

Classificatie en sexualiteit bij *Taraxacum*

door

A. A. STERK en J. C. M. DEN NIJS (Vakgroep Bijzondere Plantkunde, Amsterdam)

I. Inleiding

Lange tijd is gedacht dat het geslacht *Taraxacum* soortenarm en eenvormig was. LINNAEUS (1763) onderscheidde *Taraxacum* niet als apart geslacht, maar bracht de paardebloemen onder bij *Leontodon*, als de soort *Leontodon taraxacum*. DE CANDOLLE (1838) geeft 75 jaar later een bewerking van het geslacht in 3 secties met 30 soorten en deze indeling bleef gezaghebbend tot de laatste eeuwwisseling. Het was ook het uitgangspunt voor HANDEL-MAZZETTI (1907) voor zijn „Monographie der Gattung *Taraxacum*”, waarin hij het geslacht in 11 secties en 57 soorten verdeelt. Dit waren z.g. grote of Linneaanse soorten. Kleine soorten, d.w.z. eng-omgrensde soorten, waren in 1852 al onderscheiden door JORDAN.

De grote belangstelling voor *Taraxacum* ontstond evenwel tijdens de eeuwwisseling, toen in Zweden en Denemarken door Ostenfeld en Raunkiaer werd aangetoond dat paardebloemen zich op bijzondere wijze voortplanten. Ostenfeld vond paardebloemen zonder pollenkorrels, die toch zaden voortbrachten, terwijl Raunkiaer aantoonde dat ook gecastreerde bloemen zaden kunnen vormen. Beide onderzoekers kwamen tot de conclusie dat de zaden door agamospermie zouden worden gevormd, d.w.z. op een asexuele wijze zonder bevruchting; spoedig werd dit ook door cytologisch onderzoek, o.m. door Murbeck in 1904, bewezen. Het onderzoek bij *Taraxacum* werd nu snel geïntensiveerd en in de taxonomie ging men over tot het onderscheiden van de eng-

begrensdde kleine soorten, waarvan het aantal snel steeg tot in de honderden. Dit onderzoek vond vooral plaats in de Scandinavische landen en Finland. Buiten NW-Europa gebruikte men overwegend nog de grote soorten van Handel-Mazzetti.

Dit veranderde toen J. L. van Soest in de jaren dertig zijn onderzoek aan *Taraxacum* begon. Hij sloot met zijn werk aan bij de Nooroeuropese auteurs en ging ook over tot het onderscheiden van kleine soorten. Van zijn scherp inzicht in de vormvariatie bij *Taraxacum* en zijn grote publicistische arbeid (zie literatuurlijst elders in dit nummer) is een grote invloed uitgegaan, als gevolg waarvan de kleine soorten in Europa en daarbuiten nu algemeen worden aanvaard. Een uitzondering hierop vormen Amerikaanse auteurs, die nog veelal de grote soorten van Handel-Mazzetti gebruiken.

Door de voortgang van het onderzoek in de laatste decennia is het aantal secties en soorten sterk toegenomen. Er worden nu ± 36 secties onderscheiden met ± 2000 soorten en *Taraxacum* behoort hiermee tot de grote Composieten-geslachten. Het geslacht komt in alle werelddelen voor; in Zuid-Azië en in de grootste delen van Amerika en Afrika zijn paardebloemen evenwel niet inheems, maar door de mens ingevoerd en ingeburgerd. In Europa, het best onderzochte deel van het areaal, zijn ca. 1200 soorten beschreven in 21 secties (RICHARDS & SELL, 1976). Van 2 Europese secties is er een recente monografie, nl. van de sectie *Palustria* met 48 soorten (VAN SOEST, 1965) en de sectie *Erythrosperma* met 115 soorten (DOLL, 1973).

Bij dit alles moet evenwel worden opgemerkt dat van grote delen van Europa nog geen overzicht van de *Taraxacum*-flora bestaat; van de volgende landen bestaan meer of minder uitvoerige *Taraxacum*-bewerkingen: België, Denemarken, Engeland, Nederland, Noorwegen, Rusland, IJsland, Zweden en Zwitserland (zie RICHARDS & SELL, l.c.). Gezien het bovenstaande valt het dan ook te verwachten dat het aantal soorten nog sterk zal stijgen bij toekomstig onderzoek.

Omdat nog slechts een klein deel van het areaal relatief goed is onderzocht, kunnen weinig plantengeografische conclusies worden getrokken met betrekking tot de microspecies. Duidelijk is wel dat er een grote variatie bestaat in areaalgrootte. Sommige hebben een areaal dat zich over grote delen van Europa uitstrekt, b.v. *Taraxacum rubicundum*, die voorkomt van Zuid-Scandinavië tot in het Middellandse Zeegebied en die ingeburgerd is in delen van de U.S.A. Andere soorten hebben een klein areaal, zoals *T. agaurum*, die endemisch is in Nederland en die alleen wordt gevonden in het Duindistrict van Noordwijk tot Voorne. Er zijn zelfs soorten bekend die slechts op één plaats zijn gevonden, zoals *T. westhoffii*.

