegevens te kunnen falsifieren, maar gebruiken daarbij de termen r- en K-selectie op een wijze die mijns inziens niet overeenkomt met de betekenis die er oorpronkelijk aan gegeven is.
Een benaderingswijze die wel rekening houdt met leeftijdafhankelijke sterfte, maar bovenal de mate van de fluctuaties in het milieu ziet als belangrijkste vorm van selectie, is die welke door Stearns (1976) bet-hedging is genoemd. De verschillen in levensvorm-karacteristieken worden hierbij verklaard als aanpassingen aan de hierboven gestelde selectie-kriteria.

Grime (1974,1977,1978,1979) stelde dat er drie hoofdstrategieën zijn te onderscheiden: 'ruderal strategy','competitive strategy' en 'stress-tolerant strategy'. Deze strategieën hebben selectief voordeel in gebieden met respectievelijk veel 'disturbance','competition' en 'stress'. Hierbij tekent hij aan dat voor al deze begrippen verschillende definities in gebruik zijn. Hij geeft daarom zelf de volgende definities. Disturbance bestaat uit mechanismen die de biomassa van een plant beperken door gedeeltelijke of totale vernietiging. Competitie tussen planten is de neiging van buren om dezelfde hoeveelheid licht, water, nutrienten of ruimte te gebruiken. Stress bestaat uit de externe factoren die de mate van productie van droge stof door de gehele of gedeeltelijke vegetatie beperken (Grime, 1978). Volgens Grime (1977) komt ruderal strategy voor in gebieden met een sterke r-selectie, komt stress-tolerant strategy voor in gebieden met een sterke K-selectie en komt competitive strategy voor in gebieden met een matige r- én K-selectie. Bij deze vergelijking kunnen een aantal kritische vragen worden gesteld, hetgeen Grime zelf later ook toegeeft (1979); hierover meer in de discussie.

1.2. Successie

Milieufactoren zijn niet constant in de tijd. Naarmate de veranderingen van het milieu onregelmatiger en drastischer zijn, zijn de consequenties voor de stabiliteit (constantie in de soortensamenstelling) van de vegetatie sterker. Wanneer een drastische verandering optreedt in een vegetatie die al enige jaren stabiel is (catastrofe), is de verandering van de vegetatie in het eerste jaar het sterkst, maar er komen in de volgende jaren ook nog geleidelijke veranderingen voor. Dit verschijnsel heet secundaire successie. Wanneer een gebied, waar nog niet eerder een vegetatie heeft gestaan, gekoloniseerd wordt door planten, is er vaak een vele jaren durende geleidelijke verandering in de vegetatie waar te nemen. In zo'n geval wordt van primaire successie gesproken. De snelheid en de richting van de successie kan worden bepaald door fysische en chemische, dus abiotische factoren of door andere externe factoren (zoögeen, antropogeen), maar ook door de vegetatie zelf. In het eerste geval spreekt men van allogene successie, in het tweede geval spreekt men van autogene successie (Tansley, 1935).

Successie leidt meestal tot ingewikkelder vegetaties, maar onder bepaalde omstandigheden ook wel tot eenvoudiger vegetaties. In dit kader wordt van progressieve successie, respectievelijk retrogressieve successie gesproken (Shimwell, 1971). In de meeste oecologische literatuur over successie wordt een progressieve successie bedoeld, zo ook verder in deze scriptie. Het meeste onderzoek aangaande successie is gedaan aan autogene secundaire successie. De beschreven primaire successies zijn meestal aanvankelijk allogeen en later meer autogeen (Hickman, 1975; Joenje, 1978). Bij een successie kunnen vroege en late stadia worden onderscheiden, waarbij van jonge en rijpe vegetaties wordt gesproken (Odum, 1969; Shimwell, 1971; Miles, 1979).
Clements (1916) zag successie als een reeks van vegetatietypen die in het milieu dusdanige modificaties aanbrachten dat ze vervangen werden door volgende vegetatietypen, die in het gemodificeerde milieu zich sterker konden manifesteren dan de voorafgaande vegetatietypen. Dit zou doorgaan tot er een vegetatietype ontstond dat zichzelf zou handhaven, de climax-vegetatie. Volgens sommigen zou de climax-vegetatie stabiel zijn omdat deze het beste past op die plaats, volgens anderen omdat er geen soorten bestaan die een nóg groter succes (vermogen om zich te manifesteren) hebben in dat milieu dan de soorten van de climax-vegetatie (Drury en Nisbet, 1973). Een samenvatting van de tendenzen in de kenmerken van jonge en rijpe stadia in een autogene successie van vegetaties is gegeven door Odum (1969). Hierin staan vele generalisaties voor vegetatiestructuur, energiehuishouding, nutrientenhuishouding, selectiekriteria en levensvorm-kenmerken. De belangrijkste hiervan zou ik willen noemen: des te rijper een vegetatie, des te ingewikkelder is deze, des te groter is de diversiteit, des te meer organische stof en des te minder nutrienten zijn er, des te minder r-selectie en des te meer K-selectie treedt er op en des te langer zijn de levenscycli.
Drury en Nisbet (1973) bestrijden het model van Clements en bekritiseren de generalisaties van Odum als zijnde lang niet algemeen geldend genoeg. Volgens hen zou successie uitsluitend het gevolg zijn van verschillen in groeisnelheid, grootte en levensduur van verschillende soorten planten. In zoverre sluiten ze zich aan bij de opvattingen van Egler (1954) die stelde, dat bij een successie alle soorten in principe

