

Enige opmerkingen over *Hieracium pilosella* L. in Nederland

door

TH. W. J. GADELLA en E. KLIPHUIS
(Instituut voor Systematische Plantkunde, Utrecht)

Inleiding

Het een zeer groot aantal soorten en ondersoorten tellende genus *Hieracium* is bij taxonomen terecht berucht. De voornaamste oorzaak hiervan is gelegen in het feit dat bij vele soorten en soortscomplexen het verschijnsel apomixis voorkomt, d.w.z. zaadvorming zonder voorafgaande bevruchting. Apomixis is de tegenhanger van amphimixis, zaadvorming na bevruchting, de situatie die men bij het merendeel van de Angiospermae aantreft. Apomixis heeft tot gevolg dat kleine individuele verschillen, die b.v. door mutatie ontstaan zijn, vele generaties lang kunnen worden gehandhaafd. Derhalve vormen de nakomelingen van een enkele ouderplant vaak min of meer gesloten eenheden. Naast apomixis komt bij vele taxa ook (facultatief) geslachtelijke voortplanting voor, waardoor segregatie van kenmerken optreedt en derhalve de polymorphie nog meer geaccentueerd wordt. TURESSON & TURESSON (1960) noemen planten met zowel apo- als amphimictische voortplanting apo-amphimicten. Naast deze apomictische en apo-amphimictische populaties komen bij vele soorten ook populaties voor waarvan de individuen zich uitsluitend onderling geslachtelijk voortplanten, de zogenaamde obligate amphimicten.

Embryologische studies (o.a. ROSENBERG, 1906, 1907; CHRISTOFF & CHRISTOFF, 1948; TURESSON & TURESSON, l.c.) brachten aan het licht op welke wijze de embryo's gevormd worden. Bij vele soorten van het subgenus *Pilosella* (waartoe de uitlopers vormende soorten behoren) ontstaat er nu een ongereduceerde embryozak, hetzij uit een nucellus-cel, hetzij uit het integument, terwijl de normale embryozakmoedercel degenerereert op een jong stadium. Dit verschijnsel wordt aposporie genoemd. Vervolgens ontwikkelt zich uit de ongereduceerde eicel op parthenogenetische wijze (dus zonder bevruchting) een embryo.

De grote mate van polymorphie heeft vele systematici voor grote problemen gesteld. Hoewel ZAHN (1923) een monographie schreef over het genus *Hieracium*, kan toch van dit eminente werk niet gezegd worden dat de aard van de intraspecifieke variabiliteit op een duidelijke manier wordt beschreven. Zo onderscheidt Zahn binnen *Hieracium pilosella* liefst 624 subspecies, die in enige groepen of greges worden samengevat. VAN SOEST (1927, 1929) bewerkte het Nederlandse materiaal van de *Pilosella*-groep — gedeeltelijk in samenwerking met Zahn — en vond nog eens 11 nieuwe subspecies. In totaal zouden in Nederland 35 subspecies voorkomen, waarvan echter deels geen beschrijvingen worden gegeven. In 1953 werd het subgenus *Pilosella* door DIJKSTRA, KERN, REICHELGT & VAN SOEST nader behandeld, waarbij o.a. het voorkomen van enige hybriden tussen *Hieracium pilosella* en andere soorten wordt beschreven.

Aangezien TURESSON & TURESSON (l.c.) duidelijk aangetoond hebben dat in Zweden bij zeer veel populaties geslachtelijke voortplanting voorkomt, lijkt het argument ontzenuwd dat het opstellen van talrijke subspecifieke eenheden nu eenmaal noodzakelijk is doordat apomixis optreedt. Bovendien ontbreken vergelijkende kweekproeven op enige schaal, zodat binnen het areaal van de soort de invloed van het milieu op verschillende vormen niet goed bekend is. Derhalve werd door de auteurs van dit artikel besloten een onderzoek in te stellen naar de variabiliteit van de 6 door Zahn beschreven soorten van de sectie *Pilosellina* (de rozet-vormende soorten die één hoofdje hebben) in West- en Centraal Europa. Dit onderzoek, dat nog vele jaren voortgezet zal moeten worden, zal hier alleen besproken worden in zoverre het betrekking heeft op inheems materiaal van *Hieracium pilosella*. Naast variabiliteitsonderzoek (gesteund door kweekexperimenten) komt onderzoek naar de voortplantingswijze van verschillende biotypen aan de orde, alsmede cytologisch onderzoek.

