

rassen meer laten ontstaan, omdat dit onmogelijk is geworden door de atmosferische depositie, die men gewoonlijk "zure regen" noemt.

Binnen deze grenzen kunnen er echter zeker waardevolle natuurgebieden tot stand komen. Ik noemde reeds de Oostvaardersplassen; een ander voorbeeld zijn de drooggevalle gronden van het Grevelingenbekken, door de dijken van het Deltaplan van de zee afgesloten.

Daarentegen kunnen we de meeste, en vooral de voor ons land meest karakteristieke en bijzondere, levensgemeenschappen niet door middel van natuurtechnische milieubouw tot stand brengen. Dit geldt bv. voor hoogvenen, trilvenen, droge en vochtige heidevelen, schraallanden, zoals blauwgraslanden, brongebieden, en de meeste typen van loofbossen.

Samenvattend: Natuurtechnische milieubouw is in bepaalde gevallen een zinvolle aanvulling op een uitbreiding van andere vormen van natuurtechniek, met name het behoud en beheer van natuurreservaten. Natuurtechnische milieubouw kan echter nimmer als een panacee of wondermiddel worden gebruikt. De term "natuurbouw" is misleidend en verwerpelijk.

Summary

Habitat construction

Habitat construction is, in some case, a useful tool in nature management, but it cannot replace conservation and management of nature reserves. Its conditions and limitations in the Netherlands are discussed. First, habitat construction is only possible if the general conditions of the area are suitable for it; examples: it is impossible to create real salt marshes outside the tidal coast zone, or to create oligotrophic ecosystems within a eutrophic area. Within these basal conditions, it is only possible to create habitats for pioneer systems, such as the communities of ponds and swamps on mineral substrate, or types of deciduous forests bound to young and immature soils. It is impossible, however, to create bogs, or moorlands with their characteristic podzol profiles, or again mature woodlands bound to brown podzolic forest soils.

Prof. Dr. V. Westhoff,
Postbus 64,
6560 AB Groesbeek

De mogelijkheden die een plant heeft om zich te verspreiden worden afgewogen tegen de voor- en nadelen van opzettelijke introductie van soorten als middel tegen de verarming van onze flora.

Floravervalsing; de mening van een oecoloog

J. M. van Groenendael

Het standpunt dat iemand inneemt ten aanzien van het bewust introduceren van soorten op een bepaalde plaats komt het meest kernachtig naar voren in de termen die zij of hij ervoor gebruikt: floravervalsing of natuurbouw. Tussen deze woorden ligt een wereld van verschil en controverse, aan beide zijden goed voorzien van argumenten, deels wetenschappelijk, deels moreel-ethisch. De scherpte van het contrast geeft al aan, dat het niet alleen gaat om constateerbare wetenschappelijke argumenten, maar dat de tegenstelling veel dieper verankerd zit in onze houding t.o.v. de natuur, zoals onlangs nog prachtig is verwoord door Westhoff (1983). Die houding is wezenlijk ambivalent zoals al besloten ligt in het Griekse woord waarvan botanie is afgeleid, dat van origine voedselplant voor het vee en pas later meer algemeen plant betekent. Wij zijn als mens, de meest efficiënte herbivoor die er is, in staat de ons omringende wereld te beheersen en die in te richten voor de voedselvoorziening. Deze houding staat niet vreemd t.o.v. natuurbouw en vormt ook de basis onder de natuurwetenschappen: de processen in de natuur zijn kenbaar en beheersbaar en dus kan er mee gewerkt worden. Maar beheer is nog geen beheersing zoals de woestijnen, erosie en vergiftigingen laten zien.



Aan de andere kant staat de mens die het wezen van de natuur als ongrijpbaar opvat en de natuur met eerbied benadert. De processen in de natuur zijn volgens hen uniek en telkens anders. Daarin ingrijpen is verstoren; wat vernietigd is, is voor altijd verloren gegaan. Deze houding sluit aan bij de term floravervalsing.

Een en ander houdt in, dat het nuttig en noodzakelijk is om de zakelijke, wetenschappelijke argumenten betreffende soortsinductie tegen elkaar af te wegen, maar dit wil niet zeggen dat het niet meer nodig is een moreel standpunt in te nemen.

Introductie van soorten

Wat zal in het verloop van deze redenering worden verstaan onder de introductie van soorten, om een meer neutrale term te hanteren dan floravervalsing?

