

Over 'eenjarige' en 'tweejarige' planten

P.G.L. Klinkhamer, T.J. de Jong en E. van der Meijden
(Vakgroep Populatiebiologie, Leiden)*

Inleiding

'Het determineren van planten met behulp van een tabel die vraagt naar één- of meerjarigheid der planten moet als een tijdrovende bezigheid worden beschouwd', aldus een stelling van S.A.L.M. Kooyman, toegevoegd aan diens dissertatie in 1977. De betekenis van de stelling is duidelijk: het is moeilijk in het veld voor determinatiedoeleinden gebruik te maken van eigenschappen die met de levensduur samenhangen. Dat wordt nog bemoeilijkt door het feit dat veel soorten die als een- of tweejarig te boek staan zich in veel gevallen niet als zodanig gedragen.

Dit is echter slechts een van de motieven om in dit artikel aandacht te vragen voor de begrippen een- en tweejarigheid.

Al in 1966 wees D. Bakker (Bakker c.s., 1966) op de onvolkomenheid van de indeling van de kortlevende plantensoorten die in hun leven slechts eenmaal tot reproductie komen (*hapaxanten* of *monocarpes*). Hij liet zien dat we met een zeer heterogene groep te maken hebben waarbij de levenscyclus kan variëren van 1,5-4 maanden bij de efemere eenjarigen tot niet twee, maar vele jaren bij enkele van de zogenaamde 'tweejarigen', zoals *Senecio jacobaea*, *Daucus carota* en *Silene pratensis* (= *Melandrium album*). In een voorlopig levensvormensysteem onderscheidt hij elf groepen op grond van een drietal kenmerken: het stadium waarin de winter wordt doorgebracht, de aanwezigheid van aangeboren kiemrust en vernalisatie als bloeivoorwaarde.

De toenemende stroom van plantenoecologische publikaties uit de jaren zeventig en tachtig maakte het ongelukkige van het gebruik van de termen een- en tweejarigheid steeds duidelijker. In 1977 schreef Harper in zijn standaardwerk over de populatiebiologie van planten over de twee groepen: 'The study of the population biology of annual and biennial species immediately reveals that the traditional classification of the group is unsatisfactory and a more subtle method for describing the continuum of life cycle strategies that are represented amongst short-lived plants is clearly needed. We need a methodology for the quantitative description and comparison of what has previously been part of anecdotal natural history.' Hij kende het stuk van Bakker, dat daar zo'n goede aanzet voor gaf, kennelijk niet.

Een van de belangrijkste zaken die de indeling verwarren is het vermogen van veel soorten – veel meer dan Bakker vermoedde – om langer te leven dan hun groepsnaam suggereert. Veel een- en tweejarigen kunnen bloei-uitstel vertonen, waardoor een eenjarige zich als een tweejarige gaat gedragen en een tweejarige meer jaren kan leven. Een aantal tweejarige planten is bovendien in staat om via vegetatieve reproductie, al dan niet na vraat of een andere aantasting, extra rozetten te vormen. Daarmee komen zij vaker dan eenmaal tot reproductie en voldoen zo niet meer aan het klassieke criterium van

* Mededeling van het Meijendel-comité, nieuwe serie nr. 75.

Tabel 1. Het lot van 39 exemplaren van *Senecio jacobaea* L. vanaf 1971. De planten zijn gekiemd in 1970 of eerder. In veel gevallen is vegetatieve vermeerdering opgetreden. Dergelijke groepen van scheuten zijn als een individu weergegeven in deze tabel.

| | | aantal individuen | bloeiende individuen | sterfte na bloei | herstel na bloei |
|------|------|----------------------|-------------------------|---------------------|---|
| 1971 | apr. | 39 | | | |
| | aug. | 39 | 7 | 4 | 3 (waarvan 1 ex. voor de tweede maal bloeide in 1973) |
| | dec. | 34 | | | |
| 1972 | apr. | 32 | | | |
| | aug. | 31 | 11 | 10 | 1 |
| | dec. | 18 | | | |
| 1973 | apr. | 18 | | | |
| | aug. | 17 | 12 | 6 | 5 (waarvan 1 ex. voor de tweede maal bloeide in 1974) |
| | dec. | 9 | | | |
| 1974 | apr. | 9 | | | |
| | aug. | 7 | 1 | 0 | 1 |
| | dec. | 6 | | | |
| 1975 | apr. | 6 | | | |

eenmalige reproductie (*monocarpie of semelpariteit*). Het is dit bloei-uitstel waarop we hier voornamelijk willen ingaan.

