

kenmerken  
en  
voorkomen  
van  
pioniervegetaties

rijksuniversiteit groningen

laboratorium voor plantenoecologie

doctoraalscriptie door Lienke van der Veen-unema

D 216

Bibliotheek Biologisch Centrum  
Kerklaan 30 - 3720 BX Bilthoven 14  
9750 AA Haren (Gö.)

Rijksuniversiteit Groningen  
Laboratorium voor Plantenoecologie  
Biologisch Centrum  
Kerklaan 30  
Haren.

D 216<sup>11</sup>

KENMERKEN EN VOORKOMEN VAN PIONIERVEGETATIES

doctoraalscriptie door  
bienie van der veen - unema.

najaar 1980, zuidhorn.

## INHOUD

Samenvatting	
1.	Inleiding
1.1	Pioniers en kolonisten
1.2	Standplaatsen van pioniers
1.2.1	Algemeen
1.2.2	Voorbeelden
2.	Algemene kenmerken van pionier(-vegetatie)s
2.1	Biologische kenmerken
2.1.1	Morfologische eigenschappen
2.1.1.1	bovengrondse delen
2.1.1.2	ondergrondse delen
2.1.1.3	vruchten en zaden
2.1.2	Levensvormen
2.1.2.1	fanerofyten
2.1.2.2	chamaefyten
2.1.2.3	hemikryptofyten
2.1.2.4	kryptofyten
2.1.2.5	therofyten
2.1.3	Fysiologische eigenschappen
2.1.3.1	disseminatie
2.1.3.2	kieming
2.1.3.3	groeicurve
2.1.3.4	voortplanting en bevruchting
2.1.4	Genetische eigenschappen
2.1.4.1	chromosomen
2.1.4.2	genen
2.1.4.3	flexibiliteit
2.1.5	Oecologische eigenschappen
2.1.5.1	milieu-eisen
2.1.5.2	r- en K-soorten
2.2	Beperkende abiotische factoren
2.2.1	Water
2.2.2	Temperatuur
2.2.3	Licht
2.2.4	Nutriënten
2.3	Veranderingen in pioniervegetaties
2.3.1	Successie
2.3.2	Blijven pioniers altijd pioniers?
3.	Pionierstrategieën voor verschillende vormen van stress
3.1	Stress-tolerantie in aride gebieden
3.2	Stress-tolerantie in arctische en alpiene gebieden
3.3	Stress-tolerantie in gebieden met lage licht-intensiteiten
3.4	Stress-tolerantie in gebieden met nutriëntentekorten
4.	Gebruik van pioniervegetaties door de mens
Geraadpleegde literatuur	

scriptie

## Kenmerken en voorkomen van pioniervegetaties.

### Samenvatting.

Hoewel pioniers en kolonisten zich beide als eerste op kaal terrein kunnen vestigen, wordt algemeen gesproken van pioniers wanneer het gaat om "voortrekkers" op gebieden zonder interacties tussen de daar levende individuen, en van kolonisten wanneer er sprake is van eerste bewoners van door een catastrofe ontvolkte milieus waarin wel interacties plaatsvinden. In beide gevallen is echter sprake van een milieu met extreme condities: pas gewonnen land, door lawines, vulkaanuitbarstingen, aardbevingen, overstromingen of menselijke verstoring getroffen gebieden, arctische, alpiene, aride milieus en streken met nutriënten-tekorten of lage lichtintensiteiten. Pioniers zijn meestal "r-selected", dat wil zeggen soorten die zorgen voor exponentiële groei van een populatie in een gebied zonder beperkende factoren. Kolonisten behoren vaak meer tot de "K-selected" soorten: ze zijn in staat zich te handhaven onder stress en in aanwezigheid van "buren". Pioniers zijn te scheiden in permanente en door evolutie het vermogen tot pionieren verliezende soorten. De eerste groep zal zich terugtrekken en elders trachten te vestigen zodra er interacties in een gebied gaan optreden, de tweede groep zal zich handhaven ondanks concurrentiedruk en dus tot kolonist worden. Daarmee is dan tevens een conditie gevormd waaronder successie in de oorspronkelijke pioniervegetatie een aanvang kan nemen. Vaatplanten die aangepast zijn aan verschillende vormen van grote stress vertonen bepaalde strategieën waaronder: een relatief lang leven, erfelijk bepaalde lage groeisnelheid, een altijd-groen uiterlijk, langlevende organen, opslag en langzame turnover van koolstof, minerale nutriënten en water, onregelmatige bloei, mechanismen die hen in staat stellen voorraden in te slaan onder tijdelijk gunstige omstandigheden. De mens heeft in verleden en heden bewust en onbewust gebruik gemaakt van eigenschappen van pionier(vegetatie)s en zal er waarschijnlijk ook in de toekomst zijn voordeel uit weten te halen.

## 1. INLEIDING

### 1.1 Pioniers en kolonisten

Overal waar ingrijpende milieuveranderingen plaats vinden ondergaat ook de vegetatie een verandering. Soms ontstaat hierbij voor het eerst een milieu waar zich een vegetatie kan ontwikkelen, soms wordt de reeds aanwezige vegetatie vernietigd en ontstaat daardoor (mogelijk) een milieu waarin zich een (volledig) andere vegetatie kan vormen.

De groepen planten die zich in zo'n nieuw ontstaan milieu als eerste vestigen worden in de literatuur op twee manieren aangeduid. Men vindt de termen pionier en kolonist. Hoewel in sommige gevallen duidelijk sprake is van een verschil in betekenis van deze twee begrippen, worden de termen ook wel min of meer door elkaar gebruikt.

Formeel is er wel degelijk een onderscheid te maken: pionier betekent "voortrekker" en kolonist "volkplanter" (van Dale), zodat men mag concluderen dat pioniers formeel gesproken voorafgaan aan kolonisten. In het oecologisch spraakgebruik worden omschrijvingen gevonden die een dergelijke definitie min of meer onderschrijven (en uitbreiden). Zo vindt men bij voorbeeld als omschrijving voor pionier(-vegetatie):

"Gezelschap van allerlei jonge planten en kiemplanten, eerste begin van vegetatie op nog onbegroeid terrein" (Westhoff);

"Losse en open jonge begroeiing op voorheen kale bodem" (Abrahamse et al.); "The plants in the first year" (van de begroeiing van een nieuwe polder) (Joenje).

Merkwaardig is echter dat, vooral in engelstalige literatuur, ook vergelijkbare omschrijvingen voor het begrip "colonizing species" worden gevonden (het is zelfs zo dat de term "pioneer" zelden wordt aangetroffen,): "Invaders of disturbed, newly created habitats" (Mayr), "Species that take advantage of (human) disturbance" (Stebbins). Een uitzondering vormt Doty wanneer hij spreekt over "The first populants to appear on a new surface are designated pioneer colonizers and, if through ecesis they form an enduring community, they are accepted as having formed (.....) pioneer communities".

In nederlandse literatuur wordt meestal wel duidelijk onderscheid gemaakt tussen pioniers en kolonisten. Pioniervegetaties worden daar veelal beschouwd als vegetatie-eenheden waarin

de individuen (nog) niet tot elkaar in betrekking staan, min of meer structuurloze vegetaties waarin het milieu uit de aangevoerde diasporen selecteert en zo de aantallen begrenst en terugsnoot. Kolonies daarentegen zijn vegetatie-eenheden in milieu's waar door storing de bestaande vegetatie was vernietigd en waarbij onder invloed van de optimale groeiomstandigheden verschillende opeenhopingen van nakomelingen rond de moederplanten zich gaan vermengen. Er ontstaat daarbij veelal zowel intra- als interspecifieke concurrentie en er ontwikkelt zich een begin van structuur.

Samenvattend leidt dit tot de volgende omschrijvingen:

Pioniers zijn planten die zich als eerste nederzetten op nog onbegroeid terrein, waar abiotische factoren de aantallen beïnvloeden en die onderling geen betrekkingen hebben.

Kolonisten zijn planten die (in een zeer vroeg stadium) zich vestigen in een milieu waar door een catastrofe de bestaande vegetatie is verwijderd, en die in staat zijn zich in dat gebied te handhaven (kolonies te vormen) ondanks de daaruit voortkomende concurrentie.

## 1.2 Standplaatsen van pioniers

### 1.2.1 Algemeen

Pioniers en kolonisten zijn planten die aangepast en in staat zijn om te leven en zich voort te planten in extreme milieus, waarbij "extreem" zeer veel verschillende eigenschappen kan omvatten. In het algemeen wordt een milieu (voor planten) extreem genoemd wanneer er, tenminste gedurende een bepaalde periode per jaar nog juist die omstandigheden heersen waaronder minstens een plantensoort zich kan vestigen - hetzij als pionier, hetzij als kolonist. De eerste vestiging van pioniers vindt plaats zodra er diasporen terecht komen op juist "bruikbaar" terrein, dat wil zeggen terrein waar de condities niet meer te extreem zijn. Zo vindt bij voorbeeld de invasie van pioniers na een vulkaanuitbarsting plaats vanaf de krater-rand naar het kratercentrum: in de richting van de afkoeling van de lavamassa (Mueller-Dombois en Smathers '73).

Zodra een van de heersende milieufactoren gewijzigd wordt zal dit tot uiting komen in de vegetatie. Stebbins ('65) onder-

scheidt verschillende soorten storingen waarop verschillende soorten planten in verschillende mate en op verschillende wijze kunnen reageren, variërend van totaal verdwijnen via zich handhaven maar niet toenemen en tijdelijk profiteren tot slechts met zeer drastische middelen te verwijderen.

In "echt" extreme milieus zal de wijziging van slechts een enkele factor al een katastrofale invloed kunnen hebben. Men denke hierbij bij voorbeeld aan het verschijnsel van een pioniervegetatie op jonge lava, die na enkele maanden weer geheel verdwijnt, (waarschijnlijk) onder invloed van het steeds minder beschikbaar raken van vocht: aanvankelijk bevindt zich een zône met zeer hoge temperaturen (meer dan 100°C) dicht onder de oppervlakte, waardoor (regen-)water heel snel weer verdampt maar als "mist" ter beschikking van de vegetatie blijft. Geleidelijk daalt deze hete zône echter steeds verder en mee door de grote porositeit van het gesteente komt het vocht steeds minder goed ter beschikking van de zich aan de oppervlakte bevindende vegetatie (Doty, '66).