al bij de aanvang van de successie aanwezig zijn, hetzij als zaad, hetzij als zaailing. De snelst groeiende soorten zouden dan de trager groeiende soorten tijdelijk overwinnen, maar zullen uiteindelijk het onderspit delven als de traaggroeiende soorten groter worden dan de snelgroeiende. In de terminologie van Raup (1975) vormen de snelgroeiers aanvankelijk de primaire, oftewel de aspectbepalende soorten, en vormen de traaggroeiers later de primaire soorten. Alle andere soorten zijn dan echter altijd als secundaire soort aanwezig.
Connell en Slatyer (1977) geven drie modellen voor de mechanismen voor de kolonisatie van nieuwe soorten in een vegetatie tijdens autogene successie. Ze bestrijden daarmee in zekere zin de opvattingen van Egler. Door een bestaande vegetatie zou de ontwikkeling van nieuwe soorten kunnen worden tegengehouden (inhibitiemodel) waardoor deze soorten pas een kans krijgen als er een opening in de bestaande vegetatie ontstaat. Tegengesteld zou de vegetatie het voor nieuwe soorten juist mogelijk kunnen maken om zich te vestigen (facilitatiemodel). Een derde mogelijkheid, waarvoor de schrijvers weinig bewijzen hebben, is dat nieuwe soorten zich onafhankelijk van de bestaande vegetatie zouden kunnen vestigen (tolerantiemodel). Over het verdwijnen van soorten wordt niet door Connell en Slatyer geschreven. Het ligt voor de hand om aan te nemen dat de verdwijnende soorten in hun groei- en voortplantingsmogelijkheden zodanig worden tegengewerkt door de nieuwe soorten (inhibitie of concurrentie), dat hun aanwezigheid in de vegetatie niet langer mogelijk is.

1.3 De oorzaken van successie

Een zeer interessante vraag, niet alleen uit oogpunt van de theorievorming, is die, waarom het oecologisch optimum van de éne soort in een jonge vegetatie en die van een andere soort in een rijpe vegetatie ligt en wat de directe oorzaken daarvan zijn.
De reden dat bomen in de successie van een bos verdwijnen is dat ze minder schaduw kunnen verdragen dan latere soorten (MacArthur en Connell, 1966). Hieruit blijkt, dat latere soorten efficiënter gebruik kunnen maken van de hoeveelheid licht die door de kroon van de hoogste bomen valt. In die zin is de K-strategie van de latere soorten sterker. Anderszijds vinden we in zeer vroege stadia van een secundaire

successie plantensoorten die een snelle groei en een hoge productiviteit vertonen (r-strategie). Dit verband tussen r- en K-strategie en successie werd in theoretische beschouwingen o.a. gelegd door MacArthur en Wilson (1967), Odum (1969) en Pianka (1970). Ook voorbeelden uit de praktijk zijn aangevoerd om het verband te bewijzen. Newell en Tramer (1978) vonden bij latere soorten in een successiereeks een lagere biomassa allocatie in reproductie-organen en een kleiner aantal zaden als kenmerken van een zwakkere r-strategie. Daarnaast vonden ze een sterkere spreiding van de reproductie in het seizoen en een hogere biomassa allocatie in de wortels als kenmerken van een sterkere K-strategie. Bierzychudek (1982) vond een trage groei en een klein aantal, weliswaar zware zaden in schaduw-rijke bossen, hetgeen kenmerken zijn van een zwakke r-strategie. Parrish en Bazzaz (1982) vonden dat late soorten in een successie-reeks van prairies bij nutrientbeperking beter groeiden en meer nutienten opnamen; beide verschijnselen zijn kenmerkend voor een sterkere K-strategie.
Ook Grime (1977) heeft een verband gelegd tussen strategieën en successie. Volgens Grime worden jonge vegetaties vooral beheerst door ruderals en rijpe vegetaties vooral door stress-tolerators. Intermediaire stadia hebben vaak veel competitors, maar hierbij geldt een positieve correlatie tussen productiviteit van het systeem (in biomassa per m^2 per jaar) en de belangrijkheid van de competitieve strategie in de vegetatie.
Zowel het verband tussen successie en r- en K-strategie als het verband tussen successie en C S R - strategieën geeft een zekere beschrijving van het verschijnsel successie. Een verband tussen successie en de verschillende strategieën bij bet-hedging wordt door Stearns (1976) niet gelegd en dit is volgens mij ook niet de bedoeling van deze theorie, daar ze de variaties binnen tendenzen probeert te verklaren en niet de tendenzen zelf.
In het volgende deel zullen een aantal publicaties nader worden belicht, welke alle tactiekveranderingen en strategieverschillen van populaties of nauwverwante soorten relateren aan verschillende stadia van een successie.

2. Tactiek- en strategieverandering tijdens successie

In de meeste publicaties die de verandering van de tactieken van een soort tijdens een successie beschrijven, wordt aangenomen dat het genotype van de soort niet verandert tijdens successie. Slechts enkelen tonen dit ook experimenteel aan (Hickman, 1975; v.Baalen, 1982). Soms worden wél genetische verschillen gevonden tussen de populaties in vroege successiestadia en oude successiestadia. Men moet in dit geval over strategieverschillen spreken, ontstaan doordat niet alle individuen in staat waren dezelfde tactiekverandering toe te passen. Hierdoor trad intraspecifieke concurrentie op ten gunste van de best aangepaste individuen. Omdat dit hetzelfde mechanisme is dat ten grondslag ligt aan soortsvorming, zou men dus ook de strategieën van verschillende nauwverwante soorten van hetzelfde genus met elkaar kunnen vergelijken, mits ze in dezelfde successiereeks voorkomen. Zie tabel 1. Wanneer de soorten niet in dezelfde successiereeks voorkomen, wordt vergelijking echter een hachelijke zaak. Immers, de oorzaken die ten grondslag aan de vorming van déze soorten liggen zullen waarschijnlijk niets met successie te maken hebben. Luftensteiner (1980) doet dit wel, en zijn conclusies over r- en K-strategie en successie moeten dan ook met enige voorzichtigheid worden bezien.