M a t e r i a a l e n m e t h o d e

In Nederland werden 432 planten uit 79 verschillende populaties uitgegraven en in potten geplaatst. 30 van de onderzochte populaties zijn afkomstig uit Texel (met in totaal 129 planten), 15 populaties (met 99 planten) uit Terschelling. Het materiaal van de Waddeneilanden werd bijeengebracht door de eerste auteur en diens echtgenote, het overige materiaal werd door beide auteurs verzameld.

Na enige weken werden worteltoppen gefixeerd in de fixatievloeistof Karpechenko en vervolgens gesneden op een dikte van 15 micron. De coupes werden gekleurd volgens de haematoxyline-methode van Heidenhain. Veel planten werden na de fixatie in de vrije grond gezet, op ruime afstand van elkaar.

Bij een aantal biotypen werden castratieproeven gedaan volgens de methode van TURESSON & TURESSON (l.c.). Met een scheermes wordt de ongeopende knop ge-

deeltelijk afgesneden (loodrecht op de as van de bloeiwijze-steel) en wel zodanig dat alle antheren verwijderd worden, doch de vruchtbeginsels onaangetast blijven. Daarna werden de gecasteerde knoppen omhuld en werd na enige weken gecontroleerd of zaadvorming optrad. Was de uitslag positief dan was de voortplantingswijze apomictisch.

Van de meeste planten is herbariummateriaal aanwezig in het Utrechts Herbarium.

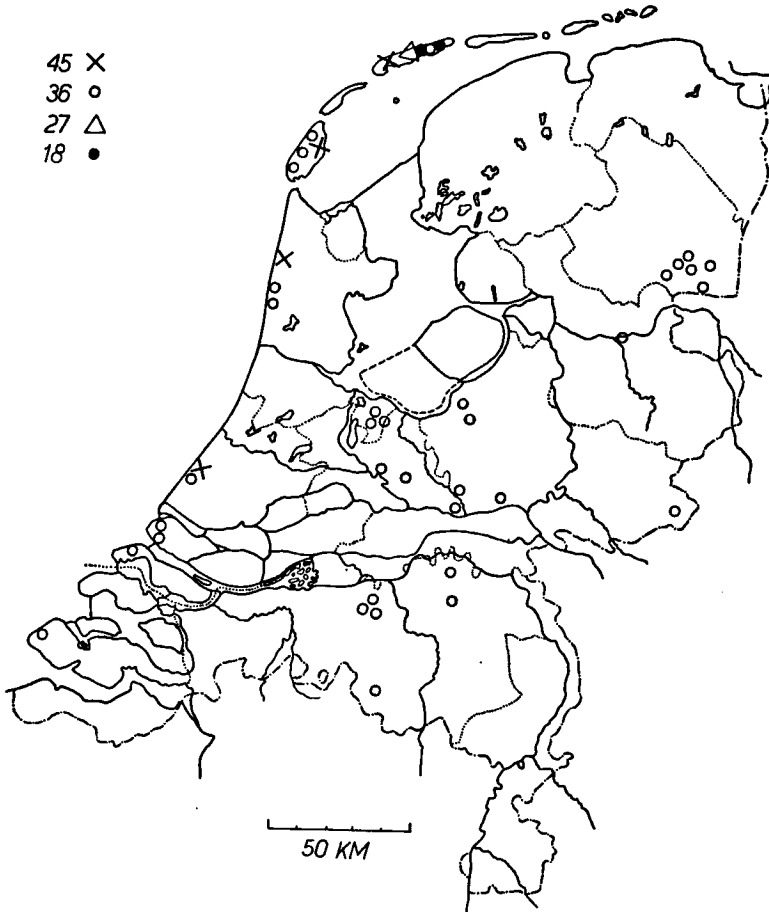


Fig. 1. De chromosoomaantallen van de tot dusverre onderzochte Nederlandse planten.