Introductie is het doelbewust verspreiden van planten en/of hun diasporen door de mens op plaatsen waar deze planten niet of in mindere mate voorkomen, meestal met het doel meer natuurlijke leefgemeenschappen te verkrijgen. Hierbij zal geen aandacht worden besteed aan de indirecte verspreiding die voortkomt uit ingrepen in bepaalde milieus die gedaan worden ten behoeve van het voortbestaan van bepaalde soorten.

Onder soort wordt verstaan de zwerm van lokale populaties van planten, die een aantal meest generatieve kenmerken gemeen hebben, maar die in oecologisch opzicht vaak sterk kunnen verschillen (oecotypen). Het kleinste gemeene veelvoud van hun oecologische bestaansvoorwaarden manifesteert zich als een soortsaaraal. Daarmee ligt de nadruk op soorten die hier thuis horen of in het recente verleden hebben gehoord en wordt verder geen aandacht besteed aan exoten.

Het actief ingrijpen in de samenstelling van soorten kan plaats vinden op twee niveaus. In het ene geval gaat het om het introduceren van soorten, die zeldzaam of uitgestorven zijn, of bedreigd in goeddeels bestaande biotische en abiotische omstandigheden. We gaan er daarbij vanuit dat de soort verspreidingsproblemen heeft maar dat er nog wel geschikte groeiplaatsen zijn, en dat de soort niet achteruitgaat door habitatvernietiging. Hierop ligt de nadruk.

In het andere geval gaat het om het aanplanten van matrixsoorten (gras-

sen, struiken, bomen) op plaatsen, waar de mens de biotische en abiotische omstandigheden grotendeels bepaalt; vegetaties worden dan aangelegd op landschappelijk niveau, meestal in een gebied dat uit cultuur is genomen: verlaten akkers, bosaanplant, de inrichting van openbaar groen, bermen, dijken, taluds.

Omdat de aanpak daarbij op het vegetatieniveau ligt en ook sterke cultuurtechnische aspecten heeft, zal ik er hier niet te veel aandacht aan besteden, en me meer richten op het soortsniveau.

Om welke vragen gaat het bij het afwegen van voor of tegen introductie van soorten, gesteld dat we zouden kunnen vaststellen dat verspreidingsproblemen de voornaamste oorzaak zijn van de achteruitgang van soorten? Deze stelling lijkt wel aannemelijk, omdat de beschikbare groeiplaatsen voor een soort in ons land steeds kleiner en geïsoleerder worden, zodat, als een soort lokaal verdwijnt, hervestiging een probleem kan worden. Aan de hand van een zestal deels elkaar overlappende vragen, zal getracht worden een overzicht van de argumenten te geven.

1. Hoe verspreidt een soort zich? Dit is essentieel om te kunnen vaststellen of een soort dispersieproblemen heeft of niet. De verspreiding heeft twee facetten: een ruimtelijk facet en een tijdsaspect. Allereerst het ruimtelijke aspect: zaden verspreiden zich in ons deel van de wereld grotendeels passief. Meestal vallen ze rechtstreeks op de grond en in een aantal gevallen verspreiden ze via de wind (Howe & Smallwood, 1982). De afstanden die zaden op die manier kunnen afleggen variëren van enkele decimeters tot enkele kilometers zoals bv. bij Klein Hoefblad (*Tussilago farfara*). De meeste soorten komen niet verder dan enkele meters, en per soort komt het meeste zaad rond of vlakbij de moederplant terecht. Duidelijk is dat maar zeer weinig zaad ver weg komt en dat dat beetje, gezien de geringe hoeveelheid en gezien de kleine kans op kieming en vestiging van ieder zaad, alleen op de zeer lange duur bijdraagt aan de verspreiding. Behalve het geringe aantal groeiplaatsen van waaruit het zaad zich kan verspreiden, is er ook een belemmering in de tijd. De gunstige omstandigheden om te kunnen kiemen moeten worden afgewacht. Dit doen planten met behulp van kiemrust en opslag van



Fig. 1. Lintvormige elementen in het landschap kunnen dienen als wijkplaats en als verspreidingscorridor. De opvallend bloeiende soort is de Gewone Waterranonkel (*Ranunculus aquatilis*).