Tabel 1. Overzicht van de gerefereerde publicaties waarin tactiek- en strategieverschillen worden gerelateerd aan verschillende successiestadia.

referentie	soort	levensvorm
a. genotypen gelijk; tactiekverschillen		
Holt, 1972	Daucus carota	tweejarig
Beasleigh en Yarranton, 1974	Equisetum sylvaticum	overblijvend
Abrahamson, 1975	Rubus hispidus	struik
Hickman, 1975	Polygonum cascadense	eenjarig
Roos en Quinn, 1977	Andropogon scoparius	overblijvend
Reader, 1978	Hieracium floribundum	overblijvend
Werner, 1979	Solidago 5 spp.	overblijvend
Gross, 1981	Verbascum thapsus	tweejarig
	Oenothera biennis	tweejarig
	Daucus carota	tweejarig
	Tragopogon dubius	tweejarig
Kushwaha et al., 1981	Eupatorium odoratum	overblijvend
v.Baalen, 1982	Digitalis purpurea	tweejarig
Stewart en Thompson, 1982	Carex flacca	overblijvend
	Centaurea nigra	overblijvend
	Leontodon hispidus	overblijvend

Tabel 1 (vervolg).

referentie	soort	levensvorm
Stewart en Thompson, 1982	Plantago lanceolata	overblijvend
	P. media	overblijvend
	Poterium sanguisorba	overblijvend
b. genotypen van populaties verschillen; strategieverschillen		
Grace en Wetzel, 1981	Typha latifolia	overblijvend
c. verschillende soorten binnen één genus; strategieverschillen		
Gadgil en Solbrig, 1972	Taraxacum, 4 spp.	overblijvend
Abrahamson en Gadgil, 1973	Solidago, 4 spp.	overblijvend
Gaines et al., 1974	Helianthus, 4 spp.	eenjarig (1x)
		overblijvend (3x)

2.1. Reproductieve inspanning en successie

De meeste auteurs melden een vermindering van de reproductieve inspanning van de soorten in een later successiestadium. Soms wordt dat uitgedrukt in aantallen bloeiwijzen (Gadgil en Solbrig, 1972; Holt, 1972; Abrahamson en Gadgil, 1973; Gaines et al., 1974; Kushwaha et al., 1981; v.Baalen, 1982), anderen drukken het uit in de biomassa allocatie naar de zaden of reproductieorganen (Hickman, 1975; Roos en Quinn, 1977; Reader, 1978; Stewart en Thompson, 1982 (4 spp.)). Soms wordt een verminderde reproductie echter niet aangetoond (Stewart en Thompson, 1982 (2 spp.)), of kán ze slecht als zodanig worden aangetoond. Dit laatste komt dan door de beperkingen van het onderzoek (Beasleigh en Yarranton, 1974) of doordat de planten zich ook vegetatief voortplanten. Is dit het geval, dan vinden de auteurs die dat onderzocht hebben een verschuiving van generatieve voortplanting naar vegetatieve voortplanting (Abrahamson, 1975; Reader, 1978; Grace en Wetzel, 1981).
Ten aanzien van het tijdstip van eerste reproductie bestaat er overeenstemming; alle auteurs, die hierover iets melden, melden een later tijdstip van eerste reproductie in een later successiestadium (Holt, 1972; Abrahamson en Gadgil, 1973; Hickman, 1975; Roos en Quinn, 1977; Gross, 1981).
Soms wordt er melding gemaakt over aantallen zaden of de grootte daarvan. Bij de verschillende soorten binnen één geslacht valt hierover geen tendens aan te geven (Abrahamson en Gadgil, 1973; Gaines et al., 1974). Voor Andropogon scoparius is gevonden dat de soort in late

successiestadia kleinere zaden vormt (Roos en Quinn, 1977). Werner (1979) vond bij vier Solidago spp. juist zwaardere zaden in een later successiestadium terwijl één soort lichtere zaden had. Maar alle vijf soorten produceerden veel minder zaden dan in een vroeger successiestadium.
De energie die gespendeerd wordt aan reproductie wordt meestal gemeten aan de biomassa allocatie in zaden of in zaden plus alle voor reproductie benodigde organen, Ook t.a.v. vegetatieve reproductie wordt biomassa allocatie in de stolonen e.d. als maat genomen. Het blijkt dat dit een goede maat is voor de gespendeerde energie (Abrahamson en Caswell, 1982).

2.2. Morfologie van de plant en successie

Over de veranderingen van de vorm van de plant zijn de auteurs het niet met elkaar eens. Hickman (1975) vond dat Polygonum cascadense tijdens successie steeds groter werd ten gevolge van een verminderd watertekort in de bodem (primaire, allogene successie). Beasleigh en Yarranton (1974) vonden dat Equisetum sylvaticum steeds meer lange scheuten ging vormen om boven de hoger wordende vegetatie uit te komen. Abrahamson en Gadgil (1973) vonden bij Solidago spp. echter een verkorting van de stengels. Gaines et al.,(1974) vonden dit ook voor Helianthus spp. en Roos en Quinn (1977) voor Andropogon scoparius. Dit heeft bij deze soorten ook met verminderde lichtinstraling te maken, maar hier zijn de concurrenten veel hoger (bomen) dan de onderzochte soorten.
Bij Solidago spp. en Helianthus spp., maar ook bij Taraxacum officinale (Gadgil en Solbrig, 1972) is gevonden dat ze een groter bladoppervlak vormen om meer licht te kunnen opvangen.
Hieracium floribundum daarentegen vermindert juist z'n bladbiomassa ten gunste van de wortels (Reader, 1978). H. floribundum is een rozetplant die, des te dichter de populatie wordt steeds meer lichtconcurrenten (grassen en opgaande kruiden) overwint. Bij een hoge populatiedichtheid gaat de nutrientenbehoefte een belangrijkere groeibeperkende rol spelen spelen dan de lichtbehoefte.