Het verschijnsel bloei-uitstel

Een groep planten van *Senecio jacobaea* werd in 1971 gekarteerd. Hun lot werd gevolgd tot in 1975 om als controlegroep dienst te doen in een experiment om de betekenis van beschadiging na te gaan. Tabel 1 laat duidelijk zien dat er geen sprake is van echte tweejarigheid. Enerzijds zijn er planten die er langer dan twee jaar over doen om in bloei te komen, anderzijds zijn er planten die meer dan eenmaal in bloei komen. Bloei-uitstel heeft

Tabel 2. Bloeifractie (percentage bloeiende planten) van cohorten (individuen van een populatie met dezelfde leeftijd) in opeenvolgende jaren

| leeftijd (jaar) | <i>Cynoglossum officinale</i> | <i>Cirsium vulgare</i> | <i>Daucus carota</i> | <i>Scabiosa columbaria</i> | <i>Dipsacus fullonum</i> |
|-----------------|-----------------------------------|----------------------------|--------------------------|--------------------------------|------------------------------|
| 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,3 |
| 2 | 5 | 8 | 0 | 0 | 23 |
| 3 | 7 | 15 | 12 | 3 | 58 |
| 4 | ? | ? | 11 | 3 | 25 |

Tabel 3. Gemiddelde bloeifractie van rozetten ouder dan één jaar in natuurlijke populaties van enkele monocarpe soorten

| soort | gebied | habitat | bloei- fractie | vernal- satie | minimum- grootte | referentie |
|-------------------------------|--------------------------------|----------------------------|-------------------|------------------|---------------------|------------|
| <i>Cirsium vulgare</i> | Nederland | duinen | 37% | + | + | (1) |
| <i>Cynoglossum officinale</i> | Nederland | duinen | 13% | + | + | (1) |
| <i>Echium vulgare</i> | Nederland | duinen | 26% | ? | + | (1) |
| <i>Inula conyza</i> | Nederland | duinen | 12% | ? | ? | (10) |
| <i>Senecio jacobaea</i> | Nederland | duinen | 20% | ? | + | (2) |
| <i>Linum catharticum</i> | Nederland | duinen | 100% | ? | - | (3) |
| <i>Carduus nutans</i> | Noord-Amerika | 'old fields' | 50% | + | + | (4) |
| <i>Daucus carota</i> | Noord-Amerika | 'old fields' | 8% | - | + | (5), (3) |
| <i>Oenothera biennis</i> | Noord-Amerika | 'old fields' | 48% | - | + | (5) |
| <i>Tragopogon dubius</i> | Noord-Amerika | 'old fields' | 11% | ? | + | (5) |
| <i>Verbascum thapsus</i> | Noord-Amerika | 'old fields' | 15% | + | + | (5) |
| <i>Pastinaca sativa</i> | Noord-Amerika | 'old fields', wegkanten | 30% | + | + | (6) |
| <i>Grindelia lanceolata</i> | Noord-Amerika | kalksteen- bodems | 12% | + | + | (7) |
| <i>Samolus valerandi</i> | Nederland (Schiermonnikoog) | strandvlakte | 15% | ? | ? | (9) |
| <i>Carlina vulgaris</i> | Nederland (Zuid-Limburg) | kalkgrasland | 24% | ? | + | (3) |
| <i>Gentianella germanica</i> | Nederland (Zuid-Limburg) | kalkgrasland | 100% | ? | - | (3) |
| <i>Melilotus alba</i> | Noord-Amerika | kalkgroeve | 100% | ? | - | (8) |

Referenties:

- | | |
|---|---------------------------------|
| (1) Klinkhamer & De Jong (1983) | (6) Baskin & Baskin (1979a) |
| (2) Van der Meijden & Van der Waals-Kooi (1979) | (7) Baskin & Baskin (1979b) |
| (3) Schenkeveld & Verkaar (1984) | (8) Klemow & Raynal (1983) |
| (4) Lee & Hamrick (1983) | (9) Schat (1982) |
| (5) Gross (1981) | (10) Van Sante & Volkers (1981) |

tot gevolg dat jaarlijks maar een beperkt deel van de individuen uit de populatie die ouder zijn dan één jaar tot bloei komt (tabel 2). Van de meeste soorten is niet zulke gedetailleerde informatie beschikbaar. In tabel 3 is voor een aantal van deze soorten de bloeifractie van rozetten ouder dan één jaar weergegeven. Het valt op dat slechts in een minderheid van de gevallen de tweejarigen zich gedragen naar hun groepsnaam. Men zou zich zelfs kunnen afvragen of er wel strikte tweejarigen bestaan! Pas als aangetoond is dat er geen milieus zijn waarin deze planten hun bloei verder kunnen uitstellen, mogen wij concluderen dat ze obliagaat tweejarig zijn.

Er zijn grote verschillen tussen het gedrag van soorten op verschillende standplaatsen. Wanneer we in een vochtige, voedselrijke proeftuin in Meijendel *Cirsium vulgare*, *Cynoglossum officinale* of *Senecio jacobaea* aanplanten, om slechts enkele soorten te noemen en we voorkómen dat ze beschadigd worden, dan vinden we dat ze zich voor vrijwel 100% strikt tweejarig gedragen. Onder deze omstandigheden kunnen ook zijrozetten

worden gevormd die eveneens een bloeistengel vormen; de gehele plant sterft af in de zomer van het tweede jaar. *Cirsium palustre* is strikt tweejarig als de zaden ontkiemen na het kappen van essenhakhout (Pons, 1983), maar stelt op de vochtige plekken waar deze soort voorkomt in de duinen van Meijndel zijn bloei vaak uit. *Digitalis purpurea* bloeit in het tweede groeiseizoen na het kappen van een bos. De hoofdrozet vormt echter zijrozetten die in het derde jaar tot bloei komen. In latere successiestadia na kappen vindt bloei-uitstel plaats (Van Baalen, 1982).

Omgevingsfactoren zijn kennelijk bepalend voor het gedrag. Het is niet uitgesloten dat op andere plaatsen dan waar de informatie voor tabel 3 werd verzameld de soorten *Gentianella germanica*, *Linum catharticum*, *Melilotus alba* en *Pedicularis palustris* bloei-uitstel laten zien. Wat dat betreft is de vergelijking die Sterk (1975) maakte tussen populaties van *Anthyllis vulneraria* in de duinen en in Zuid-Limburg illustratief. In Zuid-Limburg bloeiden de planten later en slechts één keer. In de duinen bloeiden de planten eerder en meermalen.

Naast deze duidelijke invloed van milieufactoren op het gedrag van populaties speelt ook een erfelijke component een rol. Smith beschreef al in 1927 een- en tweejarige populaties van *Melilotus alba*. Die levensduur bleek een overerfbare eigenschap te zijn. Ook bij andere soorten zijn er voorbeelden te vinden waarin een dergelijke variatie een genetische basis lijkt te hebben, zoals bijvoorbeeld *Daucus carota* (Lacey c.s., 1983), *Linum catharticum* (Zijlstra, 1974), *Oenothera* (Kachi & Hirose, 1983). Bij *Melilotus* en *Daucus* blijkt de frequentie van voorkomen van eenjarige individuen samen te hangen met de geografische breedte. Verondersteld wordt dat de lengte van het groeiseizoen hiermee samenhangt. Bij een korter groeiseizoen is het aandeel van tweejarige individuen groter. Zelf vinden wij bij het opkweken van planten van bijvoorbeeld *Cirsium vulgare* of *Senecio jacobaea* vanuit zaad in kweekkassen, dat bijna alle rozetten zeer groot kunnen worden en vegetatief blijven. Blijkbaar is koude nodig om deze planten tot bloei aan te zetten. Een zeer kleine fractie van de rozetten (hooguit enkele procenten) is echter toch in staat om te bloeien. Door het verder kweken vanuit zaad onderzoeken we nu in hoeverre dit verschijnsel het gevolg is van genetische variatie in vernalisatiebehoefte.