Verges, banks of ditches etc. can serve as a refuge as well as dispersal corridors for many plant species. The flowering species is Water Crowfoot (*Ranunculus aquatilis*).

zaad in de grond. Hoelang zaad van een soort levenskrachtig blijft, varieert sterk, van enkele weken zoals het zaad van onze wilgesoorten en van Klein Hoefblad tot meer dan 1.000 jaar, zoals is aangetoond voor Melganzevoet (*Chenopodium album*) (tabel 1). Hier blijkt dat we doorgaans dit aspect vergeten bij het beoordelen van verspreidingsproblemen, terwijl er goede redenen zijn om ook de zaden in de grond te rekenen tot de vegetatie zoals onlangs nog eens is voorgesteld door J. Willems (mond. meded.).

2. Om welke aantallen diasporen gaat het? Met andere woorden als we willen gaan introduceren, met hoeveel diasporen zouden we moeten werken? Hierbij kun je eenvoudige sommetjes maken: een populatie blijft in stand als ieder vruchtbaar exemplaar zichzelf vervangt door een nieuw vruchtbaar exemplaar.

Indien bekend is hoeveel zaad er per keer wordt geproduceerd en hoe vaak een plant bloeit, dan is ook bekend hoeveel zaad nodig is om dezelfde verwachting op succes te kunnen hebben als de plant heeft (tabel 2). Hierbij moet wel rekening gehouden worden met de zaadvoorraad in de grond als factor bij het vaststellen van de generatieduur. Zo is bv. de generatietijd van Vingerhoedskruid (*Digitalis purpurea*) niet twee jaar maar, zoals blijkt uit het onderzoek van Van Balen (1982) 30-50 jaar. Zolang het zaad goed blijft in de grond duurt de generatie, hetgeen lang genoeg is om op de volgende omgewaaide boom in het bos te wachten. Zeker is, dat het om veel grotere aantallen gaat dan normaal worden gehanteerd bij inzaai of doorzaai ter introductie van soorten.

3. Wat is de kans dat een soort, gegeven zijn verspreidingsmogelijkheden en

de aantallen diasporen, een geschikte groeiplaats vindt? Anders gezegd wat is de balans tussen immigratie en extinctie en wat kunnen wij er aan doen om de immigratie op te voeren tegen de toenemende extinctie in? Die kans is afhankelijk van de grootte van groeiplaatsen en hun onderlinge afstand, een probleem waarmee de eilandtheorie zich bezighoudt. Gunstig is natuurlijk de aanwezigheid van grote gebieden omdat dan de kans op een geschikt plekje toeneemt en de afstanden kort zijn, zodat veel diasporen opgevangen worden. Maar ook wordt er gezegd dat er zo min mogelijk grensvlak moet zijn, d.w.z. grote ronde eilanden zodat de kans om erin terecht te komen groot is t.o.v. de kans om eruit te geraken. Dit laatste is typisch voor mobiele dieren met een zoekgedrag, waarop de eilandtheorie is gebaseerd. Voor planten met passieve verspreiding zou wel eens kunnen gelden dat het grensvlak zo lang mogelijk moet zijn om diasporen te vangen en om zo groot mogelijke contactstroken met diverse milieus te realiseren, zoals m.n. de lintvormige elementen in ons landschap, die als opvang en als verspreidingswegen zouden kunnen werken, een functie waarvan we bij introductie gebruik kunnen maken.

4. Is het verantwoord bij het introduceren van soorten de jonge levensstadia over te slaan door rechtstreeks grotere planten te introduceren? Dit is dus de keuze tussen zaaien en planten. Praktisch gezien wordt vaak gekozen voor planten omdat zaaien zeer vaak mislukt. Is dat op lange termijn echter wel verantwoord? Immers een introductie is pas geslaagd als een plant zichzelf weet te handhaven, dus zich ook weet uit te zaaien. Daar kunnen we vroegtijdig achter komen door zelf te zaaien. Als het dan mislukt, kan dat vier oorzaken hebben:

— Te weinig zaad, zoals hierboven al is beredeneerd. Dit probleem is relatief eenvoudig te herkennen en op te lossen.

— Het verkeerde moment. Zaad kan kiemrust hebben, die door bepaalde voorbehandelingen moet worden doorbroken zoals bv. de koudebehoefte van de meeste van onze schermbloemen. Door kiemtesten is dit uit te vinden en te verhelpen.