Ook van de oecologie der meeste microspecies weten we betrekkelijk weinig. Bekend is wel dat *Taraxacum*-soorten in zeer uiteenlopende habitats kunnen voorkomen, zowel in laagland als in het hooggebergte, in droge en vochtige habitats, in voedselrijke en voedselarme, onder oceanische, continentale, arctische en mediterrane omstandigheden.

Duidelijk is dat vele soorten gebonden zijn aan anthropogene habitats, maar dit geldt niet voor alle. Er zijn soorten, die weinig anthropogene invloeden kunnen verdragen en die b.v. in ons land tot de zeldzame en bedreigde soorten behoren, zoals *Palustria*- en *Spectabilia*-soorten van schraalgraslanden van de Pijpestrootjes-orde (Molinietales).

Een goed overzicht van de huidige kennis van het geslacht *Taraxacum* geeft DOLL (1974); voor meer gedetailleerde overzichten, zie RICHARDS & SELL (1976) en RICHARDS (1970a en b, 1972a en b, 1973). De betekenis van Van Soest bij de ontwikkeling van de kennis van het genus *Taraxacum* met name van de systematiek en de phytogeografie is groot. Een indruk hiervan geeft de literatuurlijst op pag. 120. Een enkel punt zal nog

worden genoemd. Belangrijk is de bijdrage van Van Soest voor de indeling van het geslacht in secties. In het overzicht dat DOLL (1974) geeft van het genus *Taraxacum* worden 36 secties genoemd; van 15 daarvan is Van Soest de auteur. Enkele hoogtepunten uit zijn oeuvre zijn vervolgens: de *Taraxacum*-flora van België (VAN SOEST, 1956; 1961), van Zwitserland (VAN SOEST, 1969), van Nederland (HAGENDIJK, VAN SOEST & ZEVENBERGEN, 1975 en in voorbereiding), de behandeling van *Taraxacum* in Flora Iranica (VAN SOEST, 1977), de monografie van de sectie *Palustria* (VAN SOEST, 1965), de beschrijving van de *Taraxacum*-soorten van India, Pakistan en omliggende landen, uitvloeisel van zijn reis naar de Himalaya (VAN SOEST, 1963), de plantengeografische studie van *Taraxacum* (VAN SOEST, 1958).

II. De *Taraxacum*-classificatie in Nederland

Voor de begingeshiedenis van de *Taraxacum*-classificatie in ons land, zie VAN SOEST (1939, 1942 en 1955). Bij VUYCK (1902) vinden we een zeer summiere en naar huidige maatstaven zeer onvolledige indeling. Het zelfde geldt voor de oudere drukken van de flora's van Heukels en van Heukels-Wachter. In HEUKELS-WACHTER (1934) wordt één *Taraxacum*-soort onderscheiden, *Taraxacum officinale* Web. met 3 ondersoorten, t.w.: subsp. *palustre* (overeenkomend met de sectie *Palustria* en sectie *Spectabilia* ?), subsp. *officinale* (overeenkomend met de sectie *Vulgaria*) en subsp. *levigatum* (overeenkomend met de secties *Obliqua* en *Erythrosperma*).

Een moderne indeling van de Nederlandse *Taraxaca* met een verkorte sleutel van Dahlstedt geeft VAN SOEST (1939). Deze indeling noemt de *Vulgaria*, *Palustria*, *Obliqua*, *Dissimilia* en *Erythrosperma*; de *Spectabilia* zijn er nog niet bij. Deze groep verschijnt in VAN SOEST (1942) en alle in Nederland voorkomende secties zijn dan genoemd. De *Dissimilia* worden later ondergebracht bij de *Erythrosperma*. In 1942 zijn in totaal voor Nederland beschreven 21 soorten, waaronder 6 *Vulgaria*-soorten; in 1957 is dit opgelopen tot 42 soorten, waaronder 16 *Vulgaria*-soorten.

Voor de verdere ontwikkeling van de *Taraxacum*-systematiek is de samenwerking tussen prof. Van Soest en de heren A. Hagendijk en H. A. Zevenbergen van veel belang. Deze samenwerking dateert van het laatste deel van de jaren zestig. In 1975 publiceren HAGENDIJK, VAN SOEST & ZEVENBERGEN in Flora Neerlandica 42 soorten van de secties *Obliqua*, *Erythrosperma*, *Palustria* en *Spectabilia*. In de nabije toekomst zal de bewerking van de sectie *Vulgaria* eveneens door Hagendijk c.s. verschijnen. Volgens het voorlopige manuscript zal deze sectie in ons land 157 soorten omvatten, zodat er binnenkort voor Nederland 199 *Taraxacum*-soorten bekend zijn. Totaal zijn hiervan beschreven door Van Soest 16 soorten, door Hagendijk, Van Soest en Zevenbergen 59 soorten, door Van Soest, Hagendijk en Zevenbergen met andere auteurs 2 soorten en door andere auteurs 122 soorten.