Welke factoren leiden tot bloei?

Bloei kan worden geïnduceerd door daglengte of door veranderingen in daglengte. De lichtcondities vereist voor bloei worden elk jaar wel gerealiseerd. Daarnaast speelt *vernalisatie* een rol, een conditieverandering door koude in de winter. Ook de periode met lage temperatuur die nodig is voor vernalisatie wordt in ons klimaat waarschijnlijk buiten altijd gerealiseerd. Toch komen niet alle individuen die zo'n koudeschok ondergaan hebben tot bloei. In het veld bleek uit de grootte van de plant vóór de winter of vóór het bloeiseizoen de bloeikans vaak voorspelbaar. Die relatie werd inmiddels bij zeer veel soorten gevonden, onder andere *Dipsacus fullonum* (Werner, 1975), *Senecio jacobaea* (Van der Meijden & Van der Waals-Kooi, 1979), *Daucus carota*, *Oenothera biennis*, *Tragopogon dubius*, *Verbascum thapsus* (Gross, 1981), *Carduus nutans* (Lee & Hamrick, 1983) en *Cirsium vulgare* (fig. 1). Het is niet duidelijk of het hierbij inderdaad gaat om een oorzakelijke relatie tussen bloeikans en rozetgrootte, of dat een met de grootte samenhangende factor (bijvoorbeeld stikstof- of suikergehalte of ontwikkelingsstadium

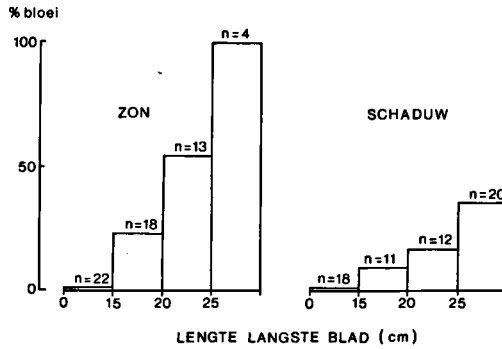


Fig. 1. Percentages bloei voor groepen individuen van *Cirsium vulgare* L. van verschillende grootten in zon- en schaduwpopulaties.

van de plant) verantwoordelijk is. Zo blijkt bij *Senecio jacobaea* de bloeikans sterker samen te hangen met de totale hoeveelheid stikstof in het voorjaar dan met de rozetgrootte. Bij *Cynoglossum officinale* lijkt dit niet het geval. Baskin & Baskin (1979b) stelden de hypothese op dat de grootte vóór de winter bepalend is voor het al dan niet gevernaliiseerd raken tijdens de winter. Anders gezegd: als een plant vóór de winter een minimale grootte heeft bereikt, dan volgt vernalisatie en staat vast dat het individu in het volgende groeiseizoen tot bloei komt. Het exacte moment van de bloei wordt dan nog bepaald door daglengte en temperatuur. Bij *Cynoglossum* werd er een relatie gevonden tussen de hoeveelheid neerslag in de zomer en nazomer en de bloeifractie in het daarop volgende voorjaar (fig. 2). Het ligt voor de hand te verwachten dat die hoeveelheid regen de groei van de planten beïnvloedt.