Ook wanneer pas gewonnen (ingedijkt) land weer overstroomd wordt (eventueel slechts door overvloedige regen in combinatie met onvoldoende drainage) verdwijnt de aanwezige pioniervegetatie veelal (Feekes en Bakker, '54).

Een eerste vestiging van planten slaagt des te sneller naarmate er dichterbij begroeiing aanwezig is, hoe beter de verspreidingsagentia (dat wil zeggen de specifieke morfologische eigenschappen van de diasporen) zijn en hoe groter de opnamecapaciteit van de standplaats is.

### 1.2.2 Voorbeelden

Op grond van het bovenstaande is het aannemelijk dat er allerlei typen pionier-(en kolonisten-)vegetaties bestaan, afhankelijk van de typen extreme milieus of van de aard van de verstoring van het tevoren aanwezige milieu.

Zo onderscheidt men onder andere de volgende omstandigheden voor het ontstaan van pionier- en kolonistenvegetaties: landaanwinning uit water, vulkaanuitbarstingen, aardbevingen, lawines, overstromingen, menselijke verstoringen, arctische, alpine, aride en nutriëntendeficiënte milieus, gebieden met lage lichtintensiteiten.

In de volgende hoofdstukken zullen diverse aspecten van pionier- en kolonisten-vegetaties worden besproken. Er is naar gestreefd zoveel mogelijk een algemeen overzicht te geven, waarbij slechts in noodzakelijke gevallen aandacht besteed wordt aan de afzonderlijke specifieke milieu-condities en daaraan verbonden consequenties voor de zich daar vestigende vegetaties.

## 2. ALGEMENE KENMERKEN VAN PIONIER( -VEGETATIE- )S

### 2.1 Biologische kenmerken

Een van de eerste vragen bij het bestuderen van pionier- en kolonisten-vegetaties zal ongetwijfeld de volgende zijn: Is het vermogen tot pionieren of koloniseren gecorrelleerd aan bepaalde algemene eigenschappen wat betreft levensvorm, voortplanting, chromosoomstelsel, populatie-structuur, milieueisen, enzovoorts?

Uit een onderzoek van Ehrendorfer ('65) blijkt dat bij angiospermen aspecten van oecologische positie, vegetatieve en reproductieve eigenschappen, genetisch systeem en populatie-structuur nauw verband met elkaar houden. Zo blijkt bij voorbeeld een oecologisch overeenkomende groep angiospermen ook in andere van bovengenoemde opzichten overeenkomsten te vertonen.

Stebbins ('65) kwam na een onderzoek tot de conclusie dat een erfelijke aanleg voor pionieren gelegen is in bepaalde morfologische en fysiologische eigenschappen van de betreffende soorten. Het bleek namelijk dat er geen sprake was van een bepaald type "ideaal" voortplantingssysteem of een bijzonder gunstige chromosoomstructuur.

Ook Joenje ('78-1) acht specifieke morfologische en andere eigenschappen van met name de diasporen van belang.

Volgens Mayr ('65) kan men stellen dat er wat betreft fenotypische eigenschappen twee soorten pioniers zijn: enerzijds de pioniers die als het ware gespecialiseerd zijn in het niet-specialiseren, en anderzijds de supergespecialiseerde pioniers die hun vermogen tot pionieren te danken hebben aan speciale eigenschappen. Men treft deze eigenschappen op twee manieren aan: a) bij planten die al tevoren zijn aangepast aan veranderingen van standplaats of niche en die zich in



een andere habitat direct met succes kunnen vestigen, en b) bij planten die het vermogen bezitten zich in een ander milieu aan te passen aan de nieuwe situatie en zich daarna snel kunnen uitbreiden.

Gezien de definitie zijn pioniers en kolonisten planten die alleen voorkomen in verstoorde en extreme milieus. Wat is nu de reden dat pioniers zo beperkt zijn tot dergelijke omstandigheden? Waarom zijn ze vaak zo weinig succesvol in niet-verstoorde gebieden? Volgens Mayr ('65) is hierop alleen een algemeen antwoord mogelijk als: een superieur aanpassingsvermogen gaat kennelijk vrijwel altijd ten koste van andere eigenschappen.

In het onderstaande volgt nu een overzicht van de biologische kenmerken van pioniers en kolonisten.

### 2.1.1. Morfologische eigenschappen

#### 2.1.1.1 bovengrondse delen

Morfologische eigenschappen van bovengrondse delen van pioniers en kolonisten zijn veelal niet zozeer direct een aanpassing aan hun pionier- of kolonist-zijn, maar eerder aan hun standplaats in het algemeen. Zo vindt men bij voorbeeld succulentie bij pioniers uit aride en zilte gebieden, in het eerste geval ten gunste van de waterhuishouding, in het tweede geval omdat succulente bladeren waarschijnlijk beter bestand zijn tegen mechanische beschadiging (door wind en getijdebewegingen b.v.) en een geringere mechanische beschadiging verlaagt op zijn beurt de kans op schade door zout ( $Cl^-$ -ion). Daarnaast zijn er aanpassingen op het gebied van de grootte van de planten, waarbij in het algemeen gezegd kan worden dat pioniers (mede gezien hun veelal tijdelijk karakter) meestal kleine, gedr. ongen planten met (veelal altijd-groene) ~~kleine bladeren~~ zijn. Het blijkt dat bij pioniers en kolonisten buitengewoon uitgebreide strategieën zijn ontwikkeld ten aanzien van bescherming tegen predatie. Men vindt aanpassingen op het gebied van zowel "smakelijkheid" als het "fysiek aantrekkelijk" zijn.

Algemeen gesproken zijn de morfologische aanpassingen van bovengrondse delen van pioniers en kolonisten vooral betrokken op formaat en bladvorm, en bescherming tegen predatie.

De specifieke aanpassingen aan verschillende milieus zullen in hoofdstuk 3 nader aan de orde komen.

#### 2.1.1.2 ondergrondse delen

De morfologische eigenschappen van de ondergrondse delen van pioniers en kolonisten zijn, net als de bovengrondse, sterk afhankelijk van het specifieke milieu waarin ze voorkomen. In het algemeen kan gesteld worden dat het vaak voorkomt dat de wortels gedurende (vrijwel) het hele jaar in staat zijn te gaan functioneren zodra de omstandigheden dat toelaten. Daarnaast blijven de wortels vaak relatief lang functioneel. De milieu-gebonden eigenschappen komen in hoofdstuk 3 ter sprake.

#### 2.1.1.3 vruchten en zaden

Vruchten en zaden zijn bij (pioniers en) kolonisten relatief van weinig betekenis: veelal is de voortplanting door middel van vruchten en zaden aan te veel gevaren blootgesteld en te onzeker om succes veilig te stellen en er wordt daarom vaker gebruik gemaakt van vegetatieve voortplantingswijzen. Wanneer echter generatieve voortplanting plaatsvindt, zijn er veelal aanzienlijke aanpassingen. Zo vindt men aanpassingen op het gebied van de grootte van het zaad, dikte van de zaadhuid, hoeveelheid zaden, enzovoorts.

### 2.1.2 Levensvormen

#### 2.1.2.1 fanerofyten

Fanerofyten, dat wil zeggen planten die met twijgen en knoppen gedurende het ongunstige jaargetijde ver boven de grond uitsteken, worden (gezien hun formaat: uiteraard) nooit als pionier aangetroffen. Er wordt in de literatuur dan ook alleen melding gemaakt van fanerofyten in de successie van een kolonistenvegetatie. Zo verschijnen planten met een dergelijke levensvorm na de drooglegging van de Wieringermeer pas als vierde in de reeks der verschillende levensvormen (Feekes en Bakker, '54). Tijdens de ontwikkeling van de vegetatie op een

gedeeltelijk gesteriliseerd, braakliggend stuk grond, vrij van menselijke invloeden, komen fanerofyten voor vanaf het derde jaar van de successie, en in het vijfde jaar was hun aandeel in de totale bedekking nog maar 5% (Schmidt, '73).

#### 2.1.2.2 Chamaefyten

Chamaefyten, dwergplanten met knoppen tot 25 cm boven het bodemoppervlak, zowel struiken als (vooral) kruiden, worden veelvuldig als pionier of kolonist aangetroffen (Ehrendorfer, '65; Grime '79). Juist door hun gedrongen verschijning vertonen ze buitengewoon goede aanpassingen aan allerlei stress-situaties.

#### 2.1.2.3 hemikryptofyten

Bij hemikryptofyten sterven de bovengrondse spruiten in het ongunstige jaargetijde af; de knoppen liggen dan aan het bodemoppervlak, veelal bedekt door afgevallen blad en/of sneeuw. Vrijwel steeds wanneer in de literatuur over pioniers en kolonisten melding gemaakt wordt van hemikryptofyten, heeft dit betrekking op kolonisten - pas voor "vestigings" heeft plaatsgebonden overwinteren immers zin - (Ehrendorfer, '65; Braun-Blanquet, '64; Bakker en Feekes, '54; Schmidt, '73) en daarbij is het dikwijls zo, dat ze verschijnen in de "tweede vestigingsgolf" (Braun-Blanquet, '64).

#### 2.1.2.4 kryptofyten

Kryptofyten, in het ongunstige jaargetijde bovengronds afstervende planten die het vermogen bezitten reservestoffen op te slaan in diverse (speciale) organen, worden weinig genoemd in de gegevens over pioniers en kolonisten. Gezien hun overblijvende karakter kan men ze hoofdzakelijk onder de kolonisten verwachten, maar juist het opslaan van reservestoffen vereist een zeer uitgebreide mogelijkheid tot fotosynthese in het gunstige jaargetijde, hetgeen onder stress-omstandigheden waaronder kolonisten gewoonlijk leven niet altijd het geval zal kunnen zijn. Te verwachten is dan ook dat kryptofyten zich eerst later in een successie-serie kunnen handhaven.