Uit deze getalpen komt duidelijk de betekenis van Van Soest voor de Nederlandse *Taraxacum*-systematiek naar voren. Opmerkelijk is ook het belangrijke aandeel dat de heren Hagendijk en Zevenbergen in dit alles hebben gehad. Het blijkt dat het grootste deel van de in ons land voorkomende soorten, nl. 122, door andere dan de Nederlandse auteurs zijn beschreven; deze soorten komen vrijwel steeds ook buiten ons land voor. Het aantonen van deze 122 soorten voor ons land is een belangrijke bijdrage van de Nederlandse Taraxacologen.

III. De wijze van voortplanting

De vormenrijkdom bij *Taraxacum* hangt enerzijds samen met de wijze van voortplanting en anderzijds met polyploidie. Bij deze polyploidie is het basisgetal $x=8$. Er zijn diploïde *Taraxacum*-soorten ($2n=16$), triploïde ($2n=24$), tetraploïde ($2n=32$), pentaploïde ($2n=40$) en hexaploïde soorten ($2n=48$). De meeste soorten zijn triploïed; tetraploïde soorten komen weinig voor en pentaploïde en hexaploïde soorten zijn zeldzaam. De polyploidie is nauw verbonden met de wijze van voortplanting in die zin, dat de diploïde soorten steeds sexueel zijn en de polyploïden agamosperm.

Zoals reeds is opgemerkt is de agamospermie bij *Taraxacum* omstreeks de eeuwwisseling ontdekt. Hierbij worden de zaden in zo op het oog normale bloemen op asexuele wijze gevormd. Er is een aantal vormen van agamospermie bekend (zie RUTISHAUSER, 1967) en de vorm die bij *Taraxacum* voorkomt zal hierna worden besproken en vergeleken met de normale sexuele voortplanting.

a. De obligate agamospermie. Bij de eerste deling van de meiosis van de $2n (= 3x, 4x \text{ etc.})$ embryozakmoeder cel in de zaadknop paren de homologe chromosomen niet en worden niet over twee dochterkernen verdeeld, maar komen in één z.g. restitutie kern terecht, die dan ook het somatische chromosoomgetal heeft. De tweede meiotische deling verloopt normaal en er worden twee $2n$ embryozakcellen gevormd. Dit verschijnsel heet diplosporie. Eén van de twee embryozakcellen deelt verder en er wordt een 8-kernige embryozak gevormd met $2n$ kernen, waaronder de kern van de eicel. De eicel groeit zonder bevruchting, d.i. parthenogenetisch, uit tot een nieuwe $2n$ plant. Bestuiving is dus niet noodzakelijk en er treedt geen bevruchting op; we hebben hier te maken met asexuele voortplanting. Het resultaat van dit proces is dat de dochterplant genetisch volkomen identiek is aan de moederplant. Een ouderplant vormt met zijn nakomelingen een z.g. kloon. Deze vorm van agamospermie wordt obligate agamospermie genoemd in tegenstelling tot facultatieve agamospermie.

b. De normale sexuele voortplanting. Bij de eerste meiotische deling paren de homologe chromosomen wel en van ieder paar homologe chromosomen komt er één in de dochterkern terecht en er ontstaan zo twee haploïde (n) dochterkernen. De tweede meiotische deling verloopt normaal en er worden 4 haploïde embryozakcellen gevormd. Eén van deze cellen deelt verder en er wordt een 8-kernige embryozak gevormd met haploïde kernen, waaronder de haploïde kern van de eicel. De haploïde eicel wordt bevrucht door een haploïde zaadcel en er ontstaat een diploïde bevruchte eicel (zygote). Uit de zygote ontstaat weer een diploïde plant.

Bestuiving is hier dus noodzakelijk evenals bevruchting en we hebben te maken met sexuele voortplanting. Het resultaat is dat door de reductiedeling en door bevruchting (meestal via kruisbestuiving) de dochterplant zeer zelden genetisch identiek is aan de ouderplant. De sexuele voortplanting heeft dan ook een grote erfelijke variatie in het nageslacht tot gevolg.

c. De facultatieve agamospermie. Behalve sexuele voortplanting en obligate agamospermie is er nog een tussenvorm bekend, nl. de facultatieve agamospermie. We vinden dit bij de polyploïde, meestal triploïde ($2n=24$) soorten. Bij facultatief agamosperme planten paren in de eerste meiotische deling sommige chromosomen wel en andere niet, zodat er univalenten (ongepaarde chromosomen), bivalenten (gepaarde chromosomen) en multivalenten, meestal trivalenten (3 bijeenliggende chromosomen) voorkomen. Er treedt een eerste meiotische deling op en er ontstaan 2 dochtercellen, die daarna nog eenmaal delen, geheel volgens het patroon van de normale reductiedeling. Deze reductiedeling verloopt

onregelmatig, omdat de verdeling der chromosomen door het voorkomen van univalenten en multivalenten bij de eerste deling over de dochtercellen onregelmatig is. Belangrijk is nu dat bij de eerste meiotische deling er een zodanige verdeling van chromosomen kan optreden dat er ten slotte een aantal haploïde eicellen en pollenkorrels ($n = 8$) ontstaat. Naast deze haploïde chromosoomgetallen kunnen er natuurlijk ook andere, hogere aantallen voorkomen. De normale haploïde eicellen kunnen door haploïde zaadcellen worden bevrucht en er is dan sprake van sexuele voortplanting.