3. Dichtheidsafhankelijkheid en stress-verhoging

Volgens de opvatting dat tijdens successie de dichtheid van de vegetatie toeneemt (Odum, 1969; e.a.), zal ook de behoefte aan een efficiënter gebruik van de natuurlijke bronnen tijdens de successie toenemen (sterkere K-strategie of stress-tolerant strategy) en is er steeds minder plaats voor snelle groei en ontwikkeling (r-strategie). De effecten van hogere dichtheid op de tactiek van soorten zijn door verschillende auteurs beschreven. Een deel daarvan is al besproken in de vorige paragraaf. Andere auteurs leggen echter geen direct verband tussen dichtheid en de daarbij behorende successiestadia. Omdat deze informatie echter wel relevant is met betrekking tot tactiekveranderingen tijdens successie wordt ze hier toch aangehaald.
Er doet zich evenwel het probleem voor dat door sommigen met dichtheid de vegetatiedichtheid werd bedoeld en door anderen de populatiedichtheid. Soms is het zelfs onmogelijk te achterhalen wat er bedoeld werd. Waarschijnlijk hebben de auteurs zelf dit verschil ook niet onderkend (Harper en Ogden, 1970). Toch is de onderkenning van dit verschil van evident belang. In, voor een soort pre-optimale successiestadia neemt in de loop van de successie zowel de populatiedichtheid als de vegetatiedichtheid toe. In, voor een soort post-optimale successiestadia daarentegen neemt de vegetatiedichtheid wel toe, maar de populatiedichtheid neemt af. Men kan dus niet de effecten van een hogere populatiedichtheid aan successie relateren zonder te onderzoeken, in welke stadia de successie zich bevindt ten opzichte van de onderzochte soort.
De vegetatiedichtheid wordt meestal gemeten als standing crop (biomassa per m^2), maar ook de soort vegetatie blijkt van invloed te zijn op de mate waarin de dichtheid van de vegetatie wordt ervaren door de plant. Werner (1977) en Stewart en Thompson (1982) vonden dat de onderzochte soorten sterkere dichtheidsafhankelijke beïnvloeding ondervonden van grassen dan van zowel de vroegere kruiden als de latere struiken.
De meeste in de vorige paragraaf gerefereerde publicaties bedoelden met dichtheid de vegetatiedichtheid. Abrahamson (1975), Reader (1978) en Werner(1979) werkten ook met populatiedichtheden en zullen in deze paragraaf daarom opnieuw worden besproken.

Tabel 2. Overzicht van de gerefereerde publicaties waarin tactiekverschillen worden gerelateerd aan vegetatie- of populatiedichtheid.

referentie	soort	levensvorm
a. gerelateerd aan vegetatiedichtheid		
Werner, 1975	Dipsacus fullonum	tweejarig
Law et al., 1977	Poa annua	eenjarig
Werner, 1977	Dipsacum fullonum	tweejarig
Raynall, 1979	Hieracium florentinum	overblijvend
b. gerelateerd aan populatiedichtheid		
Ogden, 1974	Tussilago farfara	overblijvend
Thomas, 1974	Hieracium floribundum	overblijvend
Thomas en Dale, 1975	Hieracium floribundum	overblijvend
Holler en Abrahamson, 1977	Fragaria virginiana	overblijvend
Reader, 1978	Hieracium floribundum	overblijvend
Werner, 1979	Solidago canadensis	overblijvend
c. gerelateerd aan vegetatie- en populatiedichtheid		
Abrahamson, 1975	Rubus hispidus	struik
Snell en Burch, 1975	Chamaesyce hirta	eenjarig
d. onduidelijk welke dichtheid wordt bedoeld		
Harper en Ogden, 1970	Senecio vulgaris	eenjarig

3.1. Reproductieve inspanning en dichtheid

Over het algemeen werden dezelfde tactiekveranderingen gevonden bij hogere dichtheid als in latere successiestadia, zij het niet altijd zo overtuigend. Vermindering van de reproductieve inspanning werd gevonden door Thomas (1974), Snell en Burch,(1975) en Holler en Abrahamson (1977). Thomas en Dale (1975) vonden i.t.t. Thomas (1974) alleen een vermindering in de generatieve reproductie bij Hieracium floribundum, en Raynall (1979) vond bij H. florentinum een geheel gelijkblijvende reproductie. Harper en Ogden (1970) meldden ook een gelijkblijvende reproductieve inspanning, maar Ogden schreef later (1974) zelf dat reproductieve inspanning bij hogere dichtheid eigenlijk lager werd. Een duidelijke verlegging van generatieve reproductie naar vegetatieve reproductie werd gevonden door Abrahamson (1975), maar alleen bij hogere vegetatiedichtheid. Bij hogere populatiedichtheid werd daarentegen juist een verlegging van vegetatieve reproductie naar generatieve reproductie gevonden. Dit werd ook gevonden door Ogden (1974), Thomas en Dale (1975), Holler en Abrahamson (1977) en door

Werner (1979). Bij Poa annua, een éénjarige soort, werd bij hogere vegetatiedichtheid zelfs de neiging tot vegetatieve voortplanting gevonden (Law et al., 1977).
Uitstel van het tijdstip van eerste bloei werd gevonden bij Poa annua (Law et al., 1977), Senecio vulgaris (Harper en Ogden, 1970) en Dipsacus fullonum (Werner, 1975, 1977). Wat voor de reproductieve inspanning geldt bij Dipsacus fullonum, geldt in diezelfde mate ook voor de mogelijkheid om te kiemen (Werner, 1977).