### 2.1.2.5 therofyten

De verschillende typen therofyten, dat wil zeggen planten die het ongunstige jaargetijde als zaad doorbrengen en slechts eenmaal in hun levenscyclus tot bloei komen, zijn de pioniers bij uitstek. (Waarbij dient te worden opgemerkt dat niet alle therofyten "dus" goede pioniers zijn.)

a. Efemeren, planten die binnen zes maanden hun levenscyclus doorlopen, worden dikwijls gemeld als pioniers onder uiterst extreme omstandigheden. Zelfs worden wel eens alle planten uit aride gebieden als efemeer aangeduid, maar hoewel vele planten daar inderdaad een zeer korte levenscyclus hebben om vocht-stress te vermijden, blijkt het veelvuldig voor te komen dat de planten langer tijd nodig hebben dan men van de grond kan verwachten dat zij vocht vasthoudt, zodat velen toch enige vocht-stress zullen ondergaan voor het einde van hun levenscyclus.

b. Annuellen en biannuellen zijn planten die hun levenscyclus in ongeveer een, respectievelijk twee jaar doorlopen. In het laatste geval vindt bloei en zaadvorming dus pas plaats in het tweede gunstige seizoen. De groep van de annuellen (en biannuellen in iets mindere mate) is de sterkst vertegenwoordigde levensvorm onder pioniers, hoewel er weinig aanwijzingen lijken te zijn voor een beter voorbestemd zijn tot pionieren van annuellen met overwegend zelfbevruchting ten opzichte van overblijvende planten met voornamelijk kruisbestuiving. Toch blijken er bij voorbeeld verhoudingsgewijs meer annuellen in een vegetatie voor te komen naarmate het klimaat meer aride is. Volgens Ehrendorfer ('65) vindt men annuelle pioniers voornamelijk in beginnende en meer extreme, dikwijls xerische gezelschappen, en overblijvende planten (volgens onze omschrijving dus kolonisten) meer in gematigde en verder ontwikkelde gezelschappen. Ook Braun-Blanquet ('64) maakt melding van eenjarigen als eerste vestigers, gevolgd door andere therofyten in volgende stadia.

De periode waarin annuellen en biannuellen tot bloei en zaadvorming komen is afhankelijk van het milieu waarin ze groeien. Het heeft dan ook weinig zin hier een onderscheid te maken (als bij voorbeeld voor pioniers in onze streken) in zomer- en winterannuellen.

In de literatuur wordt meestal alleen melding gemaakt van pionierende zaadplanten, terwijl juist in veel gevallen de allereerste pioniers tot de lagere planten zullen behoren, zeker in de vochtige milieus, gevolgd door sporeplanten en pas in laatste instantie door zaadplanten. Joenje en During ('77) maken melding van Bryofyta als kolonisten in een vroeg stadium van de ontwikkeling van een vegetatie in de Lauwersmeerpolder, maar noemen wel als voorwaarde een reeds ontzilt milieu. Ook Feekes ('36) beschrijft de pas na een sterke, ontziltende regenval in groter getale optredende mossen en levermossen. De nog halofobere fungi verschijnen in de Wieringermeerpolder pas na nog verdere ontzilting. Doty ('66) beschrijft de ontwikkeling van vegetaties na vulkaanuitbarstingen op Hawaï, zowel aan de kust als in het binnenland. Hij beschrijft daar aan de kust een successie van algen via varens naar zaadplanten, terwijl in het binnenland in eerste instantie zaadplanten verschijnen, en pas later mossen, levermossen en varens en als laatste lichenen (en algen).

### 2.1.3 Fysiologische eigenschappen

Volgens Mayr('65) kunnen een aantal specifieke fenotypische kenmerken worden toegeschreven aan pioniers en kolonisten, waaronder een grote algemene flexibiliteit, die onder andere tot uiting komt in een fysiologische tolerantie ten aanzien van de milieu-omstandigheden. In het onderstaande zal in het kort aandacht besteed worden aan enkele van deze fysiologische aspecten.

#### 2.1.3.1 disseminatie

Voor alle pioniers is een sterke verspreiding van de nakomelingen over grote afstanden van het grootste belang, daar bruikbare habitats zich slechts sporadisch en zeer plaatselijk voordoen en ook slechts relatief kort geschikt zijn. Door de hoge zaadproductie ontstaan veelal snel aggregaties van kiemplanten rond de moederplant en daarmee zal ook concurrentie kunnen optreden, met als gevolg mutaties en (dus) successie.

De wijzen waarop de zaden verspreid worden zijn weliswaar divers, maar zeer vaak zal er sprake zijn van disseminatie door

de elementen wind en water. In veel gevallen wordt in de literatuur melding gemaakt van anemochore eenjarigen als eerste pioniers (Braun-Blanquet, '64; Feekes en Bakker, '54; Feekes '36), maar ook water speelt een grote rol, zowel in de vorm van regenwater als ook als stromend smelt-, zee- en rivierwater, mee gezien het feit dat water de verspreidingseenheden over een grote afstand kan vervoeren, ook al zijn ze niet specifiek aangepast aan disseminatie via water. Het is bijvoorbeeld meer dan eens het geval dat anemochore zaden weliswaar een eindje door de wind verspreid worden, maar vervolgens terecht komen in water en via dat agens verder verspreid worden. Zo beschrijft Ranwell ('72) dat de zaden van *Aster tripolium*, hoewel voorzien van zaadpluis, de neiging vertonen samen te kleven in het capitulum waarbij slechts enkele gedeeltelijk over relatief korte afstanden door de wind worden verspreid, terwijl de rest op de grond valt en door water wordt vervoerd. Naast wind en water spelen ook mensen en dieren een rol bij disseminatie, zij het dat de mens in echte, beginnende pioniervegetaties een bescheiden rol speelt. Volgens Feekes en Bakker ('54) lijkt er, althans in de Noordoostpolder verband te zijn tussen de wijze van disseminatie en levensvorm: door de wind en het water zouden vooral kryptofyten en hemikryptofyten worden verspreid, door de mens voornamelijk thero- en thero-hemikryptofyten.

Overigens kan ook een beperkte mate van verspreiding als aanpassing voor met name kolonisten worden gezien: vooral in aride gebieden zal een beperkte verplaatsing van het zaad ten opzichte van de moederplant gunstig zijn daar het dan terecht komt in een habitat die aangetoond heeft geschikt te zijn om die soort tot de vorming van levensvatbaar zaad te laten komen.

### 2.1.3.2 kieming

De kiemkracht van een zaad en de mate waarin de kiemplant is aangepast zijn van levensbelang voor pioniers en kolonisten, daar het wegselecteren door het milieu met name in deze stadia en wel met name in het kiemplantenstadium plaatsvindt. Went ('48) stelt dan ook dat de uiteindelijke vegetatie van annu-ellen in een woestijn slechts bepaald wordt door de kiemings-

contrôle en niet door een "survival of the fittest".

Zodra de zaden eenmaal ontkiemd zijn, verliezen ze alle weerstand tegen uitdroging. Een eerste aanpassing in verband hiermee is het vermogen om de kieming van de zaden zo nodig over een lange periode uit te stellen, zo mogelijk gecombineerd met de eigenschap zich na kieming snel te ontwikkelen.

Veel planten stellen dan ook zeer strikte eisen aan de kiemingsomstandigheden, opdat op het moment van de actuele kieming (en vervolgens vegetatieve en reproductieve groei) de meest gunstige condities voorhanden zijn. Deze condities worden bepaald door temperatuur, vocht, licht en omringende vegetatie.

Zaden in aride gebieden kunnen bij voorbeeld dormant blijven gedurende vele seizoenen, zelfs onder vochtige omstandigheden, wanneer temperatuur en/of andere condities kieming verhinderen.

Zo is dikwijls vernalisatie vereist voordat zaden kunnen kiemen. Dat zaden niet tot kieming komen voor er voldoende vocht beschikbaar is, is waarschijnlijk een gevolg van het niet opgelost raken van kiemingsremmers in de zaadhuid (Went, '48).

Volgens Went ('48) is het kiemingsgedrag van een plant waarschijnlijk gebonden aan de klasse of familie waartoe hij behoort, en even weinig beïnvloedbaar door evolutionaire krachten als morfologische eigenschappen op familie- of klasse-niveau.

Harper ('65) meent dat het ook voorkomt dat dormancy van zaden eerder door de ontwikkeling bepaald wordt dan door genetische eigenschappen: hij referreert daarbij aan het verschijnsel bij sommige kolonisten dat polyfenisme in de zaadproductie leidt tot de zekerheid dat verschillende zaden in verschillende jaren tot kieming komen.

### 2.1.3.3 groeicurve

Ehrendorfer ('65) signaleert snelle individuele groei als een gemeenschappelijk kenmerk van alle door hem beschreven pioniers en acht het een voorwaarde voor het zich handhaven in primaire habitats. Uiteraard is het nodig dat in het milieu de condities voor snelle groei aanwezig zijn: zo noemt Ranwell ('72) het verschijnsel dat de saliniteit van de habitat van de ouderplant bepalend is voor de groeisnelheid van de kiemplant. Harper ('65) noemt in dit verband de essentie van de relatieve "fitness": een plant met een potentiële hoge groeisnelheid kan in een voor hem sub-optimaal milieu onder-

drukt worden door een soort met een lagere individuele groeisnelheid waarvoor het milieu wel optimaal is. Toch mag in het algemeen gesteld worden dat de kans op succes (dat wil zeggen reproductie) in een pioniervegetatie groter wordt naarmate de potentiële groeisnelheid hoger is. (Men denke hierbij ook aan het relatief grote aantal efemeren onder pioniers!) Kolonisten daarentegen vertonen vaak juist een erg lage groeisnelheid: door de extreme milieucondities is er weinig gelegenheid tot snelle droge stof-productie, waarmee ook het vermogen tot snelle groei beperkt wordt. Dat dit laatste als duidelijke aanpassing aan het koloniseren kan worden gezien, wordt nader uiteengezet in hoofdstuk 3.