Het karakteristieke is nu dat bij deze facultatieve agamospermie ook restitutionele meiosen kunnen voorkomen, geheel volgens het patroon van de obligate agamospermie. Bij soorten met facultatieve agamospermie komen in één populatie diploïde sexuele individuen samen voor met polyploïde (triploïde) facultatief agamosperme individuen; zowel de diploïde als de polyploïde kunnen tot één en dezelfde microspecies behoren. Genetisch kunnen er bij facultatieve agamospermie zeer ingewikkelde situaties ontstaan; meestal is er een zeer grote genetische variatie in het nageslacht.

Bij obligate agamospermie zijn de klonen of mengsels van klonen vaak morfologisch van elkaar te onderscheiden en vertonen ook in hun oecologie en verspreiding een duidelijke identiteit. Hierbij komt dat zowel de morfologische als de oecologische eigenschappen door de asexuele voortplanting constant zijn in de opeenvolgende generaties. De obligate agamospermie levert dan ook de basis voor het onderscheiden van microspecies met een eigen niche en areaal.

De microspecies die vaak veel op elkaar lijken, zoals ook bij bepaalde (maar niet alle!) secties van *Taraxacum*, met name bij de sectie *Vulgaria*, het geval is, kunnen vaak alleen door specialisten, die jarenlang met deze planten omgaan, worden geïdentificeerd en herkend. Voorwaarde voor een systeem van microspecies is wel dat er geen hybridisatie optreedt, waardoor microspecies in elkaar kunnen opgaan of waardoor er nieuwe zouden kunnen ontstaan.

Voor het onderzoek is het dan ook van veel belang te weten welke van de hierboven genoemde wijzen van voortplanting in een bepaalde situatie voorkomt. Er zijn dan ook in de loop van het *Taraxacum*-onderzoek verschillende methoden ontwikkeld om de manier van voortplanting vast te stellen:

1. Door castratie.

Deze methode levert bij Composieten en ook bij paardebloemen grote technische moeilijkheden op, omdat de bloempjes zo klein zijn en de bouw nogal ingewikkeld is. Door Raunkiaer is nu een effectieve castratiemethode ontwikkeld; hierbij wordt bij de hoofdjes voordat ze opengaan eenvoudigweg het bovenste driekwart deel weggesneden. Van de bloempjes in het hoofdje worden de vruchtbeginsels niet geraakt, terwijl bestuiving nog niet kan hebben plaats gehad. Bij deze technisch eenvoudige, maar toch ingrijpende methode, treedt toch goede zaadvorming op in geval van agamospermie.

2. Door pollenonderzoek.

Door TSCHERMAK-WOESS (1949) is aangetoond dat het pollen van diploïde planten, die een regelmatige meiose hebben, regelmatig van grootte is en relatief klein. Bij triploïde planten met een onregelmatige meiose, zijn de pollenkorrels zeer onregelmatig van grootte en voor een deel zonder plasma; zij zijn relatief groter dan bij de diploïden. Deze methode, waarbij door pollenonderzoek het diploïed en sexueel zijn wordt

vastgesteld, blijkt in hoge mate betrouwbaar te zijn (voor details zie ook RICHARDS, 1970b).

3. *Via de zaadsetting der bloemen onder insectenvrije omstandigheden* (RICHARDS, 1970b). Sexuele planten zetten onder deze omstandigheden geen zaad, omdat *Taraxacum*-soorten (meestal) zelfincompatibel zijn; obligaat-agamosperme planten zetten voor ongeveer 95% zaad en facultief-agamosperme zetten voor ongeveer 40% zaad.
4. *Door het tellen der chromosomen*.
Diploïde planten zijn steeds sexueel.

IV. Hybridisatie bij *Taraxacum* in de natuur

Wanneer sexuele, facultatief-agamosperme en obligaat-agamosperme soorten bij elkaar voorkomen, kan hybridisatie optreden. Deze hybridisatie is in de natuur aangetroffen door FÜRNKRANZ (1961, 1964) in Oostenrijk tussen de macrospecies *Taraxacum officinale* Web. en *T. palustre* (Lyons) Symons en tussen *Taraxacum officinale* en *T. laevigatum* (Willd.) DC. en door RICHARDS (1970a) in Engeland tussen de diploïde sexuele *Taraxacum subcyanolepis* (sect. *Vulgaria*) als moederplant en de tetraploïde agamosperme *T. oxoniense* (sect. *Erythrosperma*) als vaderplant; verder tussen de diploïde sexuele *Taraxacum brachyglossum* (sect. *Erythrosperma*) als moederplant met de triploïde agamosperme *T. hamatum* (sect. *Vulgaria*) als vaderplant.