3.2. Morfologie van de plant en dichtheid

Dat de biomassa per plant kleiner is bij een hogere dichtheid, is een veel voorkomend verschijnsel (Harper, 1967). Van de gerefereerde publicaties vermelden echter slechts drie een verlaging van de biomassa bij een hogere dichtheid (Holler en Abrahamson, 1977; Raynall, 1979; Harper en Ogden, 1970). Hierbij geven Holler en Abrahamson aan dat de verlaging van de biomassa de wortels van Fragaria virginiana meer treft dan de bladeren. Snell en Burgh (1975) zowel als Reader (1978) vonden daarentegen juist een verhoogde wortelbiomassa en een verminderde bladbiomassa. Deze schijnbare tegenstelling wordt echter verduidelijkt door het verschil in de oecologie van de soorten. F. virginiana is een meerjarige bossoort, die bij hoge dichtheid waarschijnlijk aan lichtbeperking lijdt. Chamaesyce hirta (Snell en Burch, 1975) is echter een eenjarige ruderale soort, die bij hoge populatiedichtheid in de groei wordt beperkt door nutrientengebrek. Dat Hieracium floribundum eerder nutrientengebrek dan lichtgebrek krijgt bij hoge dichtheden hebben we in de vorige paragraaf al gezien.
Anders dan Abrahamson (1975) vinden Snell en Burch (1975) geen verschil in respons op verhoogde intraspecifieke concurrentie (populatiedichtheid) en verhoogde interspecifieke concurrentie (vegetatiedichtheid), voorzover het concurrentie om nutrienten betreft.

4. Discussie

4.1. Strategie- en tactiekwijziging

Een soort verschijnt in de loop van de successie in een vegetatie wanneer de omstandigheden daarvoor gunstig zijn geworden. Vóór die tijd is de strategie van de soort te weinig aangepast aan de situatie die dan heerst. Connell en Slatyer (1977) bespreken de wijze waarop een soort de mogelijkheid wordt geboden zich een plaats in de vegetatie te veroveren. Als de successie verder voortschrijdt, zal de soort tot optimale ontwikkeling kunnen komen en daarna weer uit de vegetatie verdwijnen.
Tactiekwijziging kan uitstel van dit verdwijnen tot gevolg hebben. De gerefereerde publicaties geven hiervan een aantal goede voorbeelden. Soorten die geen plasticiteit vertonen kunnen zeer snel verdwijnen. Een voorbeeld hiervan geeft Bakker (1960): Senecio congestus verdwijnt in het jaar dat de eerste andere soort de vegetatie binnen komt omdat S. congestus een zeer zwakke concurrent is t.a.v. mineralenopname. In dichte bestanddelen gebruikt de soort alleen al voor de zaadproductie 60 kg N/ha (van Dobben, 1967).
Het vergelijken van populaties van een soort uit verschillende stadia van een successiereeks geeft informatie over de manieren waarop tactiekveranderingen plaatsvinden. Het vergelijken van nauwverwante soorten van hetzelfde genus uit dezelfde successiereeks geeft informatie over hetzelfde proces. In dit geval worden echter strategieverschillen uit verschillende successiestadia met elkaar vergeleken, die dezelfde effecten hebben als tactiekverschillen, maar waarbij de populaties door hun genetisch vastgelegde verschillen konden evolueren tot verschillende soorten. Uit de gevonden tactiekveranderingen en strategieverschillen kan worden afgeleid welke mechanismen een rol spelen bij het verdwijnen van soorten uit een vegetatie tijdens een voortschrijdende successie.
Tactiekveranderingen worden vrijwel uitsluitend gevonden bij volwassen en opgroeiende planten en dienen als middel om de overlevingskans van het individu te vergroten. Voor het handhaven van de populatie is echter ook een regelmatige reproductie vereist en moeten kiemplanten de kans krijgen zich te ontwikkelen. Dit geldt vooral voor één- en tweejarigen, maar zeker ook voor overblijvende soorten. Er zijn redenen