#### 2.1.3.4 voortplanting en bevruchting

Dat juist bij de, veelal eenjarige, pioniers de reproductie van groot belang is behoeft geen betoog. Een snelle reproductie, zelfs onder ongunstige omstandigheden, en grote aantallen nakomelingen stelt het voortbestaan van een soort veilig. Voor annuellen zijn zaden het enige "overlevingsmechanisme" en dus zijn de zaden niet alleen disseminatie-eenheden maar vooral ook "overlevings-eenheden". Alle kenmerken die voortplanting vergemakkelijken zijn dan ook te vinden onder de specifieke kenmerken van pioniers. Bij de zich geslachtelijk voortplantende organismen is een enkel individu niet in staat tot reproductie op een nieuwe standplaats, tenzij hij over kan gaan op een vorm van ongeslachtelijke voortplanting. De meest succesvolle pioniers zijn dan ook strikt autogame soorten, terwijl bij koloniserende soorten ook allogamie en vegetatieve voortplanting voorkomen. Ook worden er soorten beschreven die weliswaar overwegend allogaam zijn, maar waarbij zelfbevruchting niet strikt onmogelijk is en ook af en toe optreedt. Feekes en Bakker ('54) noemen naast autogamie de relatief goede kansen van aangepast zijn aan "windbestuiving"; door insecten bestoven soorten hebben zeker in "nieuwe" milieus weinig kansen, daar in veel gevallen de insectenflora, indien al aanwezig, aanvankelijk nog arm is aan bloembestuivende soorten. In oudere aride gebieden spelen insecten een grotere rol bij de bestuiving.



Samenvattend worden de voornaamste pioniers gekenmerkt door autogamie en apomixie, waardoor de schadelijke genetische effecten van isolatie worden vermeden en een maximale zaad-opbrengst van goed aangepaste genotypen gewaarborgd is. (Joenje 1978-1). Autogamie mag wellicht worden opgevat als een bescherming tegen te vroeg genetisch vertoon en tegen een te snel "meegaan" met adaptieve optima aan steeds voorbijgaande omstandigheden.

#### 2.1.4 Genetische eigenschappen

Veel, zo niet de meeste pioniers en kolonisten hebben in enig opzicht een speciale genetische "opbouw" die het ze mogelijk maakt zich te verplaatsen naar een andere standplaats of zelfs een andere oecologische niche. Deze genetische eigenschappen zijn volgens Mayr ('65) niet zozeer een kwestie van individuele genen, maar van verschillende cyto-genetische mechanismen, van het hele genotype in al zijn aspecten.

In het algemeen vertonen pioniers en kolonisten een hoge mate van genetische variabiliteit, gecombineerd met het vermogen bepaalde, succesvol gebleken biotypen vast te houden en te vermenigvuldigen.

Analyse van de genetische systemen van bepaalde succesvolle pioniers en kolonisten heeft aangetoond dat hun genetische systemen een compromis zijn tussen het grote recombinatievermogen van soorten met kruisbestuiving en de traditioneel aan zelfbestuivers toegekende stabiliteit. Deze pioniers blijken in staat te zijn hun genetische systeem snel aan te passen door een snelle modificatie van de frequentie van kruisbestuiving, hoeveelheid cross-over en andere factoren die de mate van recombinatie beheersen (Allard '65). Vaak lijken een of enkele van dergelijke genetische evenementen het begin te zijn van een bijzonder "aggressieve" periode van pionieren.

##### 2.1.4.1 chromosomen

Op het niveau van de chromosomen zijn de genetische eigenschappen die vaak bij pioniers en kolonisten worden aangetroffen onder andere de volgende.

Dikwijls hebben pioniers en kolonisten een gereduceerd aantal chromosomen of zijn ze polyploid (vergeleken met verwante soorten die niet in staat zijn tot pionieren). Ze maken dan gebruik van een genetische diversiteit die opgebouwd is op het diploide niveau. Veelal hebben de polyploide (kolonisten-) soorten een oecologisch min of meer "centrale" positie waar ze succesvol zijn in het mobiliseren en recombineren van genetisch materiaal van oecologisch uiteenlopende soorten.

"Echte" pioniers zijn echter veelal diploid. Hun verhoogde mutatie-frequentie wordt weerspiegeld in grote veranderingen in chromosoom-structuur en chromosoom-aantal. Daardoor zijn de nakomelingen zeer verschillend en komen er nogal afwijkende typen voor met betere overlevingskansen of zelfs expansieve kolonisatie-vermogens. De structurele verschillen in de ontwikkelingen van de genomen maken het minder waarschijnlijk dat dergelijke nieuwe typen door hybridiseren zullen verdwijnen.

Ehrendorfer ('65) onderscheidt nog een intermediaire groep van zowel polyploide als diploide, overwegend autogame, soorten die een evolutionaire strategie vertonen die goede pioniers en goede kolonisten kan voortbrengen.

De verschillen tussen deze drie groepen blijken ook tot uiting te komen in de centromeer-positie: bij de polyploide groep liggen de centromeren relatief centraal op het chromosoom, bij de intermediaire groep is de plaats van het centromeer variabel, en in de diploide groep ligt het centromeer verhoudingsgewijs asymmetrisch op het chromosoom.

Samenvattend kan men stellen dat voor pioniers diploidie gepaard aan kruisbestuiving (en eenjarigheid) gunstiger lijkt te zijn, terwijl kolonisten meer gebaat zijn bij polyploidie, eventueel gecombineerd met hybridisatie (en een overblijvende levensvorm).

#### 2.1.4.2 genen

Bij onderzoek van de genen van pioniers en kolonisten bleek er geen relatie te zijn tussen de grootte van een gen en de kans een goede pionier of kolonist te zijn (Stebbins, '65).

Men mag dan ook aannemen dat het vermogen tot pionieren of

koloniseren minder afhankelijk is van een groot scala aan evolutionaire mogelijkheden dan van bepaalde eigenschappen van een gen. Wel is er in de periode van grote expansie een hoge mate van uitwisseling van genen, die overigens meestal na verloop van tijd weer afneemt, waarbij zelfs in van elkaar afgescheiden gebieden aparte "gene-pools" kunnen ontstaan die zorgen voor uiteindelijk volledig verschillende soorten.

#### 2.1.4.3 flexibiliteit

De mogelijkheden van genen en chromosomen samenvattend kan worden gesteld dat het genetisch systeem van pioniers en kolonisten een optimaal evenwicht vertoont tussen flexibiliteit -een hoge mate van variatie die door selectie getest moet worden- en stabiliteit -mogelijkheden voor fixatie en vermenigvuldiging van succesvolle biotypen. De hoge mate van flexibiliteit mag beschouwd worden als zijnde het beste voor zowel het verschijnen als de gelegenheid zich voordoeft (pionieren), als voor een blijvende bezetting van verschillende en complexe habitats (koloniseren). Overigens is het wel een gegeven dat deze flexibiliteit en adaptieve superioriteit alleen gunstig is in min of meer verstoorde milieus. Daar buiten is het succes van pioniers, en in iets mindere mate ook dat van kolonisten, niet meer merkbaar.

#### 2.1.5 Oecologische eigenschappen

##### 2.1.5.1 milieu-eisen

Hoewel pionier- en kolonistenvegetaties als oecologische eenheden beschouwd worden, functioneren ze des te beter, naarmate ze minder bijzondere oecologische eisen stellen. Uiteraard zijn verschillende typen pioniers wel min of meer aangepast aan een bepaald milieu, maar hun specialiteit bestaat juist daarin dat ze met name die oecologische niches bezetten die door extreme omstandigheden en vaak snelle milieuveranderingen gekenmerkt zijn; relatief labiele, open milieus aan het begin van een successie. Kolonisten zijn daarbij in veel gevallen plaatsvervangers voor pioniers: de laatste bezetten veelal de beginnende, meest extreme milieus, terwijl eerstge-

noemde groep domineert in de iets gematigder, reeds enigszins ontwikkelde milieus.

De aard van het te betrekken gebied speelt een belangrijke rol bij het zich vestigen van pioniers. Niet alleen de chemische samenstelling van de bodem en de structuur ervan, maar bij voorbeeld ook het al dan niet aanwezig zijn van dode resten van eerdere vegetaties is bepalend (zij het niet voor de aantallen maar wel) voor de soortenrijkdom aan pioniers, door bij voorbeeld de beschutting die ze kunnen bieden en door de voedingsstoffen die bij hun "opruiming" vrijkomen. Zo bleken op door een vulkaanuitbarsting getroffen gebieden, die waarop nog dode boomstronken aanwezig waren een groter aantal en meer bijzondere pioniers te trekken dan belendende, kale streken. De dichtheid van de zich vestigende pioniers bleek gecorrèleerd aan de dichtheid van de achtergebleven boomstronken (Mueller-Dombois en Smathers '73).

De micro-condities wat betreft water, temperatuur, licht en nutriënten bepalen de dichtheid van de pioniers. Afhankelijk van die condities kunnen de vegetaties zich uitbreiden tot aggregaten of -in uitzonderingsgevallen- tot een gelijkmatig over de oppervlakte verspreid geheel.

Zo ontdekte Doty ('66) dat pionierende algen in een mariene omgeving verschenen in een patroon dat vrijwel gecorrèleerd was aan de chemische samenstelling van het substraat (althans waar deze samenstelling stabiel was ).

#### 2.1.5.2 r- en K-soorten

In 1967 stelden MacArthur en Wilson een theorie voor betreffende twee typen organismen als elkaars tegenpolen in het evolutie-spectrum. Het r- (of r-geselecteerde) type behelst organismen met een te verwachten korte levensduur en aanzienlijke reproductieve prestaties. Het zogenaamde K-type daarentegen bestaat uit de groep organismen waarvan de individuen een lange levensduur hebben en waarbij de hoeveelheid energie en andere opgenomen middelen die aan reproductie ten goede komt klein is. Anders gezegd: r=intrinsic rate of natural increase, dat wil zeggen de potentiële toename van een populatie onder gegeven milieu-condities, is een maat voor de mate waarin de populatie zou toenemen als er geen invloed zou zijn van enige beperkende factor.