Ten aanzien van hybridisatie in de natuur kunnen op grond van het onderzoek de volgende conclusies worden getrokken (vgl. RICHARDS, 1970a):

1. Er kunnen hybriden optreden tussen sexuele soorten en agamosperme soorten, die reductioneel pollen of enig reductioneel pollen produceren; dit laatste kunnen vermoedelijk ook obligaat-agamosperme soorten in zekere mate doen.
2. Hybridisatie is alleen gevonden bij aanwezigheid van diploïde sexuele *Taraxacum*-planten.
3. Bij obligaat-agamosperme planten zijn nog nooit gereduceerde haploïde eicellen aangetroffen; waarschijnlijk kan bij deze soorten wel enig gereduceerd haploïed pollen voorkomen.
4. Bij obligaat-agamosperme planten begint de ongereduceerde eicel zich al te delen voordat de bloemen opengaan en bevruchting is dan ook na het opengaan der bloemen niet meer mogelijk. Bij obligaat-agamosperme planten is dan ook geen kruising mogelijk.
5. Er zijn kruisingen mogelijk zowel tussen soorten van één sectie als tussen soorten van verschillende secties.
6. Hybriden tussen secties zijn relatief eenvoudig op te sporen. Binnen één sectie zijn ze zeer moeilijk aan te tonen; de aanwezigheid van diploïde planten kan indicaties voor hybridisatie geven.
7. Hybriden tussen secties komen volgens RICHARDS (1970a) weinig voor. Hij onderzocht 7500 herbariumexemplaren en vond 8 gevallen van hybridisatie. Hierbij moet er rekening mee worden gehouden dat Taraxacologen de neiging hebben om selectief te verzamelen en om de moeilijke gevallen, wat hybriden natuurlijk zijn, niet in hun herbarium op te nemen.
8. Hybridisatie leidt tot taxonomisch onontrefelbare situaties.

Gebleken is verder dat hybriden bij *Taraxacum* tussen veel soorten experimenteel kunnen

worden gemaakt; de kruisingen worden vergemakkelijkt doordat de meeste diploïde seksuele *Taraxacum*-soorten obligaat-zelfincompatibel zijn.

V. Sexualiteit bij *Taraxacum* in Europa

Hybridisatie is, zoals reeds is opgemerkt, voor de classificatie, met name voor de identiteit der soorten, bij *Taraxacum* van veel betekenis en de vraag is dan ook of het verschijnsel veel of weinig in de natuur voorkomt. Hierover zijn de meningen tot nu toe niet geheel eenstemmig. Volgens FÜRNKRANZ (1966) komt het in Midden-Europa veel voor en volgens RICHARDS (1972b) is het over het algemeen een zeldzaam fenomeen.

De mogelijkheid van hybridisatie hangt samen met het voorkomen van seksuele soorten. Volgens RICHARDS (1970a) is $\pm 10\%$ van de *Taraxacum*-soorten seksueel. Hiervan zit echter het grootste deel in de meer of minder primitieve Aziatische secties. In de meer geëvolueerde Europese secties komen slechts enkele seksuele soorten voor (RICHARDS & SELL, 1976). In Europa zijn tot nu toe de volgende seksuele soorten gevonden: 4 soorten uit Zuid-Europa, 1 uit Polen, 1 uit Zweden, 3 uit Engeland, 2 uit Tsjecho-Slowakije en enkele soorten uit de secties *Vulgaria* en *Erythrosperma* uit Oostenrijk en Zwitserland, die niet tot op het microspeciesniveau zijn gedetermineerd. Op het totaal van de circa 1200 in Europa beschreven soorten is het aantal seksuele soorten dus zeer gering.

Wanneer de literatuur over de verspreiding der diploïden en polyploïden in Midden- en Noord-Europa meer in detail wordt gezien, dan komt duidelijk naar voren dat in Noord-Europa de polyploïde soorten overheersen en dat de diploïde soorten er zeer zelden voorkomen. Ons onderzoek verricht aan ± 70 Nederlandse microspecies bevestigt dit beeld. Diploïde soorten zijn in ons land nog niet aangetroffen. In Oostenrijk, in de omgeving van Wenen (FÜRNKRANZ, 1966) daarentegen komen diploïde soorten plaatselijk algemeen voor; vermoedelijk ook bij Zürich in Zwitserland (MÜLLER, 1972). Vragen die nu rijzen zijn: hoe is de verspreiding der diploïden en polyploïden in Midden-Europa en hoever noordelijk komen de diploïde soorten voor? Om in deze vragen inzicht te verkrijgen zijn vanuit het Hugo de Vries-laboratorium in 1977 en 1978 inventarisatierizen ondernomen naar Midden-Europa en is dit jaar een transect gelegd vanaf Zuid-Duitsland naar Nederland, waarbij iedere 40–60 km een aantal populatiesteekproeven zijn genomen. Er zijn thans ongeveer 100 populaties bemonsterd; van een 70-tal zijn nu in totaal ± 1500 planten onderzocht. Hierbij zijn ook enkele vindplaatsen van diploïden van Fürnkranz en Müller opnieuw bemonsterd. De details van het onderzoek zullen elders worden gepubliceerd; de hoofdlijnen ervan worden hieronder kort besproken.