om te veronderstellen, en er zijn ook aanwijzingen (Holt, 1972; Werner, 1977; Kushwaha et al., 1981), dat kiemplanten in principe dezelfde moeilijkheden ondervinden bij de groei, als volwassen planten.
Vooral bij een- en tweejarigen geldt dan ook dat tactiekwijziging niet altijd tot gevolg heeft dat een soort zich zoveel langer kan handhaven; volwassen planten passen tactiekwijziging toe om, ondanks verslechterde omstandigheden, toch nog te kunnen reproduceren, maar recrutering vindt niet of nauwelijks meer plaats (Grace en Wetzel, 1981; Kushwaha et al., 1981; v.Baalen, 1982).
De oorzaken van strategie- en tactiekveranderingen zijn altijd te vinden in een groeibeperkende invloed in het milieu die sterker wordt: stress-verhoging, sensu Grime (1977). Wanneer een soort niet in staat is snel te groeien, vormt zij vaak minder zaden (Holt, 1972; Gadgil en Solbrig, 1972; Abrahamson en Gadgil, 1973; van Baalen, 1982). Dit is een aanpassing ten gunste van het individu, maar ze heeft een sterke teruggang van het reproductievermogen tot gevolg. Meestal zien we echter ook een strategie- of tactiekwijziging die de verminderde zaadproductie zoveel mogelijk tegen gaat of compenseert. Vaak wordt reproductie uitgesteld, waardoor de planten de minimale grootte kunnen bereiken die nodig is om tot reproductie over te kunnen gaan (Gross, 1981; Stewart en Thompson, 1982). Hierbij wordt de levensduur van een individu verlengd (Werner, 1975; Law et al., 1977; Gross, 1981). In veel gevallen echter, is dit uitstel wel mogelijk, maar is de reproductie niet veilig gesteld omdat er nauwelijks kieming optreedt, en kan de soort toch verdwijnen (Holt, 1972; Werner, 1975; Law et al., 1977; Gross, 1981; Kushwaha et al., 1981). Soms wordt er overgegaan op vegetatieve reproductie als belangrijkste vorm van voortplanting (Reader, 1978; Grace en Wetzel, 1981). Ook dit is een vorm van uitstel van generatieve reproductie. Vegetatief gevormde nakomelingen hebben een veel grotere kans om te overleven (Reader, 1977; Raynall, 1979).
Een beperking in de groei, met alle gevolgen van dien, wordt vrijwel altijd door dezelfde factoren veroorzaakt, namelijk lichtvermindering (Abrahamson en Gadgil, 1973; Gaines et al., 1974; Roos en Quinn, 1977; Grace en Wetzel, 1981) of nutrientenvermindering (Reader, 1978).
Het komt voor dat nutrientenbeperking niet, en lichtbeperking wel tot verminderde reproductieve inspanning leiden (Grace en Wetzel, 1981),

en waarschijnlijk is dit ook het meest voorkomende verschijnsel. Hickman (1975) vond bij Polygonum cascadense dat waterbeperking tot vertraagde groei, maar niet tot verminderde reproductie leidde in vroege successiestadia. In latere stadia, bij voldoende water, leidde lichtbeperking wél tot verminderde reproductieve inspanning. Samenvattend kan worden geconcludeerd dat het verdwijnen van soorten tijdens een successie wordt veroorzaakt doordat licht en/of nutrienten steeds beperkender worden en de verdwijnende soorten onder dergelijke hoge stress-omstandigheden door deze factoren niet in staat zijn door voldoende reproductie de populatie in stand te houden. Of licht- en nutrientenbeperking de enige factoren zijn waardoor soorten tijdens een successie verdwijnen valt te betwijfelen. Alle onderzochte successiereeksen waren progressief van aard en de meeste waren bovendien autogeen gestuurd. Bij allogene successies spelen andere factoren een rol bij het verschijnen van soorten, maar naar alle waarschijnlijkheid ook bij het verdwijnen van soorten. Bij retrogressieve successies liggen de zaken nog anders, en speelt verstoring waarschijnlijk de belangrijkste rol bij het verdwijnen van soorten.

4.2. r- en K-strategie

Het lijkt erop dat de aanwijzingen die we kunnen vinden in de gerefereerde publicaties er grotendeels op neer komen dat een soort in de loop van een autogene progressieve successie steeds minder een r-strategie en steeds meer een K-strategie moet aannemen om te kunnen blijven bestaan. Vermindering van de reproductieve inspanning en uitstel van reproductie kan gezien worden als vermindering van de r-strategie. Vegetatieve reproductie, vergroting van het wortelstelsel bij nutrientbeperking en vergroting van het bladoppervlak of verlenging van de stengels bij lichtbeperking kan men beschouwen als versterking van de K-strategie.
Aan de sterkte van de K-strategie zit een grens voor iedere soort. Voor de soorten in de climax-vegetatie ligt die grens het hoogst. De evolutie naar nog sterkere K-strategie is in principe niet ondenkbaar; in sommige klimaatgordels (bijv. tropen) is deze evolutie verder

gevorderd dan in andere (bijv. gematigde streken). Cody (1966) geeft voor vogels zelfs een theorie waarbij de sterkte van de K-strategie gerelateerd wordt aan de breedtegraad.
Tijdens een successie vinden we in de tijd geen gelijkmatige overgang van r- naar K-strategie. Er zijn soorten die een dusdanig sterkere K-strategie vertonen dan de soorten die reeds in de vegetatie voorkomen, dat ze vrijwel ongestoord kunnen groeien (Rubus hispidus, Abrahamson, 1975; Hieracium floribundum, Reader, 1978). In de terminologie van Grime (1974,1977,1978,1979) zijn dit competitors. Ook een soort als Equisetum sylvaticum (Beasleigh en Yarranton, 1974) is mijns inziens een competitor, omdat hij het licht boven de andere soorten probeert weg te vangen. Stress-tolerant strategy vinden we daarentegen bij soorten die hun bladoppervlak vergroten (Gadgil en Solbrig, 1972; Abrahamson en Gadgil, 1973; Gaines et al., 1974; Holler en Abrahamson, 1977).
Dit is dus in tegenstelling met de opvattingen van Grime (1977), die schrijft dat soorten uit rijpere vegetaties stress-tolerant zijn. Schaduwminnende bomen uit latere successiestadia (Bierzychudek, 1982) zijn als jonge plant inderdaad stress-tolerant, maar worden naarmate ze groter worden steeds meer competitor, omdat ze in staat zijn boven de andere vegetatie uit te groeien.
Ook ten aanzien van de relatie ruderal strategy - r-strategie ben ik het oneens met Grime. Vroege soorten in een successiereeks zouden ruderals zijn. Dit gaat alleen op bij secundaire successiereeksen. Vroege soorten uit allogene primaire successiereeksen zijn vaak stress-tolerators (Hickman, 1975; Joenje, 1978). Toch zijn ze gericht op een zo groot mogelijke groei en productie en zijn dus r-soorten. De vermeende r-strategie van kiemplanten (Grubb, 1977) is ook geen ruderal strategy, maar eerder een competitive strategy: de planten benutten de ruimte zonder zich te bekommeren om concurrentie van andere soorten. Men zou zich in dit geval echter moeten afvragen of kiemplanten een r-strategie vertonen. Men zou dit ook kunnen zien als een vegetatieve hulp van de moederplant, dus niet als een strategie van de kiemplant, maar als een tactiek bij een tijdelijk voedsel- en energieoverschot.
Bij successie wordt vrijwel altijd gedacht aan autogene successie met bos als climax-stadium. In situaties waar de successie veel minder autogeen is, waar de climax-situatie onder de gegeven omstandigheden