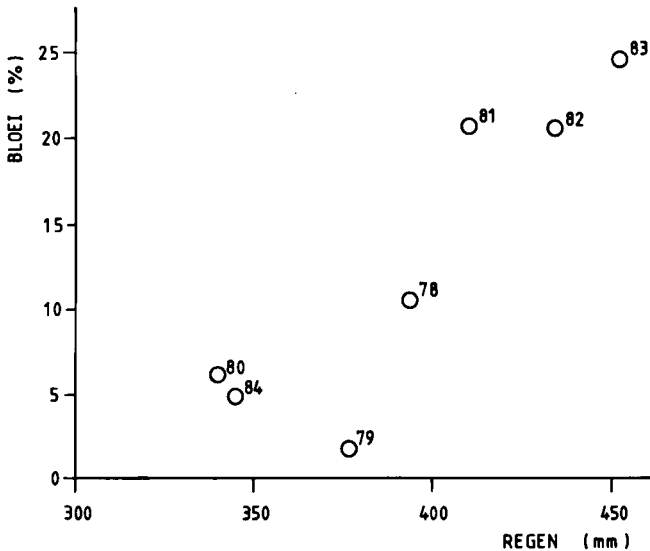


Fig. 2. Percentage bloei van individuen van *Cynoglossum officinale* L., ouder dan één jaar en de hoeveelheid regen in de maanden juni tot november van het voorafgaande jaar.

Tabel 4. Levensvormen van kortlevende planten

| | minimumgrootte | vernalisiebehoefte |
|-----------------------------------|----------------|--------------------|
| <i>Kan in eerste jaar bloeien</i> | | |
| obligaat eenjarig | | |
| <i>a</i> zomerannuel | — | — |
| <i>b</i> winterannuel | — | + / — |
| facultatief eenjarig | + | — |
| facultatief meerjarig | + | + / — |
| <i>Kan in tweede jaar bloeien</i> | | |
| obligaat tweejarig | — | + |
| facultatief tweejarig | + | + |
| facultatief meerjarig | + | + |

Een voorstel tot indeling van de een- en tweejarigen

Op grond van het al dan niet nodig hebben van vernalisatie en van een minimumgrootte voordat deze vernalisatie kan plaatsvinden kunnen we de groep van kortlevende planten in een aantal groepen opsplitsen (tabel 4).

Soorten die noch vernalisatie noch een minimumgrootte nodig hebben voor bloei zullen altijd bloeien in het eerste jaar. Als voorbeelden van deze obligaat eenjarigen noemt Bakker c.s. (1966) onder andere *Poa annua*, *Stellaria media*, *Senecio vulgaris* en *Camelina sativa*. Soorten die geen minimumgrootte nodig hebben en in het najaar (of de winter) kiemen kunnen onafhankelijk van wel of geen obligate vernalisatie ook eenjarig zijn.

Soorten die geen vernalisatie nodig hebben, maar wel een bepaalde grootte moeten bereiken zullen onder optimale omstandigheden kunnen bloeien in het eerste jaar. Als de omstandigheden minder gunstig zijn en als de rozetten de winter overleven dan kan de bloei met één of meer jaren worden vertraagd. Voorbeelden van deze groep van facultatief eenjarigen zijn *Oenothera biennis* en *Anchusa (= Lycopsis) arvensis*.

De groep van soorten die alleen vernalisatie door koude nodig heeft is beperkt. Zoals eerder opgemerkt is het niet uit te sluiten dat de soorten waarvan aangetoond is dat ze voor 100% bloeien in het tweede jaar, in een andere habitat door bijvoorbeeld vraat aan bloeistengels wel bloei-uitstel vertonen. Dit geldt des te meer omdat deze soorten blijkbaar wel als rozet kunnen overwinteren. Als vertegenwoordigers van deze groep van obligaat tweejarigen worden in de literatuur genoemd *Pedicularis palustris* (Ter Borg, 1979), *Melilotus alba* (Klemow & Raynal, 1983), *Gentianella germanica* en *Linum catharticum* (Schenkeveld & Verkaar, 1984).

De soorten waarvan aangetoond is dat ze een vernalisatiebehoefte hebben en die hun bloei succesvol kunnen uitstellen als de minimumgrootte nog niet is bereikt, vormen een grotere groep dan de obligaat tweejarigen. Tot deze facultatief tweejarigen behoren soorten als *Pastinaca sativa*, *Verbascum thapsus*, *Carduus nutans*, *Cirsium vulgare*, *Cirsium palustre* en *Cynoglossum officinale*.