Resultaten

A. Cytologie

Nadat door GADELLA & KLIPHUIS (1963, 1966) reeds was aangetoond dat tetraploïde planten ($2n = 36$) voorkomen bij Maarn en bij Rhenen (Grebbeberg), werden na voortgezet onderzoek op verschillende andere vindplaatsen in Nederland planten met het chromosoomaantal $2n = 36$ aangetroffen. Echter op een viertal plaatsen

langs de kust werden pentaploïde planten ($2n = 45$) gevonden (Meyendel, ten N. van Scheveningen; Hondsbosse Zeewering; Waddendijk, ten N. van Oosterend op Texel; bospad langs de Studentenplak tussen het dorp West-Terschelling en paal 8). Op Terschelling werden daarnaast enkele diploïde ($2n = 18$) populaties aangetroffen (langs het pad in het bos van Formerum; tussen Lies en Hoorn in de duinen; ten Z. van het bos van Hoorn, noordelijk van het dorp Hoorn — zeer grote populatie —; op het Wytdune, oostelijk van Oosterend; op de tweede duintjes van de Boschplaat). In een populatie met diploïde planten werden twee triploïde ($2n = 27$) aangetroffen (populatie langs het pad in het bos bij Formerum).

De verspreiding van de cytotypen in Nederland wordt weergegeven in fig. 1, op de Waddeneilanden Texel en Terschelling in fig. 2.

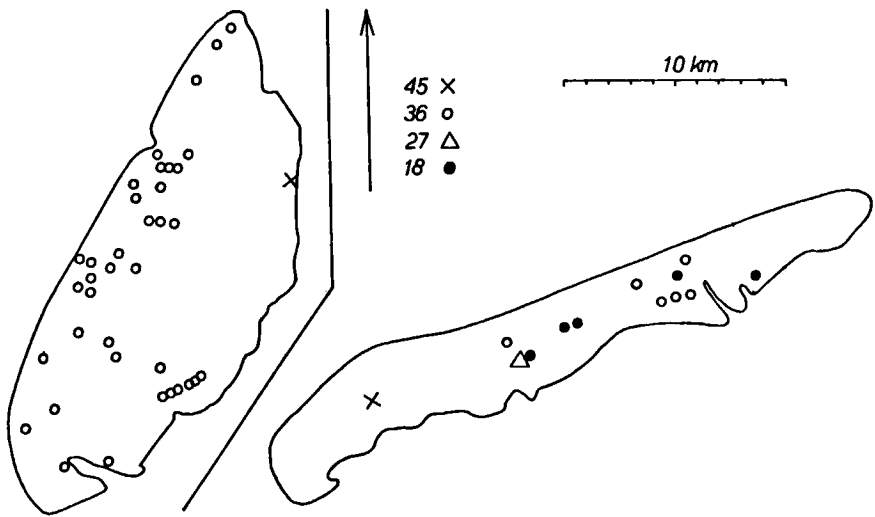


Fig. 2. De verspreiding op de Waddeneilanden Texel (links) en Terschelling (rechts).

B. Oecologie

Oecologisch onderzoek werd niet verricht. Alleen kon worden vastgesteld dat alle pentaploïde planten in hoge grazige vegetaties voorkomen, terwijl de di- en tetraploïde meer in open en verstoven plaatsen met geringe vegetatie groeien, in ieder geval niet tussen andere hoge planten in. Vaak vormen de tetraploïden grotere en dichter aaneengesloten klonen dan de diploïden.

C. Morphologie

Er bleek in morfologisch opzicht een scherpe scheiding te zijn tussen de diploïde planten enerzijds en tetra- en pentaploïde planten anderzijds. Deze verschillen komen in de natuur voor en blijven na kweken bestaan. Zij moeten dus een erfelijke basis hebben. De morfologische verschillen zijn de volgende:

a. Stolonen

Diploid: weinig, kort, dik, meestal gebogen, dicht en zeer lang behaard.

