

Variatie en hybridisatie bij enkele taxa van het genus *Symphytum*

door

TH. W. J. GADELLA (Vakgroep Populatie- en Evolutiebiologie, Utrecht)

In het jaar 1956 bezochten Dr. F. P. Jonker en schrijver dezes Zuid-Limburg met een groep farmaceutische studenten in het kader van de jaarlijkse botanische excursie. Wij vonden toen op de Dolsberg tussen Gulpen en Wijlre, vlak bij een oud vervallen boerderijtje, een vijftal planten uit het genus *Symphytum*, dat er wat eigenaardig uitzag. Deze planten onderscheidden zich door hun afmeting (meer dan 1,50 m hoog), door hun praktisch volledige steriliteit en door de eigenaardige bloemkleur die in principe rose bleek te zijn met een zekere zweem naar blauw. De bladeren liepen niet zo sterk af langs de stengel als men gewoonlijk ziet bij *S. officinale*. Zowel Jonker als schrijver dezes toonden twijfel of het hier nu ging om de echte *S. officinale* of om een of andere bastaard, maar besteedden er toen geen verdere aandacht aan. Later, in 1965, werd een omvangrijk experimenteel systematisch onderzoek aan de Europese vertegenwoordigers van het genus *Symphytum* opgezet en in de loop van het onderzoek werd aan een drietal Zuid-limburgse populaties van *Symphytum* nader aandacht besteed. Een belangrijke rol daarbij speelden de planten op de Dolsberg, die er nu, 21 jaar later, nog altijd staan. Daarnaast werd later bij Terziet, ten zuiden van Epen, een groep planten gevonden, die ook niet geheel beantwoordde aan de beschrijving van *S. officinale*. Deze planten waren wat minder hoog, veel ruwer dan die van de Dolsberg, echter niet steriel, maar wel gekenmerkt door een zweem blauw in de bloemkleur, doch in dit geval niet gepaard gaand met rose, maar met paars. Bij deze planten liep het blad nog minder sterk langs de stengel af dan bij de planten van de Dolsberg. Enkele jaren later werden in het dorp Gulpen nog enkele afwijkende planten van het genus *Symphytum* gevonden, die volkomen geleken op de planten van de Dolsberg. Twee van de drie hierboven geciteerde populaties zijn beschreven door GADELLA & KLIPHUIS (1971). Ik kom echter in dit artikel nogmaals op deze planten terug omdat niet alleen het onderzoek momenteel verder is gevorderd, maar ook omdat in Gorteria nog niet eerder op de variatie en hybridisatie bij *Symphytum* is ingegaan.

Cytologisch onderzoek aan *Symphytum officinale* in Nederland toonde aan dat drie cytotypen (= chromosoomrassen) voorkomen:

a. $2n = 24$

Deze planten zijn evenals overal elders in Europa witbloemig, zachtharig en blijven gekweekt op zavel (zoals het geval is in de proeftuin Sandwijck te De Bilt) kleiner dan de sub b vermelde planten. In ons land zeer zeldzaam, op drie plaatsen in de omgeving van Jutphaas (Oudegein) en IJsselstein aangetroffen in grienden.

b. $2n = 48$

Deze planten zijn zeer algemeen in Nederland, in het algemeen wat ruwer en forser dan de sub a vermelde planten en blijven dit na kweken op zavel. In West-Europa zijn de populaties bijna altijd opgebouwd uit paars- en witbloemigen door elkaar, in Oost-Europa (Hongarije, Joegoslavië, Polen, Bulgarije) zijn de planten voor zover mij bekend altijd paarsbloemig. In de literatuur wordt ook voor de Sovjetunie opgegeven dat de planten paarsbloemig zijn.

c. $2n = 40$

Deze planten komen voor in ons land in het laagveengebied (vooral op legakkers) van het Utrechts/Noordhollands plassengebied en in Friesland. Zij zijn zeer ruw, blijven laag indien op zavel gekweekt – en worden dan vaak ziek, aantasting door roest en/of meeldauw – en zijn vrijwel altijd paarsbloemig met meestal donkerpaarse knoppen. Slechts bij zeer hoge uitzondering komen witbloemige planten voor. De kelkbehangen verschilt van het $2n = 48$ -type door een regelmatigere beharing van de rand van de sepalen, door het afwezig zijn of in geringer aantal voorkomen van klierharen en door de geringere beharing van de kelk in het algemeen.