— Het verkeerde milieu. Van veel soorten is bekend dat ze op andere plaatsen kiemen dan de ouderplanten. Dit ver-

Soort	Overlevingsduur	
Klein Hoefblad	0.5	<i>Tussilago farfara</i>
Klaproos	26	<i>Papaver rhoeas</i>
Vingerhoedskruid	30	<i>Digitalis purpurea</i>
Herderstasje	35	<i>Capsella bursa-pastoris</i>
Gewoon Kruiskruid	58	<i>Senecio vulgaris</i>
Straatgras	68	<i>Poa annua</i>
Vogelmuur	± 600	<i>Stellaria media</i>
Kruipende Boterbloem	± 600	<i>Ranunculus repens</i>
Melganzevoet	± 1700	<i>Chenopodium album</i>
Spurrie	± 1700	<i>Spergula arvensis</i>

Tabel 1: Maximale overlevingsduur van zaden van een aantal soorten in de grond, uitgedrukt in jaren (gedeeltelijk naar Hill).

Maximal longevity in years of seeds of various plant species, buried in the soil (partly after Hill).

Soort	Aantal zaden per keer	Aantal keren bloei	
Gewoon Kruiskruid	1.000- 1.200	1	<i>Senecio vulgaris</i>
Vogelmuur	2.200- 2.700	1	<i>Stellaria media</i>
Herderstasje	3.500- 4.000	1	<i>Capsella bursa-pastoris</i>
Grote Weegbree	13.000- 15.000	1-5	<i>Plantago major</i>
Klaproos	14.000- 19.500	1	<i>Papaver rhoeas</i>
Klein Hoefblad	10.000- 20.000	3-10	<i>Tussilago farfara</i>
Melkdistel	21.500- 25.000	1	<i>Sonchus oleraceus</i>
St. Janskruid	26.000- 34.000	± 10	<i>Hypericum perforatum</i>
Canadese Fijnstraal	38.000- 60.000	1	<i>Erigeron canadense</i>
Pitrus	200.000-234.000	10	<i>Juncus effusus</i>
Vingerhoedskruid	100.000-300.000	1	<i>Digitalis purpurea</i>

Tabel 2: Gemiddelde zaadproductie per plant van een aantal soorten (gedeeltelijk naar Hill).

Mean production of seeds per plant for various plant species (partly after Hill).



schil tussen de regeneratienis (Grubb, 1977) en de adulte nis kan soms groot zijn en is een van de verantwoordelijke krachten achter het fenomeen van successie. Dit is bv. het geval bij de jeneverbes (*Juniperus communis*) die slechts kiemt in stuifzanden en niet meer in jeneverbesstruweel (Breek, mond. meded.) Het onderkennen van dit probleem vereist meer uitgebreide studie, die kan leiden tot meer verantwoorde inzaai.

— Het verkeerde oecotype. Het gebruikte zaad is wel van de goede soort maar niet van het goede oecotype. Dit probleem is zeer lastig te herkennen en daardoor vaak niet op te lossen. Verderop zal op dit probleem nog dieper worden ingegaan.

5. Hoe noodzakelijk zijn introducties; is ons beeld van de bedreiging wel juist? Zoals we al eerder zagen, kan een zaadvoorraad in de grond ons oordeel over de bedreiging van een soort belangrijk wijzigen. Er zijn nog twee soortgelijke argumenten aan te voeren. De meeste soorten komen in wisselende abundanties voor, soms dominant, soms zeer spaarzaam, maar er zijn ook soorten die bijna altijd dominant voorkomen, zoals de Adelaarsvaren (*Pteridium aquilinum*), en soorten die bijna altijd spaarzaam voorkomen, zoals het Grasklokje (*Campanula rotundifolia*), zonder direct zeldzaam of bedreigd te zijn. Iets dergelijks geldt voor aantalschommelingen in de tijd. Er zijn soorten die snel een grote populatie opbouwen; deze vertoont dan lange tijd een neergaande lijn, die ten onrechte op bedreiging wijst. Soms zijn dit vroege successiesoorten met uitstekende verspreidingsmogelijkheden. Het kunnen ook soorten zijn die lange tijd met enkele exemplaren aanwezig zijn, maar plotseling onder invloed van extreme condities zoals zeer droge zomers of zeer langdurige overstromingen (Sykora, 1983), sterk uitbreiden om daarna weer terug te vallen. Hier staan die soorten tegenover die wel verspreidingsproblemen hebben, maar na zich eenmaal te hebben gevestigd tot dominantie komen, zoals bij vele late successiesoorten. Als wij dan de verspreiding helpen worden we beloond met langdurige dominantie en fixatie van de successie, wellicht in een ongewenst stadium, zoals plaatselijk te zien is aan de inzaai in wegbermen.