geen bos is (bijv. bij beweiding) en waar de successie retrogressief is, spelen andere factoren dan in deze scriptie genoemd een rol.
In een situatie waar alleen ruderals voorkomen of waar zeer specifieke aanpassingen aan allogene factoren van groot belang zijn, zullen de begrippen r- en K-strategie waarschijnlijk niet gehanteerd worden.
Toch ben ik met Parry (1981) van mening dat de begrippen r- en K-strategie een algemene toepasbaarheid hebben, mits de verwarring over de definiëring opgeheven wordt. Speciaal ten aanzien van successie, stabiliteit en verschralingsvraagstukken is het handig de begrippen te gebruiken. Dit omdat een r-strategie aangeeft wat de meest succesvolle strategie is bij een overschot aan nutrienten en licht, terwijl er een schaarste aan tijd kan bestaan en K-strategie aangeeft wat de meest succesvolle strategie is bij een overschot aan tijd, terwijl er een schaarste aan nutrienten en licht kan bestaan.

5. Literatuurlijst

Abrahamson, W.G., 1975. Reproductive strategies in dewberries. Ecology, 56: 721-726.

Abrahamson, W.G. and Gadgil, M., 1973. Growth form and reproductive effort in goldenrods (Solidago, Compositae). Am. Nat., 107: 651-661.

Abrahamson, W.G. and Caswell, H., 1982. On the comparative allocation of biomass, energy, and nutrients in plants. Ecology, 63: 982-991.

Austin, M.P., 1982. Use of a relative physiological performance value in the prediction of performance in multispecies mixtures from monoculture performance. J. Ecol., 70: 559-570.

Baalen, J. van, 1982. Population biology of plants in woodland clearings. Dissertatie, V.U. Amsterdam.

Bakker, D., 1960. Senecio congestus (R.Br.) DC. in the Lake Yssel Polders. Acta Bot. Neerl., 9: 235-259.

Bannister, P., 1976. Introduction to physiological plant ecology. Blackwell, Oxford etc.

Beasleigh, W.J. and Yarranton, G.A., 1974. Ecological strategy and tactics of Equisetum sylvaticum during a postfire succession. Can. J. Bot., 52: 2299-2318.

Bierzychudek, P., 1982. Life histories and demography of shade-tolerant

forest herbs: a review. New Phytol., 90: 757-776.

Clements, F.E., 1916. Plant succession: An analysis of the development of vegetation. Carnegie Inst. Wash. Publ., No. 242: 3-4.

Cody, M.L., 1966. A general theory of clutch size. Evolution, 20: 174-184.

Connell, J.H. and Slatyer, R.O., 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. Amer. Nat., 111: 1119-1144.

Dobben, W.H. van, 1967. Physiology of growth in two Senecio species in relation to their ecological position. Jaarboek I.B.S. Wageningen: 75-83.

Drury, W.H. and Nisbet, I.C.T., 1973. Succession. J. Arnold Arbor., 54: 331-368.

Egler, F.E., 1954. Vegetation science concepts 1. Initial floristic composition. A factor in old field vegetation development. Vegetatio, 4: 412-417.

Gadgil, M. and Solbrig, O.T., 1972. The concept of r- and K-selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. Amer. Nat., 106: 14-31.

Gaines, M.S., Vogt, K.J., Hamrick, J.L. and Caldwell, J., 1974. Reproductive strategies and growth patterns in sunflowers (Helianthus). Amer. Nat., 108: 889-894.

Grace, J.B. and Wetzel, R.G., 1981. Phenotypic and genotypic components of growth and reproduction in Typha latifolia: Experimental studies in marshes of different successional maturity. Ecology, 62: 789-801.

Grime, J.P., 1974. Vegetation classification by reference to strategies. Nature, 250: 26-31.

Grime, J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. Amer. Nat., 111: 1169-1194.

Grime, J.P., 1978. Interpretation of small-scale patterns in the distribution of plant species in space and time. In: Freysen, A.H.J. and Woldendorp, J.W. (Eds.), Structure and functioning of plant populations. North-Holland Publ. Comp., Amsterdam: 101-124.

Grime, J.P., 1979. Plant strategies and vegetation processes.

John Wiley and Sons, Chichester.

Gross, K.L., 1981. Predictions of fate from rozette size in four "biennial" plant species: Verbascum thapsus, Oenothera biennis, Daucus carota, and Tragopogon dubius. Oecologia, 48: 209-213.

Grubb, P.J., 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biol. Rev., 52: 107-145.

Hairston, N.G., Tinkle, D.W. and Wilbur, H.M., 1970. Natural selection and the parameters of population growth. J. Wildl. Manage, 34: 681-690.