Gezien het feit dat de planten uit Gulpen, Terziet en van de Dolsberg in hun bloemen een duidelijke zweem naar blauw vertoonden, werd verondersteld dat we hier met bastaarden hadden te maken. Ook de grootte van de planten (wijzend op het heterosis-effect) en hun steriliteit zouden daarop kunnen duiden.

Een soort die met *S. officinale* kan bastaarderen is *S. asperum* Lepech. Deze zou volgens de literatuur gekenmerkt zijn door het chromosoomaantal $2n = 36$ (STREY, 1936) of $2n = 40$ (BRITTON, 1951). Cytologisch onderzoek van de planten uit Zuid-Limburg wees uit dat de planten uit Gulpen en van de Dolsberg het chromosoomaantal $2n = 44$ hadden, die uit Terziet $2n = 36$. De vraag die toen werd gesteld luidde: welke van de drie cytotypen van *S. officinale* ($2n = 24, 40$ of 48) heeft gehybridiseerd met *S. asperum*? Aangezien zowel Strey als Britton materiaal uit botanische tuinen hadden gebruikt en dit materiaal slechts zelden „zuiver” is, werd besloten eerst authentiek Kaukasisch materiaal van *S. asperum* te bemachtigen. Men kan zich afvragen wat Kaukasisch materiaal met deze Zuidlimburgse planten te maken hebben, maar gezien de blauwachtige bloemen van de Zuidlimburgse planten moest worden gedacht aan een blauwbloemige *Symphytum*-soort. Een van de weinige blauwbloemige soorten is *S. asperum* en deze soort (en/of de bastaard met *S. officinale*) is in de vorige eeuw in diverse delen van Europa gekweekt als voederplant vanwege het zeer hoge eiwitgehalte, de snelle groei en de geringe eisen die de plant aan de grond stelt. Via het Botanisch Instituut te Leningrad gelukte het Kaukasisch materiaal (uit Naltchik) te verkrijgen. Dit had $2n = 32$, een chromosoomgetal dat wordt bevestigd door GRAU (1968) en GVINIASHVILI (1972). In het onderhavige onderzoek werd daarom van dit materiaal uitgegaan en werden de resultaten van Strey en Britton niet verder

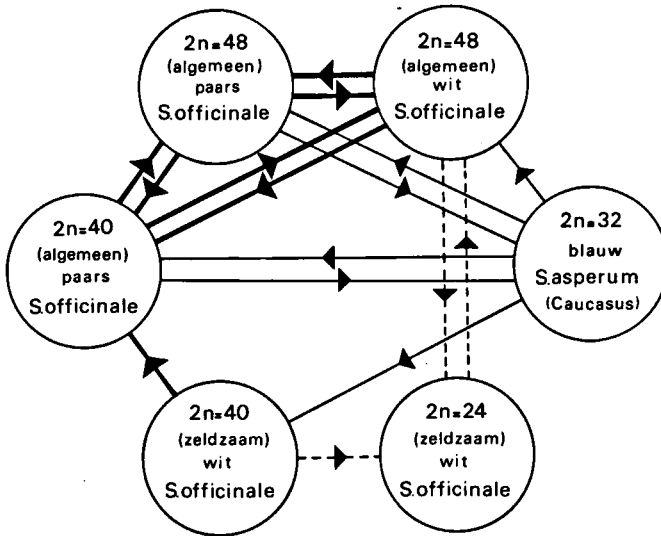


Fig. 1. Schema van kruisingen tussen *S. asperum* ($2n=32$) enerzijds en *S. officinale* ($2n=24, 40, 48$) anderzijds. Ook intraspecifieke kruisingen tussen de drie inheemse cytotypen van *S. officinale* zijn vermeld, met aanduiding van de bloemkleur. Dikke lijnen verbinden cytotypen die onderling fertiel kruisen (F_1 en F_2 fertiel); dunne getrokken lijnen verbinden cytotypen die niet altijd kruisbaar zijn en een F_1 (en soms een F_2) leveren die niet volledig fertiel is. Gestippelde lijnen verbinden cytotypen die zeer moeilijk kruisbaar zijn en bij uitzondering een volledig steriele F_1 leveren. De richting van de pijlen correspondeert met de richting van de bestuiving. (Tekening D. Smit).