K = de verzadigingswaarde, de limiet tot welke een populatie zich kan ontwikkelen maar welke zij niet kan overschrijden. Zo definieert men ook een "r-fase" van een populatie als de fase waarin er sprake is van vrijwel exponentiële groei, bij voorbeeld na een catastrofe of bij het pionieren in nog onbezet gebied. "R-soorten" zijn dan ook de soorten die zorgen voor het exponentiële herstel na een catastrofe of voor de eerste invasie en het begin van een successie op "nieuw" land. De "K-fase" van een populatie is de fase waarin de populatie gevrijwaard is van verdere expansie als gevolg van zijn eigen grootte. "K-soorten" zijn dan soorten waarvan de populaties een groot deel van hun tijd onder stress van de aanwezigheid van buren doorbrengen.

Uit een en ander volgt dat de hier besproken pioniers (en kolonisten in iets mindere mate) behoren tot de "r-soorten", dankzij hun goede verspreidingsvermogen, goede reproductieve prestaties en geringe aandeel in de agressie en uitputting van nutriënten. In dergelijke habitats zijn er geen speciale problemen rond het samenleven van nauwverwante soorten, de grote variatie in aantallen van enkele soorten of in het aantal soorten. Per definitie ontstaan in deze situatie geen problemen rond tekorten aan nutriënten, licht of vocht door de aanwezigheid van andere planten. Wanneer individuele planten zo dicht bij elkaar komen dat ze wederzijds aanspraak op beperkte voorraden <sup>maken</sup> of elkaars ontwikkeling anderszins beïnvloeden, dan nemen de invloed van "r" (intrinsieke natuurlijke groeisterkte) en van de verspreiding op de samenstelling van de gemeenschap af.

Naarmate een milieu voor een pionier of kolonist meer optimaal is, zal dit resulteren in een hogere relatieve toename-snelheid. Dat toch een zuiver voorbeeld van de fase van exponentiële groei zelden wordt waargenomen, is een gevolg van het feit dat slechts zelden geheel "nieuw" land door pioniers bezet wordt. Daarnaast zijn vaak de oppervlakken waar pioniers een geschikt milieu vinden te klein om een overtuigend beeld te geven. Een andere storende factor is in zeer veel gevallen (indirect) de mens: dankzij de steeds groeiende menspopulatie wordt de periode waarin nieuw land ongerept kan blijven liggen steeds korter. In het algemeen zullen "r-selected" soorten als pioniers functioneren van een gebied functioneren, maar ze zullen vrij snel (althans voor een deel)

plaats moeten maken voor meer "K-selected"-soorten.

(Hierbij dient te worden opgemerkt dat de hele strikte scheiding in hetzij K-, hetzij r-selected soorten inmiddels door veel oecologen verlaten is, men neemt aan dat er minstens een intermediaire groep is (Grime '79).)

## 2.2 Beperkende abiotische factoren

Het milieu rond een plant wordt bepaald door verschillende soorten factoren. Harper ('65) onderscheidt twee groepen factoren: "quality-factors" en "supply-factors". Quality-factors zijn dan bij voorbeeld de lengte van het groeiseizoen, de fotoperiodiciteit en de thermoperiodiciteit, dat wil zeggen eigenschappen die al dan niet de noodzakelijke stimuli kunnen geven om een levenscyclus te doorlopen. De aard van deze "quality-factors" bepaalt in hoge mate welke van de binnekomende soorten potentiële vestigers zijn en uit de analogie tussen de klimatologische omstandigheden van de standplaats van de moederplant en die van het te bezetten gebied is voor een belangrijk deel te voorspellen hoe de reactie op de nieuwe "quality-factors" zal zijn.

"Supply-factors" vormen de niet-onuitputtelijke bronnen voor groei zoals licht, water en nutriënten en het welslagen van een nieuw binnengekomen soort kan afhankelijk zijn van de beschikbaarheid van voldoende hoeveelheden ervan.

Grime ('79) daarentegen onderscheidt twee andere categorieën externe factoren die de hoeveelheid plantaardig materiaal in een bepaald gebied beperken. Ten eerste noemt hij stress: verschijnselen die de fotosynthese beperken, zoals licht, water, minerale nutriënten of sub-optimale temperaturen. De tweede categorie factoren wordt aangeduid met de verzamelnaam verstoring: gehele of gedeeltelijke vernietiging van de plantaardige biomassa door activiteit van herbivoren, ziekteverwekkers, de mens (betreden, bewerken) en fenomenen als wind, vorst, uitdroging, bodemerosie en vuur.

Elke plantensoort heeft een eigen strategie ontwikkeld om zo nodig aan bovenstaande invloeden het hoofd te kunnen bieden. Met name pioniers en kolonisten vertonen, door hun grote algehele flexibiliteit, een groot aanpassingsvermogen. Deson-

danks zijn er uiteraard ook voor deze groepen beperkende factoren, waarvan in het onderstaande enkele aspecten besproken zullen worden.

Volens Joenje ('78-1) kan nog gesteld worden dat in de eerste fase van een pioniervegetatie de aanwezigheid van diasporen de beperkende factor is. In de tweede fase is er een overvloed aan diasporen, waardoor de veranderingen in de vegetatie tot stand komen door diverse uitwendige factoren. Het lijkt daarbij zo te zijn dat de soort met de grootste kans op succes die is, welke beslag weet te leggen op plaatsen waarvan de beperkte hoeveelheid beschikbaar "materiaal" uitgeput kan worden.

### 2.2.1 Water

Water kan op twee manieren een beperkende factor zijn voor plantengroei, door een (te) grote of (te) geringe beschikbare hoeveelheid, maar het laatste geval doet zich verreweg het meeste voor. Slechts in het geval van (weer) onderstromen van land (door wat voor oorzaak dan ook) zal water een vernietigende invloed op de vegetatie hebben daar met name de meeste hogere planten niet kunnen leven in een met water verzadigd milieu. Daardoor is ook het aantal soorten dat zich bijvoorbeeld op zeestranden kan ontwikkelen erg klein, mee gezien het feit dat met de variatie in waterpeil ook de temperatuur en het zoutgehalte aan wijzigingen onderhevig zijn. Het wad en de zich daaruit ontwikkelende kwelder zijn in zeker opzicht minder extreem: de bodem kan door bijmenging met slib enerzijds beter water vasthouden, zodat hij een wat gelijkmatiger temperatuur en zoutgehalte heeft dan het strand, anderzijds is ook het oppervlak minder in beweging.

Veel vaker echter zal er sprake zijn van een tekort aan water als beperkende factor voor plantengroei. Vrijwel alle plantensoorten hebben in elk geval vocht nodig om hun zaden tot ontkieming te laten komen, en ook voor de fotosynthese is water nodig. In aride gebieden, zowel warme als koude, treft men dan ook pioniers aan die over aanpassingen tegen uitdroging beschikken. Deze aanpassingen zijn dikwijls zeer specifiek:

Went en Westergaard ('49) toonden bij voorbeeld aan dat er in het gebied rond de Dead Valley (de meest extreme woestijn in de V.S.) duidelijk verband bestond tussen de hoeveelheid

regen en de temperaturen onmiddellijk na die regen en de plantensoorten die tot kieming en ontwikkeling kwamen. Daardoor blijkt wel dat specifieke aanpassingen inzake de kieming een grote overlevingswaarde voor planten kunnen betekenen. Daarnaast moeten ook de volwassen individuen aangepast zijn aan droogte, hetgeen zich veelal uit in de morfologie. Ook fysiologische aanpassingen zijn noodzakelijk, waaronder een hoge mate van tolerantie ten aanzien van variabele osmotische waarden.

### 2.2.2 Temperatuur

Zowel extreem hoge als extreem lage temperaturen spelen een rol bij het al dan niet ontstaan van een vegetatie. Daarbij is veelal niet alleen de temperatuur zelf belangrijk, maar ook andere abiotische factoren die er mee in verband staan (met name de hoeveelheid beschikbaar vocht). Bovendien wordt ook de structuur van het protoplasma door temperatuurveranderingen beïnvloed, zoals onder andere blijkt uit het verschijnsel vernalisatie. In enkele woestijnen is aangetoond dat ook voor de daar voorkomende (winter-) annuellen vernalisatie vereist is, hoewel het in andere gevallen niet aantoonbaar was en er soms alleen sprake was van een kwantitatieve respons op lagere temperaturen. (Goodall '79)

In elk geval is het zo dat extreem hoge temperaturen plantaar- dig leven onmogelijk kunnen maken (onder andere doordat de verdamping vele malen sneller gaat dan er water kan worden opgenomen), en extreem lage temperaturen eveneens (ondermeer doordat de verdamping doorgaat hoewel er geen water in opneembare vorm aanwezig is).

### 2.2.3 Licht

Planten hebben licht nodig voor de fotosynthese. Wanneer er (tijdelijk) onvoldoende licht beschikbaar is, zal de fotosynthese stilstaan. Behalve milieus met een permanente beperkte hoeveelheid licht (rotsspletten) zijn er omstandigheden waaronder tijdelijk de hoeveelheid licht verminderd is. Men denke



hierbij bij voorbeeld aan de poolstreken, maar ook aan gebieden waar door de aanwezigheid van een bladerdek van andere, hogere vegetatie, vlak bij de oppervlakte weinig of geen licht meer doordringt.

De pioniers van rotsspleten en vergelijkbare milieus zullen, naast eventuele andere aanpassingen, het vermogen moeten bezitten om met een minimale hoeveelheid licht hun levenscyclus te volbrengen. Evenals bij de andere beperkende abiotische factoren zal er een niveau zijn, waarop nog juist plantaardig leven mogelijk is, maar zodra dat niveau niet meer bereikt wordt, zullen ook de pioniers het laten afweten.