Bovenstaande indeling geeft een bepaalde voorspelling voor de levenswijze van een soort afhankelijk van de habitatscondities. Het onderscheid dat Klemow & Raynal

(1983) maken tussen winterannuellen en tweejarige individuen van *Carduus nutans* valt bij deze indeling weg. Indien een deel van de zaden kiemt in het najaar en indien de omstandigheden voor groei gunstig zijn kunnen deze rozetten in de winter worden gevernaliseerd, in de zomer bloeien en dus hun levenscyclus binnen 12 maanden voltooien. Indien het overblijvende deel van de zaden in het voorjaar kiemt kan vernalisatie pas in de volgende winter plaatsvinden en zal de levenscyclus zeker langer dan 12 maanden duren. In onze indeling blijft de term eenjarig beperkt tot die soorten die slechts één groeiseizoen in de vegetatie aanwezig zijn.

Hoewel de indeling in tabel 4 ons meer inzicht geeft in de processen die de bloei beïnvloeden verschaft deze ons toch weinig hulp bij de determinatie van soorten in het veld. Als we zowel bloeiende planten als ook rozetten naast elkaar zien dan kunnen we eigenlijk alleen maar stellen dat een soort niet obligaat éénjarig is. Zelfs als we enkel rozetten of bloeiende planten zien, kunnen we nog niet concluderen met welke levensvorm we te maken hebben. Afhankelijk van het jaargetijde kunnen we niet alleen met een obligaat eenjarige, maar ook met een populatie van tweejarige planten te maken hebben. Grote schommelingen in populaties kunnen verder maken dat tweejarige planten op een bepaald tijdstip plaatselijk alleen vertegenwoordigd zijn met rozetten, dan wel met stengelplanten.

Toch kunnen we aan de hand van het al dan niet voorkomen van diverse levensstadia naast elkaar iets meer zeggen over een soort en over zijn populatiedynamica. Zowel de geschiktheid van het milieu voor groei, als ook erfelijke factoren zullen bepalen hoe de verhouding is tussen rozetten en bloeiende planten in de zomer. In een bepaalde habitat kan onder invloed van natuurlijke selectie een éénjarige vorm ontstaan zijn, terwijl dezelfde soort zich in een andere habitat anders gedraagt. Dit lijkt zo te zijn bij verschillende *Oenothera*-soorten (Chouard, 1960) en bij *Melilotus alba* (Klemow & Raynal, 1983). Dit soort waarnemingen kan leiden tot een beter inzicht in de oecologie van de soort en kan een bijdrage leveren aan de toetsing van ideeën over onder welke omstandigheden een bepaalde levensvorm van selectief voordeel is ten opzichte van een of meer alternatieven.

Literatuur

- Baalen, J. van, 1982. Population biology of plant species on wood clearings. Diss., Amsterdam.
- Bakker, D., S.J. ter Borg & D. Otzen, 1966. Ecological research at the Plant Ecology Laboratory, State University Groningen III. On the life forms of hapaxants in the Dutch Flora. Wentia 15, p. 13-24.
- Baskin, J.M. & C.C. Baskin, 1979a. Studies on the autecology and population biology of the weedy monocarpic perennial *Pastinaca sativa*. J. Ecol. 67, p. 601-610.
- Baskin J.M. & C.C. Baskin, 1979b. Studies on the autecology and population biology of the monocarpic perennial *Grindelia lanceolata*. Amer. Midl. Nat. 102, p. 290-299.
- Borg, S.J. ter, 1979. Some topics in plant population biology, in M.J.A. Werger (ed.), The study of vegetation, p. 11-57.
- Chouard, P., 1960. Vernalization and its relations to dormancy. Ann. Rev. Pl. Phys. 11, p. 191-238.
- Gross, K.L., 1981. Predictions of fate from rosette size in four 'biennial' plant species: *Verbascum thapsus*, *Oenothera biennis*, *Daucus carota* and *Tragopogon dubius*. Oecologia (Berl.) 48, p. 209-213.