Harper, J.L., 1967. A Darwinian approach to plant ecology. J. Ecol., 55: 247-270.

Harper, J.L. and Ogden, J., 1970. The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to Senecio vulgaris L. J. Ecol., 58: 681-698.

Hickman, J.C., 1975. Environmental unpredictability and plastic energy allocation strategies in the annual Polygonum cascadense (Polygonaceae). J. Ecol., 63: 689-701.

Holt, B.R., 1972. Effect of arrival time on recruitment, mortality, and reproduction in successional plant populations. Ecology, 53: 668-673.

Holler, L.C. and Abrahamson, W.G., 1977. Seeds and vegetative reproduction in relation to density in Fragaria virginiana (Rosaceae). Amer. J. Bot., 64: 1003-1007.

Jain, S., 1979. Adaptive strategies: polymorphism, plasticity, and homeostasis. In: Solbrig. O.T. et al. (Eds.), Topics in plant population biology. MacMillan, London etc.: 160-187.

Joenje, W., 1978. Plant colonisation and succession on embanked sandflats. A case study in the Lauwerszeepolder, The Netherlands. Dissertatie, R.U. Groningen.

Kushwaha, S.P.S., Ramakrishnan, P.S. and Tripathi, R.S., 1981. Population dynamics of Eupatorium odoratum in successional environments following slash and burn agriculture. J. Appl. Ecol., 18: 529-535.

Law, R., Bradshaw, A.D. and Putwain, P.D., 1977. Life-history variation in Poa annua. Evolution, 31: 233-246.

Luftensteiner, H.W., 1980. Der Reproduktionsaufwand in vier mitteleuropäischen Pflanzengemeinschaften. Pl. Syst. Evol., 135: 235-251.

MacArthur, R.H. and Connell, J.H., 1966. The biology of populations. J. Wiley and Sons, New York.

MacArthur, R.H. and Wilson, E.O., 1967. The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton.

Miles, J., 1979. Vegetation dynamics. Chapman and Hall, London.

Newell, S.J. and Tramer, E.J., 1978. Reproductive strategies in herbaceous plant communities during succession. Ecology, 59: 228-234.

Odum, E.P., 1969. The strategy of ecosystem development. Science, 164: 262-270.

Ogden, J., 1974. The reproductive strategy of higher plants. II. The reproductive strategy of Tussilago farfara L. J.Ecol., 62: 291-324.

Parrish, J.A.D. and Bazzaz, F.A., 1982. Competative interactions in plant communities of different successional ages. Ecology, 63: 314-320.

Parry, G.D., 1981. The meanings of r- and K-selection. Oecologia, 48: 260-264.

Pianka, E.R., 1970. On r and K selection. Amer. Nat., 104: 592-597.

Pianka, E.R., 1972. r and K selection or b and d selection? Amer. Nat., 106: 581-588.

Raup, H.M., 1975. Species versatility in shore habitats. J. Arnold Arbor., 56: 126-163.

Raynall, D.J., 1979. Population ecology of Hieracium florentinum (Compositae) in a central New York limestone quarry. J. Appl. Ecol., 16: 287-298.

Reader, R.J., 1978. Structural changes in Hieracium floribundum (Compositae) population associated with the process of patch formation. Can. J. Bot., 56: 1-9.

Roos, F.H. and Quinn, J.A., 1977. Phenology and reproductive allocation in Andropogon scoparius (Gramineae) populations in communities of different successional stages. Amer. J. Bot., 64: 535-540.

Shimwell, D.W., 1971. Description and classification of vegetation. Sidgwick and Jackson, London.

Snell, T.W. and Burch, D.G., 1975. The effects of density on resource partitioning in Chamaesyce hirta (Euphorbiaceae). Ecology, 56: 742-746.

Solbrig, O.T. and Simpson, B.B., 1974. Components of regulation of a population of dandelions in Michigan. J. Ecol., 62: 473-486.

Solbrig, O.T. and Simpson, B.B., 1977. A garden experiment on competition between biotypes of the common dandelion (Taraxacum officinale). J. Ecol., 65: 427-430.

Stearns, S.C., 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. Quart. Rev. Biol., 51: 3-47.

Stearns, S.C., 1977. The evolution of life-history traits: a critique of the theory and a review of the data. Ann. Rev. Ecol. Syst., 8: 145-171.

Stewart, A.J.A. and Thompson, K., 1982. Reproductive strategies of six herbaceous perennial species in relation to a successional sequence. Oecologia, 52: 269-272.

Tansley, A.G., 1935. The use and abuse of vegetational terms and concepts. Ecology, 16: 284-307.

Thomas, A.G., 1974. Reproductive strategies of Hieracium. Plant population dynamics symposium, A.I.B.S. meetings, Tempe, Arizona (geciteerd in Abrahamson, 1975).

Thomas, A.G. and Dale, H.M., 1975. The role of seed reproduction in the dynamics of established populations of Hieracium floribundum and a comparison with that of vegetative reproduction. Can. J. Bot., 53: 3022-3031.

Werner, P.A., 1975. Predictions of fate from rosette size in teasel (Dipsacus fullonum L.). Oecologia, 20: 197-201.

Werner, P.A., 1977. Colonisation success of a "biennial" plant species: experimental field studies of species cohabitation and replacement. Ecology, 58: 840-849.

Werner, P.A., 1979. Competition and coexistence of similar species. In: Solbrig, O.T. et al. (Eds.), Topics in plant population biology. MacMillan, London: 287-310.

Wilbur, H.M., Tinkle, D.W. and Collins, J.P., 1974. Environmental certainty, trophic level, and resource availability in life history evolution. Amer. Nat., 108: 805-817.