De planten zijn onderzocht op ploëdiegraad met de pollenmethode (zie pag. 182). Van ongeveer 20 planten uit Zwitserland, Oostenrijk en Zuid-Duitsland zijn als controle op de pollenmethode chromosoomtellingen verricht en in alle gevallen werd de uitkomst van de pollenanalyse bevestigd. De resultaten van deze pollenanalyses zijn in *fig. 1* samengebracht. Ze maken duidelijk dat diploïden in het onderzochte Vooralpen-gebied zeer algemeen voorkomen, met uitzondering van het Oostenrijkse Bundesland Salzburg. In het onderzochte transect in Zuidwest-Duitsland, dat een dicht net van steekproeven omvat, zijn diploïden tot de hoogte van Stuttgart aangetroffen. In het Boheems-Beierse Woud komen de meest noordelijke diploïden uit de omgeving van Passau. Het ziet er dus voorlopig naar uit dat er in de strook van Stuttgart naar Passau een overgangszone aanwezig is, waar de diploïden uit het zuidelijke gebied in de populaties geleidelijk aan plaats maken voor vnl. triploïden uit het noordelijke gebied. De grenzen in oostelijke,

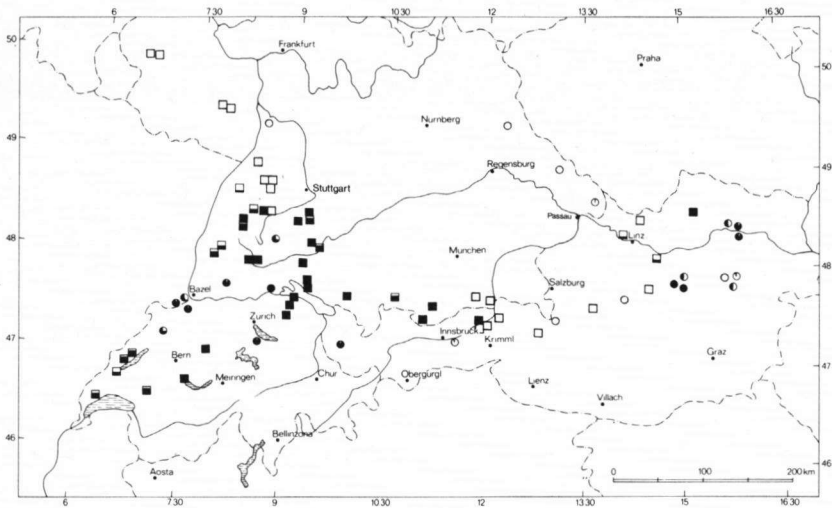


Fig. 1. De verspreiding van diploïde en polyploïde taxa van het geslacht *Taraxacum* Wigg. sectie *Vulgarica* in Midden-Europa.

○ = vindplaats, waar 30–50 planten zijn bestudeerd.

□ = vindplaats, waar 10 planten zijn bestudeerd.

De percentages diploïden zijn weergegeven in zwart, de polyploïden in wit.

westelijke en zuidelijke richting van het verspreidingsgebied der diploïden zijn nog niet vastgesteld, doch zullen worden nagegaan.

De planten die onderzocht zijn behoren alle tot de sectie *Vulgarica*. De verspreiding van de seksuele diploïde *Vulgarica*-planten blijkt dus veel groter te zijn dan b.v. door FÜRNKRANZ (1966) werd verondersteld, nl. dat zij beperkt zouden zijn tot een warmterefugium in de omgeving van Wenen. Uit het onderzoek van Müller wisten we al, dat de diploïde *Vulgarica*-soorten ook in Zwitserland voorkwamen, maar dat het verspreidingsgebied zo groot was en dat ze hierin zo frequent voorkwamen, was toch een verrassing.

Van de natuurlijke populaties zijn ook levende planten in de vorm van penwortels meegenomen en opgekweekt. Wat reeds in het veld was gezien, bleek ook weer in de proeftuin, nl. dat er een grote vormvariatie in de onderzochte steekproeven aanwezig was, waarin zonder moeite enkele tientallen nieuwe diploïde microspecies zouden kunnen worden onderscheiden, aangenomen dat het hier niet gaat om mogelijke uitsplitsingsproducten van kruisingen.

De vraag naar het voorkomen van hybriden, met name in het gebied van de diploïden, is door deze gegevens weer zeer actueel geworden. Men denke hierbij ook aan de *Taraxacum*-flora van Zwitserland van VAN SOEST (1969), die voor een deel in het onderzochte diploïdegebied ligt en waarin 235 microspecies worden onderscheiden. Onder deze 235 zijn evenwel veel alpiene soorten uit andere secties dan waarin de diploïden zijn aangetroffen. VAN SOEST (l.c.) vermeldt dat er nog geen diploïden in Zwitserland zijn gevonden.

Zoals reeds is opgemerkt, is het een moeilijk probleem om hybridisatie binnen één sectie in de natuur op te sporen, omdat de microspecies veelal zoveel op elkaar gelijken. Waarschijnlijk kan alleen biometrisch onderzoek enig soulaas geven. In verband met de

hybridisatie is het belangrijk, dat in het gebied der diploïden met een zekere regelmaat diploïde individuen zijn aangetroffen met een betrekkelijk hoog percentage steriel pollen (10–40%), terwijl bij de meerderheid der diploïden slechts 0–1% steriliteit normaal is. Dit zou er op kunnen wijzen, dat er verschillen in kruisbaarheid tussen de taxa (microspecies?) aanwezig zijn, hetgeen zou neerkomen op het bestaan van isolatiemechanismen tussen deze seksuele taxa.