Dikwijls zijn de pioniers van (rotsen en )rotsspleten algen of lichenen, die -daar zij veelal het vermogen hebben kalk op te lossen- het substraat voorbereiden voor hogere planten.

De eerste hogere planten die, dankzij het voorbereidende werk van algen en lichenen, zich in de eerste aarde die in de rotsspleten is gevallen kunnen vestigen zijn bij voorbeeld varens, grassen en succulenten (bij voorbeeld Sedum-soorten).

In het algemeen kan gezegd worden dat onder zeer donkere omstandigheden de verschijningsvorm van de planten klein zal zijn of juist erg uitgegroeid, en dat de bladeren veelal schubvormig zullen zijn (zie verder hoofdstuk 3).

#### 2.2.4 Nutriënten

De hoeveelheid en de aard van de minerale nutriënten van een standplaats bepalen in sterke mate welke soorten planten daar kunnen gedijen. Zo zullen bij voorbeeld de pioniers van kwelders en polders in voorheen zoute gebieden zeer halotolerant moeten zijn. De mate van ontzilting van een bepaald gebied zal (mede) bepalen welke soorten in aanmerking komen om zich daar als eerste te vestigen. Zo beschrijft Joenje ('78-1) een aanvankelijk exponentiële toename van grassen in zanderige gebieden in de Lauwersmeerpolder, maar de verdere verspreiding verliep erg traag, kennelijk (o.a.) onder invloed van de trage ontzilting.

De aanwezige minerale nutriënten moeten ook toegankelijk zijn: het zich niet vestigen van hogere planten op kale rotsen is zeker mee een gevolg van het feit dat ze niet over het vermogen beschikken het gesteente op te lossen en daarmee potenti-

eel aanwezige mineralen te benutten.

In de literatuur wordt meestal melding gemaakt van ernstige stress ten gevolge van minerale nutriënten-tekorten in de gevallen van fosfor en stikstof, maar ook van algemene, dat wil zeggen niet nader gedefiniëerde, aanzienlijke nutriënten-stress. Hoewel de soort pionier die zich vestigt op onder nutriënten-stress gelegen terrein afhankelijk is van bij voorbeeld geografische plaats en locale factoren als bij voorbeeld grondsoort, kunnen toch algemene morfologische kenmerken voor dergelijke pioniers opgemerkt worden. In het algemeen zal men slechts kleine exemplaren aantreffen, met een erfelijk vastgelegde trage groeisnelheid (Grime '79).

### 2.3 Veranderingen in pioniervegetaties

In zeer veel gevallen zal de invloed van een pioniervegetatie op het milieu waarin zij is terechtgekomen van dien aard zijn dat zij zich zelf als het ware verdrijft: doordat er planten groeien zullen de omstandigheden voor andere planten minder extreem worden. De diepte van de bruikbare bodem neemt toe, evenals de hoeveelheid organische bestanddelen als ook het aantal gedifferentieerde lagen. Onder invloed hiervan kunnen hoogte, biomassa en het aantal lagen van de vegetatie toenemen. Zo zullen er aanvankelijk vaak alleen algen en lichenen op het bodemoppervlak leven, maar door hun aanwezigheid en activiteit ontstaat echter ook langzamerhand een milieu voor mossen, varens en zaadplanten.

Vaak wordt er bij een "nieuwland-begroeiing" het volgende onderscheid gemaakt:

eerste fase: migratie, aanvoer van diasporen

tweede fase: vestiging, kieming en ontwikkeling - is geslaagd als planten zich generatief dan wel vegetatief kunnen uitbreiden en handhaven

derde fase: concurrentie, treedt op zodra planten dicht genoeg bijeen groeien om elkaar te kunnen beïnvloeden

vierde fase: successie, vervangen van (delen van) de ene populatie door(een)andere .

In de werkelijk extreme milieus van bij voorbeeld woestijn- en arctische gezelschappen komen weinig of geen uitgebreide opeenvolgingen van soorten en levensvormen voor.

### 2.3.1 Successie

Naast bovengenoemde oorzaak voor successie (interactie en concurrentie) kunnen ook migratie en vestiging aanleiding tot progressieve veranderingen in een plantenpopulatie zijn. Met het toenemen van de dichtheid (en dus van interactie en concurrentie) ziet men een overgang van "r-geselecteerde" naar "K-geselecteerde" soorten. Het zich al dan niet kunnen handhaven van een bepaalde soort is afhankelijk van zijn grotere of kleinere plasticiteit om op deze veranderingen te kunnen reageren. Een organisme kan op twee wijzen reageren tijdens een successieserie: a) reageren op de selectiedruk die door opvolgers in de successie op hem gelegd wordt en zich daardoor langer gedurende de successieserie handhaven, of b) mechanismen ontwikkelen om uit de successieserie te ontsnappen en nieuwe geschikte gebieden te ontdekken en te koloniseren (Harper '77).

Veelal zal (op voorwaarde dat het beschikbare terrein niet al te klein is) alleen in het eerste jaar van de vegetatieontwikkeling de verdeling van de individuen volkomen at random plaatsvinden. Gezien het vaak snel ontstaan van aggregaten rond de moederplant zullen reeds in het tweede jaar intraspecifieke interacties optreden.

Hoewel de successie in een vegetatie op voorheen kale bodem vaak zeer karakteristiek verloopt: van eenvoudig en soortenarm naar steeds complexer en soortenrijker, mag deze "regel" niet te algemeen genomen worden. Volgens Braun-Blanquet ('64) kunnen bij voorbeeld zelfs bomen al in het eerste vestigingsstadium verschijnen - voorwaarde is slechts dat er omstandigheden zijn waarin de kiemplanten kunnen overleven. Desalniettemin wordt zeer vaak melding gemaakt van blauw- of/en groenwieren als eerste pioniers, en pas veel later komen dan zaadplanten. Binnen die zaadplanten wordt zelden een succesievolgorde beschreven. Eber ('73) beschrijft over drooggevallen gebiedjes rond Berlijn dat aanvankelijk zomerannuellen zich vestigden, later winterannuellen en tenslotte pas overblijvende soorten.

Successie zal dus veelal het lot zijn van pioniervegetaties. De wijze waarop en het tempo waarin zullen van milieu tot milieu verschillen, wellicht zelfs van standplaats tot standplaats, afhankelijk van de wijze en het tempo van de zich vol-

trekkende veranderingen.

### 2.3.2 Blijven pioniers altijd pioniers?

Een voor de hand liggende vraag is wat er in de loop van de tijd met pionier(vegetatie)s gebeurt. Blijven ze altijd pionieren en verlaten ze dus een bepaald gebied na verloop van tijd (wanneer er bij voorbeeld kolonisatie optreedt waarbij concurrentie een rol gaat spelen)?

Ten tweede kan men zich afvragen of pioniers ooit in de loop van de evolutie hun vermogen tot pionieren verliezen en zo ja, onder welke omstandigheden dat dan gebeurt.

Volgens Mayr ('65) gebeurt dit vrij vaak. Een soort kan zich gedurende een bepaalde periode bijzonder actief en over grote afstanden verspreiden om daarna dit vermogen weer kwijt te raken. Hierbij gaat dan soms zelfs de soort gedeeltelijk te gronde, of trekt zich terug in enkele van elkaar afgescheiden gebieden.

Het is daarentegen ook mogelijk dat pionierende soorten zich nooit kunnen handhaven in een gemeenschap met een hoge mate van interactie en concurrentie. In dergelijke gevallen zullen ze steeds het veld ruimen en zich zo mogelijk verplaatsen naar andere gebieden waar een dergelijke activiteit (nog) ontbreekt. Tüxen ('73) noemt dergelijke soorten permanent zwervende of permanente pioniers.

Daarnaast kan men zich ook een intermediair tussen deze twee uitersten voorstellen: soorten die weliswaar in staat zijn zich onder concurrentiedruk te handhaven, maar waarvan de diasporen het vermogen behouden zich te vestigen in nieuwe gebieden, waar interacties met andere individuen of soorten(nog) niet aan de orde zijn. Houdt men zich strikt aan de definitie van pioniers als voortrekkers dan zullen formeel de pioniers die in staat zijn zich in een milieu vol interacties te handhaven niet meer als zodanig aangemerkt mogen worden - ook al blijven hun diasporen het vermogen tot echt pionieren in zich houden. Hieruit volgt dan weer, dat het nauwelijks mogelijk is zich strikt aan een volledige scheiding van pioniers en kolonisten te houden.

### 3. PIONIERSTRATEGIEËN VOOR VERSCHILLENDE VORMEN VAN STRESS

Pioniers en kolonisten kunnen als zodanig functioneren dankzij het feit dat ze over allerlei typen aanpassingen beschikken. In het bovenstaande is reeds het een en ander beschreven over de verschillende vormen van stress waaraan pioniers en kolonisten zich hebben moeten aanpassen, en in dit hoofdstuk zal nader worden ingegaan op de verschillende strategieën die voorkomen als aanpassing aan diverse standplaatsen van pioniers, en kolonisten.

Hoewel het woord stress zeer veel gebruikt wordt (en ook hierboven reeds enige malen werd toegepast) wordt zelden een duidelijke definitie gegeven. Grime ('79) definieert stress als: "De uitwendige dwang die de mate van droge stof-productie van een gehele of gedeeltelijke vegetatie beperkt". Hij komt daarmee tot vormen van stress die samenhangen met tekorten (of overmaat) aan: zonne-energie, water en minerale nutriënten of enige combinatie van deze factoren. Iedere plantensoort (en zelfs elk genotype) kan een eigen speciale strategie hebben ten aanzien van deze verschillende vormen van stress. Die strategieën worden volgens Ranwell ('72) bepaald door de verscheidenheid aan milieus waarin een soort kan overleven. In dit verband zijn met name de strategieën in de zogenaamde niet-productieve (droge, extreem donkere of nutriënten-arme) milieus van belang, daar men in die gevallen te maken zal hebben met pioniers en kolonisten omdat er in dergelijke milieus weinig gelegenheid is voor periodieke veranderingen of morfo-genetische reacties van een plant om te voorzien in mechanismen om stress te vermijden. Men zal daar dan ook voornamelijk soorten aantreffen die in staat zijn de meest voorkomende vormen van stress in dat milieu te weerstaan. De stress-tolerante soorten omvatten een enorm divers assortiment mechanismen als aanpassingen aan de specifieke vormen van stress.