Tetra- en pentaploid: veel, langgerekt, meestal dun, op de grond liggend, beharing dicht of ijl.

b. Bladen aan de stolonen

Diploid: dicht opeenstaand, alle ongeveer even groot (tot een rozet opgehoopt).

Tetra- en pentaploid: uit elkaar staand, geleidelijk kleiner wordend.

c. Rozetbladen

Diploid: lancetvormig of langwerpig, meestal spits aan de top. De bovenzijde dicht tot zeer dicht met lange zijdeachtige haren bezet, de onderzijde hoofdzakelijk viltig.

Tetra- en pentaploid: lancetvormig tot langwerpig (soms min of meer lijnvormig), stomp of spits aan de top. Aan de bovenzijde meestal verspreid of dicht behaard, meestal korter en aanzienlijk minder dicht dan bij het diploïde type, de onderzijde hoofdzakelijk viltig.

d. Steel van het hoofdje

Diploid: 5—30 cm lang met lange onvertakte haren, klierharen en viltige haren.

Tetra- en pentaploid: 10—20 cm, weinig of dicht van onvertakte haren voorzien, meestal met klierharen, viltharen altijd aanwezig.

e. Hoofdje

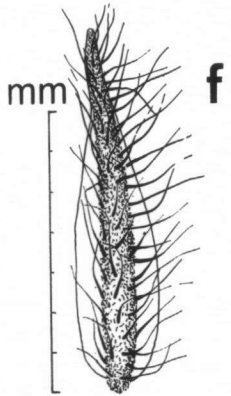
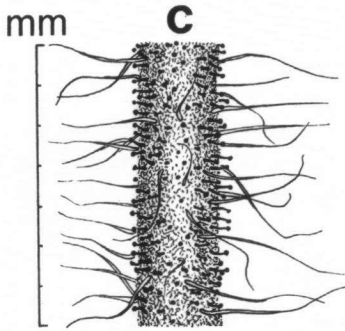
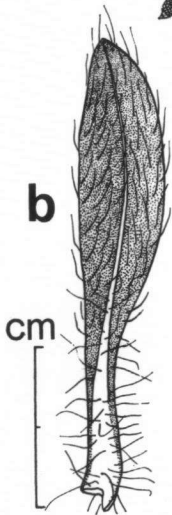
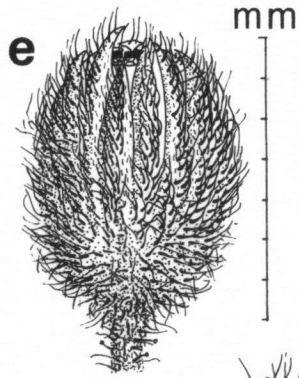
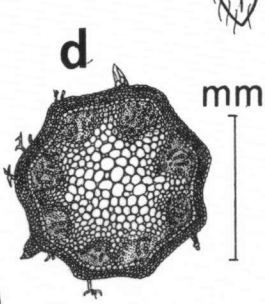
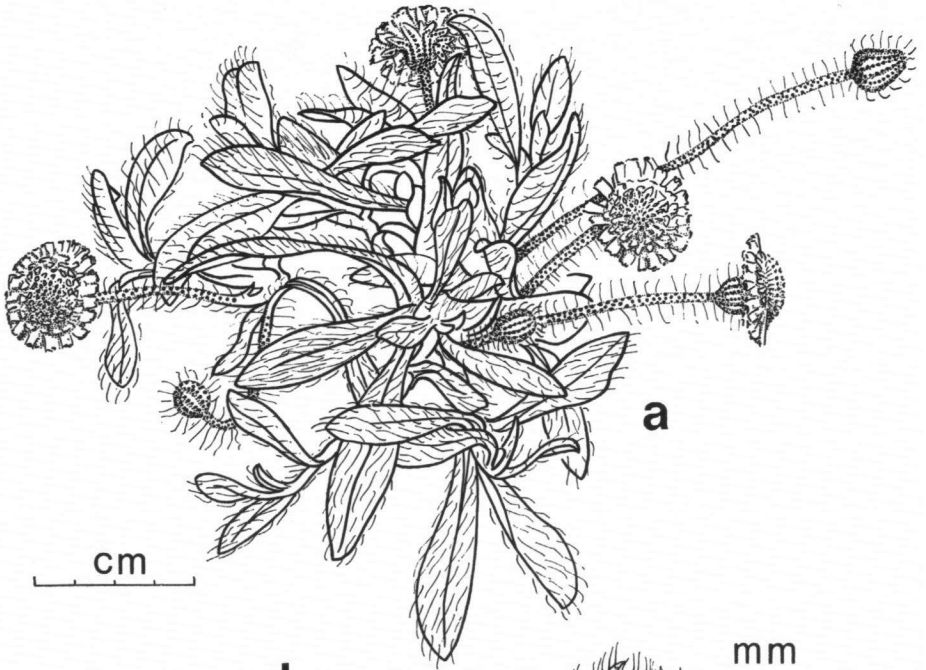
Diploid: in knoptoestand is het involucrum meestal afgerond aan de basis en 10—14 mm breed. De bracteeën van het involucrum tot 2,5 mm breed, spits, bezet met zeer lange en zijdeachtige haren, terwijl hier klierharen geheel en viltige haren geheel (of practisch geheel) ontbreken. Hoofdje tijdens de bloei meestal duidelijk groter dan bij de tetraploïden, bloemkleur duidelijk lichter dan bij de tetraploïden.