Het gevonden verspreidingspatroon van diploïden en polyploïden stelt ons o.m. voor de volgende plantengeografische en oecologische problemen: welke zijn de verschillen in levensstrategie tussen diploïde seksuele en polyploïde agamosperme soorten en welke oecologische factoren bepalen dit verspreidingspatroon?

Er zijn aanwijzingen dat de diploïden een voorkeur hebben voor terreinen, die minder gestoord zijn, zoals „Mähwiesen” en minder voorkomen in „Fettweiden”, de sterker bemeste en begraasde weidegronden en wegbermen e.d.; in de sterker gestoorde terreinen zouden de polyploïden meer voorkomen. Het betreft hier geen absolute, maar graduele verschillen; in beide terreintypen kunnen diploïde en polyploïde soorten voorkomen. Dit hangt vermoedelijk samen met het grote verspreidingsvermogen van paardebloemen. FÜRNRANZ (1966) vermeldt ook de voorkeur van diploïden voor relatief de minst gestoorde vegetaties. Vooral de polyploïden zouden door hun kortere generatieduur, hun langere bloeiperiode en hogere zaadproductie geschikter zijn om in sterker gestoorde en meer wisselende omstandigheden te leven dan de diploïden, die een langzamer groeiritme hebben en een lagere zaadproductie (FÜRNRANZ, 1960).

Zeer waarschijnlijk is ook een belangrijke factor, dat de agamosperme populaties gemiddeld een hogere onmiddellijke ‘fitness’ hebben dan de seksuele populaties, waarin ten gevolge van recombinatie van genen relatief veel ongunstige, niet direct aan de actuele situatie aangepaste genotypen worden gevormd. Deze hoge onmiddellijke fitness is in extreme en instabiele milieus, zoals veel weilanden en wegbermen zijn, van veel betekenis voor de levenskansen.

De gevonden noordgrens van de diploïden zou kunnen samenhangen met een sterkere agrarische cultuurdruk op het landschap. De verspreiding kan er niet geheel door worden verklaard, omdat ook in niet – of zeer weinig – antropogene habitats in Noord-Europa zoals de duinen, slechts agamosperme polyploïden voorkomen.

Overigens is het een veel voorkomend verschijnsel bij polyploïde complexen, dat de diploïde componenten in relatief de meest natuurlijke milieus voorkomen (STEBBINS, 1971).

Het moet ook niet uitgesloten worden geacht dat klimaatsfactoren van invloed zijn op het verspreidingspatroon, alsmede historisch-plantengeografische factoren, waarbij aan de invloed van de laatste ijstijd kan worden gedacht.

Toekomstig onderzoek zal wellicht meer duidelijkheid brengen.

Ten slotte kunnen we concluderen, dat de betekenis van sexualiteit en hybridisatie voor de *Taraxacum*-classificatie nog geheel niet is opgelost. Duidelijk is geworden dat in bepaalde delen van Europa diploïde seksuele soorten algemeen voorkomen, meer dan tot nu toe bekend was en hier zou hybridisatie dan ook van belang kunnen zijn. Er zijn enerzijds aanwijzingen dat in deze gebieden hybridisatie inderdaad van veel betekenis is waardoor de classificatie in microspecies niet goed mogelijk zou zijn (FÜRNRANZ, 1966); anderzijds zijn er ook aanwijzingen dat er genetische isolatiemechanismen tussen seksuele taxa bestaan, waardoor het onderscheid in soorten (microspecies?) wel mogelijk zou zijn. Er

ligt hier dus nog een dankbaar veld van onderzoek open, waarvoor de basis mede gelegd is door het taxonomische werk van Prof. Van Soest.

De auteurs zijn veel dank verschuldigd aan de heer L. Dijkhuizen voor assistentie bij het nemen der steekproeven in 1977 en 1978, aan de heren P. Hilgersom en P. Uytslager, die dit jaar het transect van Zuid-Duitsland naar Nederland hebben bemonsterd en reeds ten dele uitgewerkt, aan mevr. Joke Bleeker voor technische assistentie en aan de heer H. J. Koerts Meijer, illustrator Vakgroep Bijzondere Plantkunde, voor het tekenen van de kaart.