In het volgende zullen de specifieke aanpassingen aan enkele belangrijke typen stress besproken worden.

#### 3.1 Stress-tolerantie in aride gebieden

Aride gebieden worden meestal gedefinieerd als streken waar de potentiële verdamping groter is dan de gemiddelde jaarlijkse neerslag.

In feite zijn er twee typen aanpassing aan droogte: a) het vermijden ervan en b) tolerantie. Daarmee hangen twee verschillende levensvormen samen. Hoe meer aride een gebied is, des te groter wordt het percentage annuellen in de vegetatie. De droogte-tolerante soorten daarentegen zijn overwegend overblijvende planten. Bij de annuellen ligt de meeste nadruk op selectie ten aanzien van de kieming en heterogeniteit van de zaadpopulatie. Bij soorten die deze aanpassingen vertonen neemt men aan dat het reproductieve vermogen niet door een enkele vestigingspoging raakt uitgeput, omdat er nog kans is op succesvolle reproductie bij een volgende poging (zie ook 2.1.2.5). Na de eerste kieming sterft een aantal kiemplanten af omdat hun wortels niet kunnen doordringen tot voldoende vocht, en een relatief klein gedeelte wordt opgegeten door herbivoren. Er is geen aanwijzing dat er zaailingen zouden sterven door intra- of interspecificke concurrentie, in tegendeel, alle kiemplanten in een bepaald gebied groeien vrijwel even snel en bieden een opmerkelijk gelijkmatig beeld (Goodall '79).

Onder de meest extreme woestijnomstandigheden is er weinig plantengroei. In veel jaren valt er zo weinig regen, dat er nauwelijke genoeg is voor de kieming van de annuellen en deze produceren dan meestal juist genoeg zaad om het gekiemde te vervangen. Van aanzienlijk belang is hierbij dat de zaden uit de meest aride gebieden het langst kiemkrachtig blijven, temeer daar zaden gevormd onder hoge vocht-stress, significant lagere kiemingspercentages blijken te hebben dan zaden die niet onder dergelijke extreme omstandigheden gevormd zijn.

In het algemeen is het van groot belang voor de reproductie van eenjarige planten dat er gedurende de hele levenscyclus enig vocht ter beschikking is.

Disseminatie in aride gebieden valt volgens Goodall ('79) uiteen in twee groepen: 1) sterke verspreiding van dikwijls grote aantallen zaden om daarmee een groot aantal potentiële vestigingsplaatsen te bereiken, 2) een beperkte verplaatsing van het zaad en daarmee een grote kans op succes daar juist de vorming van zaad het bewijs is van de goede kwaliteit van de standplaats.

Bij de overblijvende xerofyten is de vegetatieve plant aangepast aan het leven in een periode waarin zeer weinig vocht ter beschikking is. Overblijvende kruidachtige planten vormen een relatief klein deel van de vegetatie; het meest worden nog

sclerofyllen aangetroffen: planten met kleine, harde bladeren die ook in het droge seizoen behouden blijven.

Het is gebleken dat onder omstandigheden met grote uitstraling en een beperking van de transpiratie door sluiting van de huidmondjes, kleine bladeren warmte beter kunnen verwerken dan grote. Bovendien kunnen planten die hun bladeren behouden in perioden van voldoende vochtigheid direct weer actief gaan produceren, omdat hun bladoppervlak optimaal gebleven is.

De sterkste xerofyten zijn de succulenten: planten met de mogelijkheid water op te slaan in dikke bladeren, stengels en wortels. Gedurende droogte-perioden vindt geen wateropname plaats, maar direct na regen worden bijzonder snel kleine, kortlevende wortels gevormd om veel vocht op te kunnen nemen. Ook het metabolisme in succulenten is op bijzondere wijze aangepast: er vindt alleen gaswisseling plaats in de nachten, overdag blijven de stomata gesloten. 'sNachts wordt koolzuur opgeslagen in de vorm van organische zuren, welke overdag worden omgezet in  $\text{CO}_2$  ten behoeve van de fotosynthese.

Veel van de overblijvende xerofyten komen nooit tot bloei. Bloei is namelijk niet alleen afhankelijk van de hoeveelheid beschikbaar vocht, maar ook van de fotoperiodiciteit en de temperatuur en de interactie van die twee. Zowel thermo-inductie als foto-inductie van de bloei van vele soorten woestijnplanten hebben een facultatief karakter. Dit heeft als voordeel dat het de plant in staat stelt gespreid over lange tijd tot bloei te komen, mits er tevens voldoende vocht ter beschikking is. Een plant kan met bloeien op drie manieren reageren op milieu-condities: ten eerste door pas in bloei te komen wanneer de controlerende factor een bepaalde drempelwaarde overschrijdt, ten tweede een meer "kwantitatieve" reactie waarbij de mate van bloei verandert naarmate de controlerende factor verandert, en ten derde komt ook de combinatie van deze twee manieren voor: zodra een bepaalde drempelwaarde is overschreden wordt de reactie **kwantitatief**.

Wanneer een plant niet over speciale aanpassingen aan droogte in zijn bloei beschikt, zal vocht-stress de bloei uitstellen (of verhinderen) en daarmee de reproductie verminderen.

### 3.2 Stress-tolerantie in arctische en alpiene gebieden

In arctische en alpiene gebieden, waar lage temperatuur de belangrijkste stress-factor is, worden veelal laagblijvende, vaak kussenvormige en kleine planten aangetroffen. De adaptieve betekenis van een kleine verschijningsvorm ligt ten dele in een bescherming tegen koude en winden en waarschijnlijk ten dele in het feit dat daarmee grote delen van de plant worden beschermd tegen uitdroging door sneeuwbedekking in de periode dat wateropname via de wortels in verband met vorst onmogelijk is. Overigens is het ook zo dat de productiviteit in dergelijke gebieden in het algemeen zo laag is, dat er onvoldoende geproduceerd wordt om grote planten te kunnen vormen. Er komen dan ook zeer weinig eenjarige soorten voor. Een opvallend verschijnsel in de arctische en alpiene flora is verder het grote aandeel van de groenblijvende soorten. Dit levert als groot voordeel dat niet elk jaar eerst "geïnvesteed" moet worden in een volledig nieuw fotosynthese-apparaat, waardoor de relatief korte periode waarin fotosynthese kan plaatsvinden optimaal benut kan worden. Het komt dan ook vaak voor dat alpiene groenblijvende planten later nieuwe bladeren gaan vormen dan bladverliezende planten onder dezelfde omstandigheden. Bovendien kunnen de bladeren van groenblijvende planten worden gebruikt als opslagplaats voor wintervoorraden. Bladeren van arctische en alpiene planten zijn vaak klein en schubvormig of vertonen succulentie om verdamping tegen te gaan. Ook viltige beharing om verdamping en afkoeling te vermijden en warmte op te nemen worden er vaak aangetroffen. De allereerste bewoners en dus de echte pioniers van de meest extreme arctische en alpiene gebieden zijn korstmossen. Zij kunnen temperaturen tot  $-196^{\circ}\text{C}$  zonder schade doorstaan, maar ook op door felle zon beschenen, kurkdroge, waarschijnlijk door voldoende dauw genoeg vocht ontvangende plaatsen is nog een acceptabel milieu voor korstmossen. Al vanaf  $-24^{\circ}\text{C}$  zijn lichenen in staat tot fotosynthese, waardoor juist deze planten de ideale bewoners van de uiterste alpiene toppen en arctische koude zijn.

Zaadproductie behoort in de alpiene en arctische streken tot de uitzonderingen, de periode waarin dit zou kunnen gebeuren is veel te kort. Vele van de op zich al vaak langlevende overblijvende soorten zijn echter wel in staat tot vegetatieve



vermenigvuldiging, waarmee toch de reproductie en het in stand houden van soort en vegetatie zoveel mogelijk gewaarborgd is.

### 3.3 Stress-tolerantie in gebieden met lage lichtintensiteiten

De oorzaken van het beschikbaar zijn van geringe hoeveelheden licht liggen (vrijwel altijd) niet direct in fysische, klimatologische verschijnselen, maar in de aanwezigheid van een dik bladerdek van hogere vegetatie. Daarmee hangt samen het feit dat er tegelijk met licht-stress ook vaak andere vormen van stress een rol spelen: nutriënten-tekorten of hoge temperaturen (namelijk in warme zomers in gematigde gebieden), eventueel nog gecombineerd met hoge vochtigheidsgraden (namelijk in sub-tropische of tropische gebieden). Het is daarom niet altijd met zekerheid te zeggen of gevonden aanpassingen aan licht-stress niet tevens een aanpassing zijn aan andere stress-factoren.

In dichte kruidachtige vegetaties is de beste aanpassing het vermogen tot concurrentie om licht door het tot grotere hoogte uitstrekken van bladeren. In het geval van weinig licht onder het bladerdek van grote bomen is een aanpassing van het vermogen tot schaduw-tolerantie belangrijker.

Het blijkt (Grime '79) dat schaduw-tolerante soorten relatief lage respiratie-snelheden vertonen en in de stomata blijken veranderingen ten gevolge van de lichtintensiteit snel plaats te vinden. Hierdoor wordt ten eerste het verlies van respiratie-producten door verminderde ventilatie verhinderd en ten tweede kunnen hierdoor zelfs korte perioden van gunstiger lichtcondities worden benut. Het lijkt dus zo te zijn dat natuurlijke selectie in diepe schaduw eerder gepaard gaat aan de ontwikkeling van mechanismen om energie vast te houden dan van mechanismen waarmee de hoeveelheid opgenomen energie kan worden vergroot. Wat betreft levensvorm zijn schaduw-tolerante soorten meestal altijd-groene, overblijvende planten. Bloei en zaadproductie zijn zeldzame verschijnselen onder sterke schaduw-condities, de reproductie is dan ook overwegend vegetatief.