6. De laatste vraag is: Wat is de in-

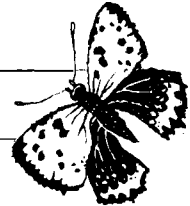
vloed van de herkomst van het voor introductie gebruikte soortsmateriaal? In het allerergste geval mislukt de hele introductie omdat het gebruikte type zich niet in de uitgezochte habitat kan vestigen en handhaven, zoals bv. is gebleken bij hooiland- en weilandtypen van de Smalle Weegbree (*Plantago lanceolata*). Als de introductie wel slaagt op de nieuwe plek, dan is het van belang of in de directe omgeving nog andere exemplaren van die soort voorkomen. Als dat niet zo is, kan er een "founder"-effect optreden. De zich vestigende populatie heeft dan een zeer smalle genetische basis en is daardoor kwetsbaar voor variabiliteit in het milieu. Een dergelijk effect wordt vaak gecompenseerd door een "release"-effect, het feit, dat de normale controlemechanismen van de soort op de nieuwe plaats nog niet of nog niet geheel actief zijn. Als er wel soortgenoten in de buurt staan, kan de geïntroduceer-



de plant meedoen aan het genetisch uitwisselingsmechanisme tussen de individuen. Dit hangt af van de verhouding tussen "oude" en "nieuwe" individuen, de afstand, de mate van kruisbestuiving en de "fitheid" van het geïntroduceerde materiaal. Dit kan leiden tot het inkruisen van gewenste eigenschappen in kwijnende populaties. Te denken valt aan zout- en loodtolerantie, tolerantie voor maaitijdstip e.d. De andere kant van de medaille heet genetische vervuiling. Daarbij worden specialistische oecotypen "besmet" met meer gewone typen. Dit laatste speelt vooral een rol bij grassen, waarbij de massaliteit van enkele cultivars het genenreservoir van de "wilde stammen" ernstig bedreigt, en ook bij bomen waarvan jaarlijks vele honderdduizenden, vaak van

Fig. 2. Als fig. 1. De opvallend bloeiende soorten zijn Fluitekruid (*Anthriscus sylvestris*) en Scherpe Boterbloem (*Ranunculus acris*).

The eye-catching flowering species are Cow Parsley (*Anthriscus sylvestris*) and Meadow Buttercup (*Ranunculus acris*).



buitenlandse origine worden geplant. Juist bomen met hun relatief lage aantallen volwassen individuen en een voortplanting door middel van kruisbestuiving, zijn in dit opzicht kwetsbaar. Een mensenleven is te kort om de nadelige gevolgen bijtijds te signaleren en te corrigeren.

Na het opsommen van een aantal min of meer wetenschappelijke argumenten voor en tegen het introduceren van soorten, is de hoofdvraag eigenlijk nog nauwelijks beantwoord. Is het zinrijk en mogelijk het verlies aan soorten en natuurwaarden, ontstaan door onze collectieve aanslag op het ons omringende milieu, te compenseren met technische ingrepen als soortsinductie en milieureconstructie? Omdat dit antwoord niet logischerwijze is af te leiden uit de aangehaalde argumenten, omdat er zo duidelijk ethische aspecten meespelen naast de natuurwetenschappelijke, wil ik besluiten met een aantal gedragsregels, in plaats van de verwachte conclusies te geven. Deze zijn:

— We moeten allereerst zien vast te stellen of er sprake is van een verspreidingsprobleem en niet van habitatvernietiging. Dit kan o.a. door het milieu te inspecteren in relatie tot zaadbronnen, waarbij inbegrepen die in de grond. Bij de introductie moeten aantallen worden gehanteerd die in verhouding staan met de aantalsregulatie van de soort, waarbij in ieder geval zaad moet worden gebruikt naast plantgoed, rekening houdend met de regeneratienis van een soort. Een introductie is pas geslaagd als er vruchtbare nakomelingen zijn ontstaan.

— Bij de introductie moet zoveel mogelijk aangepast materiaal worden gebruikt en er moet gemikt worden op de vestiging van vele exemplaren tegelijk, en wel vooral uit zaad om 'founders'-effecten te voorkomen. Met name bij bomen, met vaak geringe aantallen generatieve individuen, is het risico van genetische vervuiling niet denkbeeldig. Bovendien is het tempo waarin ongeschikte kruisingen geëlimineerd kunnen worden niet groot genoeg. Wij leven te kort om te zien of de nakomelingen van de door ons geïntroduceerde planten zich weten te handhaven. Dit zijn argumenten voor een radicaal ander beleid bij de aanplant van houtige gewassen. Daarbij zou uitsluitend inheems materiaal moeten worden gebruikt.