Literatuur

- CANDOLLE, A. P. DE, 1838. *Prodromus systematis naturalis Regni Vegetabilis* 7 (1), p. 145*150.
- DOLL, R., 1973. Revision der sect. *Erythrosperma* Dahlst. emend. Lindb. f. der Gattung *Taraxacum* Zinn. Feddes Repert. 84, p. 1-180.
- , 1974. Die Gattung *Taraxacum*. Lutherstadt.
- FÜRNKRANZ, D., 1960. Cytogenetische Untersuchungen an *Taraxacum* im Raume von Wien. Österr. Bot. Zeitschr. 107, p. 310-350.
- , 1961. Cytogenetische Untersuchungen an *Taraxacum* im Raume von Wien II. Hybriden zwischen *T. officinale* und *T. palustre*. Österr. Bot. Zeitschr. 108, p. 408-415.
- , 1964. Cytologische Untersuchungen über experimenteller und natürlicher Hybriden bei *Taraxacum*. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. 78, p. 139.
- , 1966. Untersuchungen an Populationen des *Taraxacum officinale*-Komplexes im Kontaktgebiet der diploiden und polyploiden Biotypen. Österr. Bot. Zeitschr. 113, p. 427-447.
- HAGENDIJK, A., J. L. VAN SOEST & H. A. ZEVENBERGEN, 1975. *Taraxacum* (behalve sectie *Vulgaria*). Flora Neerl. IV (9), p. 1-52.
- HANDEL-MAZZETTI, H. VON, 1907. Monographie der Gattung *Taraxacum*. Wien.
- HEUKELS-WACHTER, 1934. Geïllustreerde Schoolflora voor Nederland, ed. 11. Groningen.
- JORDAN, A., 1852. *Pugillus Plantarum Novarum*. Paris.
- LINNAEUS, C., 1763. *Species Plantarum*, ed. 2, Holmiae.
- MÜLLER, U., 1972. Zytologisch-embryologische Beobachtungen an *Taraxacum*-Arten aus der Sektion *Vulgaria* Dahlst. in der Schweiz. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübél 41, p. 48-55.
- RICHARDS, A. J., 1970a. Hybridization in *Taraxacum*. New Phytol. 69, p. 1103-1121.
- , 1970b. Eutriploid facultative agamospermy in *Taraxacum*. New Phytol. 69, p. 761-774.
- , 1972a. The karyology of some *Taraxacum* species from alpine regions of Europe. Bot. Journ. Linn. Soc. 65, p. 47-59.
- , 1972b. The *Taraxacum* flora of the British Isles. Suppl. *Watsonia* 9, p. 1-141.
- , 1973. The origin of *Taraxacum* agamospecies. Bot. Journ. Linn. Soc. 66, p. 189-211.
- & P. D. SELL, 1976. *Taraxacum* Wigg., in *Flora Europaea* 4, p. 332-343.
- RUTISHAUSER, A., 1967. Fortpflanzungsmodus und Meiose apomiktischer Blütenpflanzen. Wien.
- SOEST, J. L. VAN, 1939. Het geslacht *Taraxacum* in Nederland I. Ned. Kruidk. Arch. 49, p. 213-237.
- , 1942. Het geslacht *Taraxacum* in Nederland II. Ned. Kruidk. Arch. 52, p. 215-236.
- , 1955. *Taraxacum* Sectio *Vulgaria* Dt. in Nederland I. Acta Bot. Neerl. 4 (1), p. 82-107.
- , 1956. Les *Taraxacum* de Belgique I. Bull. Jard. Bot. Brux. 26, p. 211-235.
- , 1958. The phyto geography of *Taraxacum* with special reference to Europe. *Blumea* Suppl. 4, p. 60-67.
- , 1961. Les *Taraxacum* de Belgique II. Bull. Jard. Bot. Brux. 31, p. 319-389.
- , 1963. *Taraxacum* species from India, Pakistan and neighbouring countries. *Wentia* 10, p. 1-91.
- , 1965. *Taraxacum* Sect. *Palustria* Dahlstedt. Acta Bot. Neerl. 14, p. 1-53.
- , 1969. Die *Taraxacum*-Arten der Schweiz. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübél 42, p. 1-250.
- , 1977. *Taraxacum*. *Flora Iranica* 122, p. 223-285.
- STEBBINS, G. L., 1971. Chromosomal evolution in higher plants. London.
- TSCHERMAK-WOESS, E., 1949. Diploïdes *Taraxacum vulgare* in Wien und Niederösterreich. Österr. Bot. Zeitschr. 96, p. 56-63.
- VUYCK, L., 1902. *Prodromus Florae Batavae* I, 2e ed. Nijmegen.

Summary

The history of classification of the genus *Taraxacum* is shortly discussed and attention is paid to the significance of the taxonomical and phytogeographical studies of Professor Van Soest. The mode of reproduction and the occurrence of sexuality and hybridization in Europe is described. The results of an investigation of sexuality in about 70 populations found in the northern parts of Switzerland and Austria and in the southern part of Germany (B.R.D.) are concisely reported. It appears that sexuals are of common occurrence in this area and that there is a transitional zone from about Stuttgart to Passau in which the diploids in the populations are gradually replaced by polyploids. The diploids belong to the section *Vulgaria* and include a great number of forms. It is unknown whether these forms are the products of hybridization or if they indeed belong to genetically isolated (micro)species. The causes of the distribution of the diploid sexuals are unknown. They appear to have a slight preference for less disturbed habitats as compared with the polyploids. The transition from the diploids to polyploids in the populations may be caused by a more intensive agriculture in the area concerned and by climatic factors and may be influenced by historic phytogeographical factors. The distribution of the diploids and polyploids is shown in *fig. 1*; the percentage of the diploids are indicated in black, the polyploids in white.