gebruikt omdat zij o.i. onjuist zijn. Intraspecifieke kruisingen in *S. officinale* (d.w.z. tussen de cytotypen), alsmede kruising tussen de cytotypen van *S. officinale* en *S. asperum* leverden het volgende resultaat op (zie tevens fig. 1):

- Paars- en witbloemige individuen van *S. officinale* ($2n=48$) kruisen zeer gemakkelijk en leveren een fertiele F_1 en F_2 .
- Paarsbloemige planten met $2n=40$ van *S. officinale* kruisen zeer gemakkelijk met paars- en witbloemige planten van *S. officinale* ($2n=48$), resulterend in fertiele bastaarden met $2n=44$.
- Witbloemige planten met $2n=40$ van *S. officinale* kruisen fertiel met paarsbloemige van hetzelfde cytotype, doch door de zeldzaamheid van de witbloemige zijn deze laatste slechts als stuifmeel-leveranciers gebruikt.
- De witbloemige planten van *S. officinale* met $2n=24$ kruisen niet met de andere cytotypen van *S. officinale*. Zij zijn in principe reproductief geïsoleerd. In een boomgaard bij IJsselstein staan witbloeiende planten met $2n=24$ en $2n=48$ door elkaar, gemengd met paarsbloeiende met $2n=48$. Zij kruisen daar niet. Na zeer veel mislukte pogingen gelukte het in de proeftuin twee (volledig steriele) bastaarden ($2n=36$) te verkrijgen na kruising van witbloemige met $2n=24$ en $2n=48$. Eenmaal werd een kunstmatige hybride ($2n=32$) verkregen, die eveneens steriel is, tussen witbloemige planten met $2n=24$ en $2n=40$.
- De roodknopige, helder blauw bloeiende planten van *S. asperum* ($2n=32$) leverden na kruising met *S. officinale* twee typen bastaarden: met $2n=36$ ($2n=32 \times 2n=40$) en

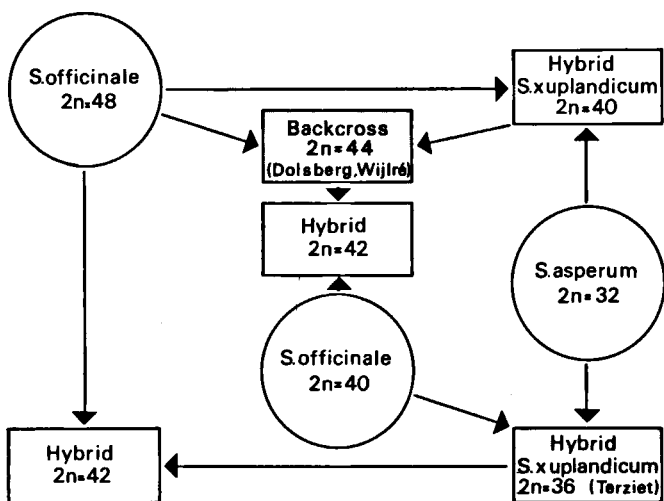


Fig. 2. Kruisingschema dat aangeeft hoe de bastaarden uit Zuid-Limburg ontstaan zijn. De bastaarden van de Dolsberg zijn verder gekruist met het $2n=40$ cytotype van *S. officinale*, die uit Terziet met het $2n=48$ cytotype van *S. officinale*. De ouders van iedere hybride staan in de vakken waaruit de pijlen komen. (Tekening D. Smit).

reciprook) en met $2n=40$ ($2n=32 \times 2n=48$ en reciprook; met uitzondering van *S. officinale* $2n=48\delta$, witbloeiend).

S. asperum bleek wel kuisbaar te zijn met het cytotype $2n=24$ van *S. officinale*. De gevormde bastaarden met $2n=36$ en $2n=40$ staan in de literatuur bekend onder de naam *S. \times uplandicum* Nyman.