- Harper, J.L., 1977. Population Biology of plants. London.
- Kachi, N. & T. Hirose, 1983. Bolting induction in *Oenothera erythrosepala* Borbás in relation to rosette size, vernalisation and photoperiod. *Oecologia (Berl.)* 60, p. 6-9.
- Klemow, K.M. & D.J. Raynal, 1983. Population biology of an annual plant in a temporally variable habitat. *J. Ecol.* 71, p. 691-703.
- Klinkhamer, P.G.L. & T.J. de Jong, 1983. Is it profitable for biennials to live longer than two years? *Ecological Modelling* 20, p. 223-232.
- Kooyman, S.A.L.M., 1977. Inference about dispersal patterns. Diss., Leiden.
- Lacey, E.P., L. Real, J. Antonovics & D.G. Heckel, 1983. Variance models in the study of life histories. *Amer. Nat.* 122, p. 114-131.
- Lee, M.J. & J.L. Hamrick, 1983. Demography of two natural populations of Musk thistle (*Carduus nutans*). *J. Ecol.* 71, p. 923-936.
- Meijden, E. van der & R.E. van der Waals-Kooi, 1979. The population ecology of *Senecio jacobaea* in a sand dune system I. Reproductive strategy and the biennial habit. *J. Ecol.* 67, p. 131-153.
- Pons, T.L., 1983. An ecophysiological study in the field layer of ash coppice. Diss., Utrecht.
- Sante, B.M. van & A.P. Volker, 1981. Vergelijkende populatie-oecologie van *Inula conyza* DC. in vier verschillende populaties in de Wassenaaarse duinen. Doctoraalverslag Vakgroep Oecologie, Leiden (ongepubl.).
- Schat, H., 1982. On the ecology of some dune slack plants. Diss., Amsterdam.
- Schenkeveld, A.J. & H.J. Verkaar, 1984. On the ecology of short-lived forbs in chalk grasslands. Diss., Utrecht.
- Smith, H.B., 1927. Annual versus biennial growth habit and its inheritance in *Melilotus alba*. *Amer. J. Bot.* 14, p. 129-146.
- Sterk, A.A., 1975. Demographic studies of *Anthyllis vulneraria* L. in the Netherlands I. *Acta Bot. Neerl.* 24, p. 315-327.
- Verkaar, H.J. & A.J. Schenkeveld, 1985. On the ecology of short lived forbs in chalk grasslands: Life history characteristics. *New Phytologist* (in druk).
- Werner, P.A., 1975. Predictions of fate from rosette size in teasel (*Dipsacus fullonum* L.). *Oecologia (Berl.)* 20, p. 197-201.
- Werner, P.A. & H. Caswell, 1977. Population growth rates and age versus stage-distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.). *Ecology* 58, p. 1103-1111.
- Zijlstra, G., 1974. Variabiliteit bij *Linum catharticum* L. in Nederland. *Cont.bl. voor Oecol.* 10, p. 10-14.

On 'annual' and 'biennial' plants

The study of the population dynamics of annual and biennial plants reveals that many species of these groups do not behave as their classification suggests. Some species that are listed as monocarpic e.g. *Senecio jacobaea* may be polycarpic depending on environmental conditions. Furthermore, strict biennial behaviour appears to be limited to a few species (e.g. *Gentianella germanica*, *Linum catharticum*, *Melilotus alba* and *Pedicularis palustris*). Delayed flowering is common amongst many species (table 3); it may occur if plants fail to attain a certain minimal or critical size before the winter (the period of vernalisation).

The fraction of rosettes that reaches the critical size and flowers may vary between years. An example is given for *Cynoglossum officinale* in the coastal dune area of Meyendel (the Netherlands; fig. 2): much rainfall during the growing season is followed by a high fraction of flowering in the next year.

Only under favourable conditions biennials may flower in the second year.

Following Bakker c.s. (1966) a classification of annuals and biennials is proposed in which frequency of reproduction per individual, size requirement for reproduction and vernalisation are keywords. In table 3 a list of species for which such information could be found is provided.