### 3.4 Stress-tolerantie in gebieden met nutriënten-tekorten

Nutriënten-tekorten kunnen het gevolg zijn van de aard van de habitat, maar ook van het geïncorporeerd zijn van weliswaar aanwezige nutriënten in levende of levenloze delen van de biomassa ter plekke.

Om te kunnen overleven in een habitat met een tekort aan een of enkele nutriënten, moet een plant niet alleen zijn aangepast aan die geringe beschikbaarheid, maar ook aan andere, min of meer ermee samenhangende factoren.

Het meeste onderzoek aan "onvruchtbare" bodems is gedaan in gebieden met grote nutriënten-tekorten, in het bijzonder tekorten aan fosfor en stikstof.

Afgezien van extra, locale aanpassingen, vertonen nutriënten-tekortetolerante soorten een opvallende reductie in formaat. Bij de grassen worden voornamelijk smalbladige, polvormende soorten gevonden en van de dicotylen is een groot deel kruipend of rozetvormig. Indien zich houtige vegetatie kan ontwikkelen, blijven de soorten beperkt tot kleine (dikwijls naald-) bomen of sclerofylle struiken. Daarnaast blijken veel soorten over een erfelijk vastgelegde zeer lage groeisnelheid te beschikken. Grime ('79) concludeert dan ook dat natuurlijke selectie in gebieden met geringe beschikbare hoeveelheden nutriënten heeft geleid tot de ontwikkeling van soorten en oecotypen die een geringe aanspraak maken op de minerale reserves van de bodem. De planten zullen veelal een lage droge stof-productie hebben met als kennelijk voordeel een grote kans op overproductie en dus gelegenheid tot opslag van reserves in het gunstige seizoen. De bladeren van de, overwegend altijd-groene, planten van nutriënten-arme gebieden leven relatief lang waardoor er een beperkte uitwisseling van nutriënten tussen plant en bodem kan zijn en daarmee een geringe kans op verlies van minerale nutriënten door uitloging of opslag in andere organismen. In het algemeen mag men dan ook aannemen dat de belangrijkste aanpassing aan het leven in nutriënten-deficiënte gebieden is een beter bewaren en optimaler benutten van nutriënten en niet een vergroting van de snelheid en mate van opname van nutriënten.

Samenvattend kan men dan ook stellen dat alle planten die aangepast zijn aan een leven onder stress-condities relatief lang leven en een aantal kenmerken vertonen die weliswaar in

detail verschillend, in principe vergelijkbare aanpassingen vertegenwoordigen die hen in staat stellen zich te handhaven in omstandigheden waarin de productie beperkt is.

#### 4. GEBRUIK VAN PIONIER-VEGETATIES DOOR DE MENS

Van het verschijnsel pioniervegetatie en met name van sommige eigenschappen ervan, is en wordt soms door de mens gebruik gemaakt. Men denke hierbij bij voorbeeld aan het bewust toepassen van kappen en branden in de primitieve landbouw, waarbij de op deze wijze nieuw ontstane milieus nieuwe mogelijkheden bodem. Ook het planten van bij voorbeeld lupinen in N-arme bodems teneinde tot stikstofverrijking te komen door de activiteit van de Rhizobium-bacterie is een voorbeeld van gebruik maken van pioniers.

In woestijnen maakt(e) men gebruik van de spaarzaam aanwezige pioniervegetatie in verband met de watervoorziening: daar waar planten groeien moet (althans af en toe) water beschikbaar zijn en door de vegetatie is er vaak een iets gunstiger micro-klimaat. Bovendien vormden de planten zelf in geval van nood ook, door het in hun bladeren, stengels of wortels opgeslagen vocht, een potentieel waterdepôt.

Tegenwoordig maakt men gebruik van pioniers bij bij voorbeeld het bevorderen van duinvorming: door aanplant van helmgras - van nature een pionier van de zeereep- wordt gebruik gemaakt van het vermogen van deze plant om door middel van zijn omvangrijke wortelstelsel zand vast te houden.

Ook wordt gebruik gemaakt van de eigenschappen van pioniers bij het in cultuur brengen van nieuw gevormd land (polders): weliswaar laat men de natuurlijke vegetatie zich niet volledig ontwikkelen (althans meestal niet), maar door kennis van de eigenschappen van pioniers kan men die soorten inzaaien die bijdragen kunnen leveren tot het voor cultuur-doeleinden geschikt maken.

Diverse soorten pioniers worden gebruikt als voedsel, hetzij voor dieren (o.a. diverse soorten zoutminnende pioniers), hetzij voor de mens (bij voorbeeld rijst).

Tenslotte zal ook indirect en veelal onbewust van pioniers en kolonisten gebruik gemaakt worden, bij voorbeeld daar waar men op grond van het verschijnen van bepaalde soorten planten conclusies trekt over veranderingen in het milieu die hebben plaats gevonden of die bezig zijn zich te voltrekken.

## Geraadpleegde literatuur

- Abrahamse, J. et al. '76: Waddenzee. Land.Ver.tot Beh.v.d. Waddenzee.Harlingen;Ver.tot Beh.v.Natuurmonumenten in Ned.,.
- Allard,R.W. '65: Genetic systems associated with colonizing ability in predominantly self-pollinated species. In: Baker, H.G. '65.
- Baker, H.G. '65: The genetics of colonizing species. Acad.Press New York and London.
- Bakker, D. '70: Inleiding tot de plantenoecologie 1. Lab.voor Plantenoecologie, Haren (Gn).
- Beeftink, W.G. '55: Tien jaar botanisch-oecologische verkenningen langs het Veerse Meer. In: Natuur en Landschap 25.
- Braun-Blanquet, J. '64: Pflanzensoziologie. Springer Verlag Wien-New York.
- Doty, M.S. '66: Contrast between the pioneer populating processes on land and shore. In: Bull.So.Calif.Acad.Sci.'66 175-194
- Eber, W. '73: Vegetationsentwicklung auf trockengefallenem Schlamm von Westberliner Kleingewässern. In: Schmidt, W. '73
- Ehrendorfer, F. '65: Dispersal Mecanisms, Genetic systems and colonizing abilities in some flowering plant families. In: Baker, H.G. '65.
- Elven, R. en Ryvarden, L. '75: Dispersal and primary establishment of vegetation. In: Ecol.Studies 16 (Ed. F.E. Wielgolaski) Springer Verlag Berlin Heidelberg New York.
- Feekes, W. '36: De ontwikkeling van de natuurlijke vegetatie in de Wieringermeerpolder. In: Ned. Kruidk. Arch. 46-1
- Feekes, W. en Bakker, D. '54: De ontwikkeling van de natuurlijke vegetatie in de N.O.P. Van zee tot land 6. Tj. Willink Zwolle
- Friedrich, G. '73: Entwicklung der Makrophytenvegetation in einem neuentstandenen Gewässer. In: Schmidt, W. '73.
- Goodall, D.W. en Perry, R.A. '79: Arid-land ecosystems vol.1. Cambridge University Press, Cambridge New York Melbourne.
- Grime, J.P. '79: Plant strategies and **vegetation** processes. Wiley and Sons. London
- Harper, J.L. '65: Establishment, agression and cohabitation in weedy species. In: Baker, H.G. '65.
- Harper, J.L. '77: Population biology of plants. Acad.Press London.
- Joenje, W. '74: Production and structure in the early stages of vegetation development in the Lauwerszee-polder. In: Vegetatio 29.
- Joenje, W. '77: Koloniserende plantensoorten in de Lauwerszee-polder In: Contactblad voor Oecologen. 13<sup>e</sup> jaargang nr.2
- Joenje, W. en During, H.J. '77: Colonisation of a desalinating Wadderpolder by bryophytes. In: Vegetatio 35
- Joenje, W. '78-1: Plant colonization and succession on embanked sandflats. (diss.) Rijksuniv. Groningen.
- Joenje, W. '78-2: Migration and colonization by vascular plants in a new polder. In: Vegetatio 38.
- Mayr, E. '65: Summary of the proceedings of the first international union of biological sciences symposia on general biology. In: Baker, H.G. '65.
- Mueller-Dombois, D. en Smathers, G.A. '73: Sukzession nach einem Vulkanausbruch auf der Insel Hawaï. In: Schmidt, W. '73.
- Pijl, L.v.d. '72: Principles of dispersal in higher plants. Springer Verlag, Heidelberg.
- Ranwell, D.S. '72: Ecology of salt marshes and sand dunes. Chapman and Hall, London.
- Schmidt, W. '73: Sukzessionsforschung. J.Cramer in der A.R.Ganter Verlag Kommanditgesellschaft FL-9094 VADUZ

- Starker Leopold, A. e.a. '62: De woestijn. (parool/Life Natuurserie)  
N.V. Het Parool Amsterdam.
- Stebbins, G.L. '65: Colonizing species of the native California  
Flora. In: Baker, H.G. '65.
- Strasburger, E. et al. '71: Lehrbuch der Botanik. Gustav Fischer  
Verlag Stuttgart.
- Tüxen, R. '73: Dauer-Pioniergesellschaften als Grenzfall der Initial-  
gesellschaften. In: Schmidt, W. '73.
- Walther, H. '62: Die Vegetation der Erde in ökologischer Betrachtung.  
V.E.B. Gustav Fischer Verlag Jena.
- Went, F.W. '48: Ecology of desert plants I. In: Ecol. 29 242-253
- Went, F.W. '49: Ecology of desert plants II. In: Ecol. 30 1-13
- Went, F.W. en Westergaard, M. '49: Ecology of desert plants III. In:  
Ecol. 30.
- Westhoff, V. en den Held, A.J. '69: Plantengemeenschappen in Neder-  
land. W.J. Thieme en Cie, Zutphen.
- Westhoff, V. et al. '70: Wilde Planten (deel I). Ver. tot Beh. v.  
Natuurmonumenten in Nederland.
- Whittaker, R.H. '78: Communities and ecosystems. MacMillan Publishing  
Co. Inc. New York