Deze kunstmatige bastaarden werden vergeleken met de planten uit Zuid-Limburg. De planten uit Terziet ($2n=36$) kwamen overeen met de bastaard *S. \times uplandicum* ($2n=36$), zodat het zeer waarschijnlijk lijkt dat zij moeten worden beschouwd als bastaard tussen *S. asperum* en het $2n=40$ -cytotype van *S. officinale*. De planten van de Dolsberg en uit Gulpen ($2n=44$) waren beslist niet identiek met de bastaard ($2n=44$) tussen *S. officinale* $2n=40$ en $2n=48$. Deze laatste immers is volledig fertiel, mist de blauwachtige kleur van de bloem, is veel minder hoog en heeft een sterk aflopende bladvoet. De planten uit Gulpen en van de Dolsberg geleken daarentegen wel enigszins op de bastaard *S. \times uplandicum* ($2n=40$), doch de eerste hadden een iets meer aflopende bladvoet, iets langere kelk en zweemden wat minder naar blauw in de bloemkroon. Bovendien is de bastaard *S. \times uplandicum* ($2n=40$) eerder uitgebloeid dan de planten van de Dolsberg en is duidelijk meer fertiel dan deze. Een andere eigenschap van de bloem van *S. asperum* en *S. \times uplandicum* is dat de kroon van boven wijd open staat en niet, zoals bij *S. officinale* kroesvormig of urceolaat is. De planten van de Dolsberg hadden zeer zwak urceolate bloemen; hieruit blijkt dus in ieder geval de invloed van *S. officinale*.

Toen kwam de gedachte op dat de planten van de Dolsberg en uit Gulpen terugkruisingen zouden kunnen zijn van *S. \times uplandicum* ($2n=40$) en *S. officinale* ($2n=48$). Dit werd experimenteel getoetst en de gevormde bastaard ($2n=44$) geleele in alle eigenschappen

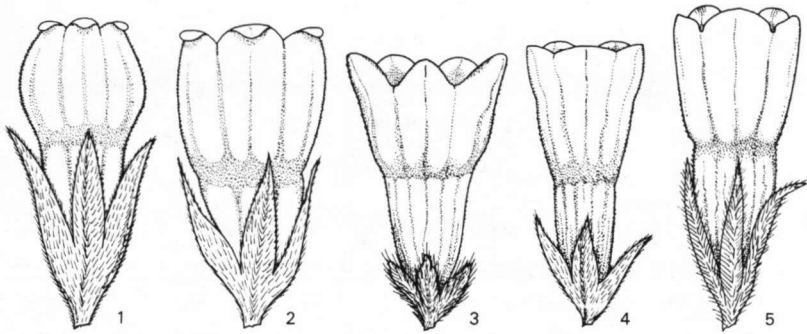


Fig. 3. De verhouding van kelk- en kroonlengte bij *S. officinale* (1: $2n=40$; 2: $2n=48$), *S. asperum* (3) en bij de bastaarden uit Terziet (4) en van de Dolsberg (5). De kroon bij *S. officinale* is urceolaaft (1, 2), bij *S. asperum* campanulaaft (3). (Tekening D. Smit).