— Naarmate een gebied in sterker mate drager is van wezenlijke historische en wetenschappelijke informatie, die opgeslagen liggen in genenbank en vegetatietype, moet terughoudender worden omgesprongen met introducties. Dit geldt met name als er gevaar dreigt voor het verloren gaan van areaalgrenzen. Van al teveel soorten is deze oecologische informatie die van wezenlijke betekenis, voor altijd verloren gegaan door menselijk ingrijpen. Omgekeerd benutten we nog onvoldoende mogelijkheden uit het vrijkomen van cultuurgebieden en via het inzicht van openbaar groen voor buffers en reservoirs. Met name de lintvormige elementen zouden hierin een belangrijke rol kunnen spelen. Nu al is de wegberm de optimale groeiplaats geworden voor een 60-tal graslandsoorten (P. Zonderwijk, mond. meded.) (fig. 1 en 2).

— Het feit dat introducties vaak falen, mag niet leiden tot beheersintensieve begeleiding, niet vanwege de kosten, maar vanwege de signaalwerking van deze mislukkingen. Als laatste redplaats kunnen heemtuinen dienen, waar dit intensieve beheer nodig en mogelijk is. De overeenkomst tussen heemtuin en diertuin is opvallend en niet toevallig. Het is wel onheilspellend dat nu ook de primaire producenten dezelfde weg gaan als zoveel herbivoren en carnivoren.

— Tot slot is er het dilemma, dat ieder succes van uit wanhoop bedreven natuurtechnische milieubouw — en het is al gauw een succes als iets groen is met bloemen erin — de technocraten in onze samenleving het groene licht geeft voor verdergaande habitatvernietiging. Dit is de hoofdoorzaak van de teruggang van zoveel soorten, waartegen introductie weinig uitricht. Ter illustratie een citaat uit het NRC-Handelsblad van maandag 24 oktober 1983, handelend over baggeropslag voor de kust van Oostvoorne, het zgn. plan "Waterman": "Veerman (TH Delft) wijst erop dat er weliswaar milieu-problemen zijn, o.a. doordat delen van bestaande natuurgebieden van karakter zullen veranderen, maar dat er op de nieuwe kustlocatie alle ruimte is om nieuwe natuurgebieden te creëren."

Het is de wanhoop van mensen die werkelijk geven om de hen omringende levende wezens t.o.v. de no-nonsense van bestuur en beleid. Onze houding ten aanzien van de natuur is wezenlijker dan onze vaardigheid haar te manipuleren.

Summary

The introduction of plant species from an ecological point of view.

The attitude of man towards nature, more specially towards the plants, is essentially ambivalent. On the one hand he is a most efficient herbivore, relying on his capacity to manipulate his surroundings. On the other hand he feels reverence for the complexity and uniqueness of the living world of which he is a part. This results in conflicting "solutions" to the problem of a deteriorating environment in which many plant species are threatened, ranging from complete reconstruction of lost habitats, including plants and animals, to obstinate defense of the last remains of naturalness in nature reserves. Scientific arguments, based on the population biology of plants, may help us to understand to what extent we might expect success from our reconstruction activities, more specifically, the introduction of plant species. The possibilities for reintroducing plant species are discussed, but such possibilities are limited, when we do not attempt to stop habitat destruction at the same time. For such an attempt to be successful, a shift in emphasis in our attitude towards nature is needed.

Literatuur

- Balen, J. van, 1982. Population biology of plants in woodland clearings. Diss., V.U. Amsterdam.
- Grubb, P., 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52: 107-145.
- Hill, T., 1977. The biology of weeds. *Studies in Biology* no. 79, Edward Arnold, London.
- Howe, H. & J. Smallwood, 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11: 201-229.
- Sykora, K., 1983. The *Lolio-Potentillion anserinae*, Tüxen 1947. Diss. K.U. Nijmegen.
- Westhoff, V., 1983. Man's attitude towards nature. In: W. Holzner, H. Werger & I. Ikusima (eds.) *Man's impact on vegetation*, Junk, Den Haag.

Dr. J. M. van Groenendaal
Vakgroep Vegetatiekunde, Plantenecologie
en Onkruidkunde
Landbouwhogeschool
Bornsesteeg 69
6708 PD Wageningen