sprekend op de Zuidlimburgse planten. Hiermede was derhalve het „raadsel” opgelost van alle Zuidlimburgse planten. In fig. 2 is de gang van zaken van de hybridisatie nogmaals uitgebeeld. Tevens is daar te zien dat de planten van de Dolsberg en uit Terziet nog verder kunnen worden doorgekruist, resulterend in (verschillende) hybriden met het chromosoomaantal $2n=42$. De planten uit Terziet leverden met *S. officinale* ($2n=48$) een min of meer steriele bastaard op met het chromosoomaantal $2n=42$. Deze bastaard neigt in al zijn kenmerken naar *S. officinale*, al is enige invloed van *S. asperum* toch nog wel merkbaar. De planten van de Dolsberg werden met 16 verschillende planten uit de *Symphytum*-collectie gekruist, behorend tot de drie cytotypen van *S. officinale* ($2n=24$, 40 , 48) en tot *S. asperum* ($2n=32$). Dit leidde in alle gevallen tot negatief resultaat wanneer de plant van de Dolsberg als eicelplant werd gebruikt, doch tot het ontstaan van twee bastaarden ($2n=42$) als pollen van een Dolsberg-plant werd gebruikt om een plant van het $2n=40$ type van *S. officinale* (Eempolder en Vinkeveen) te bestuiven en te bevruchten. Deze laatste bastaard is enigszins fertiel, is paars, roodpaars of lichtpaars bloeiend en neigt ook naar *S. officinale*. Bij alle bastaarden is de invloed van de kleine kelk van *S. asperum* merkbaar (ca. 10–20% van de lengte van de bloemkroon uitmakend) en van de campanulate, d.w.z. meer klokvormig uitstaande bloemkroon (i.p.v. kroesvormige of urceolate kroon van *S. officinale*). In fig. 3 zijn *S. officinale*, *S. asperum* en de Zuidlimburgse bastaarden afgebeeld; hierbij is de invloed van *S. asperum* duidelijk te zien.

Uit dit onderzoek blijkt dat *S. officinale* deel uitmaakt van een groot z.g. polyploid complex, dat nog niet volledig is onderzocht. In ieder geval zijn de cytotypen $2n=40$ en $2n=48$ nauw verwant en tot hybridisatie in staat, hetgeen ook op enkele plaatsen in de natuur kon worden waargenomen. Er bestaat een krachtige reproductieve isolatie binnen *S. officinale* tussen het cytotype $2n=24$ enerzijds en $2n=40/48$ anderzijds, terwijl dit niet gepaard gaat met een taxonomisch waardeerbare morfologische differentiatie tussen planten met $2n=24$ en $2n=48$. De morfologisch en oecogeographisch duidelijk van *S. officinale* af te grenzen soort *S. asperum* daarentegen kan kruisen met *S. officinale* en

aanleiding geven tot een zeer variabele zwerm van min of meer fertiele hybriden en terugkruisingsproducten, waarvan de Zuidlimburgse planten voorbeelden zijn.

De planten die in niet onbelangrijke mate hebben bijgedragen tot een beter begrip van dit polyploïde complex in het genus *Symphytum* groeien op de Dolsberg, een van de landschappelijk meest aantrekkelijke punten van het Limburgse land, dat Dr. F. P. Jonker aan zovelen getoond heeft met een verkwikkelijk enthousiasme. Aan hem draag ik dit artikeltje op, in dank voor de vele leerzame en aangename uren die ik met hem in Zuid-Limburg heb doorgebracht en die van zoveel invloed geweest zijn op het door mij later van hem overgenomen botanisch onderwijs aan farmaceutische studenten.

Literatuur

- BRITTON, D. M., 1951. Cytogenetic studies on Boraginaceae. *Brittonia* 7, p. 233–266.
- GADELLA, T. W. J. & E. KLIPHUIS, 1971. Cytotaxonomic studies in the genus *Symphytum* III. Some *Symphytum* hybrids in Belgium and the Netherlands. *Biol. Jaarb. Dodonaea* 39, p. 97–107.
- GRAU, J., 1968. Cytologische Untersuchungen an Boraginaceae I. *Mitt. Bot. Staatssamml. München* 8, p. 277–294.
- GVINIASHVILI, Ts., 1972. Some data on the karyology of Caucasian species of *Symphytum* L. with respect to their taxonomy (in Russian). *Bot. Zhurn.* 57, p. 1120–1126.
- STREY, M., 1931. Karyologische Studien an Boraginoideae. *Planta* 14, p. 682–730.

Summary

Two different hybrids in the genus *Symphytum* were collected in the Dutch province of Limburg, the first near Terziet ($2n=36$), the second in Gulpen and on the Dolsberg between Gulpen and Wijre ($2n=44$). The first mentioned plants were indistinguishable from artificial hybrids between the $2n=40$ form of *S. officinale* and *S. asperum* ($2n=32$), the other hybrids were identical with the backcross of *S. × uplandicum* ($2n=40$) with the *officinale* parent ($2n=48$). These hybrids were compared with some other intraspecific hybrids of *S. officinale* and with other hybrids between *S. officinale* and *S. asperum*.