Tetra- en pentaploid: het involucrum is in knoptoestand wel of niet afgerond en 9—11 mm breed. Bracteeën tot 1,5 mm breed, spits, bezet met klierharen en gewone onvertakte haren in wisselende hoeveelheden, soms vrijwel uitsluitend met klierharen, soms practisch alleen met onvertakte gewone haren. Haren op de bracteeën meestal veel korter dan bij de diploïden. Hoofdje tijdens de bloei vaak kleiner dan bij de diploïden en donkerder geel.

In *fig. 3* en *4* wordt respectievelijk een diploïde plant (afkomstig uit Hoorn, Terschelling) en een tetraploïde plant (afkomstig uit Heelsum) afgebeeld.

De verschilpunten die het meest opvallend zijn, zijn de volgende: de dikke uitlopers van de diploïden met de aan de top opgehoopte even grote bladen, de dichte, lange en zijdeachtige beharing van de bladen van de diploïden, de brede lang behaarde involucraalbladen bij de diploïden en hun grote lichtgeel gekleurde hoofdjes.

Het triplöïde ($2n = 27$) materiaal, afkomstig uit het bos van Formerum, lijkt zeer veel op het diploïde materiaal dat er rijkelijk omheen groeide. De planten zijn iets slanker dan de diploïden, hebben grotere bladen en wat dunnere uitlopers.



D. Castratieproeven

Alle gecastreerde en vervolgens omhulde diploïde en tetraploïde planten leverden geen zaden op. Zij zijn dus amphimictisch. De omhulde pentaploïde planten leverden wel zaden op, zodat zij apomictisch moeten zijn. Deze proeven moeten echter op een veel grotere schaal genomen worden om tot definitieve conclusies te komen.

E. Kweekexperimenten

In ons land zijn de tetraploïde vormen van *Hieracium pilosella* zeer variabel, terwijl in het veld het diploïde type veel constanter is.

Bij het tetraploïde type komen in het veld grote verschillen voor in bladgrootte. Deze verschillen verdwijnen meestal na kweken. Zeer kleine planten met zeer kleine bladen uit het Goois Natuurreservaat en uit de duinen tussen Bergen en Schoorl werden reeds binnen een jaar in de proeftuin aanzienlijk groter. Ook treedt na het kweken in de bladbehang grotere uniformiteit op bij in het veld wel verschillend behaarde vormen.

De beharing van het involucrum is een veel constanter kenmerk. Er zijn biotypen met onbeklierde involucra (enige populaties van Texel en Terschelling), terwijl andere populaties zeer dicht beklieerde involucra vertonen. Deze kenmerken bleven na kweken in de proeftuin behouden. Voortgezet kweekonderzoek is echter noodzakelijk om de verschillen een aantal opeenvolgende jaren te bestuderen. Ook is het morphologisch verschil tussen tetraploïde en pentaploïde planten niet duidelijk.

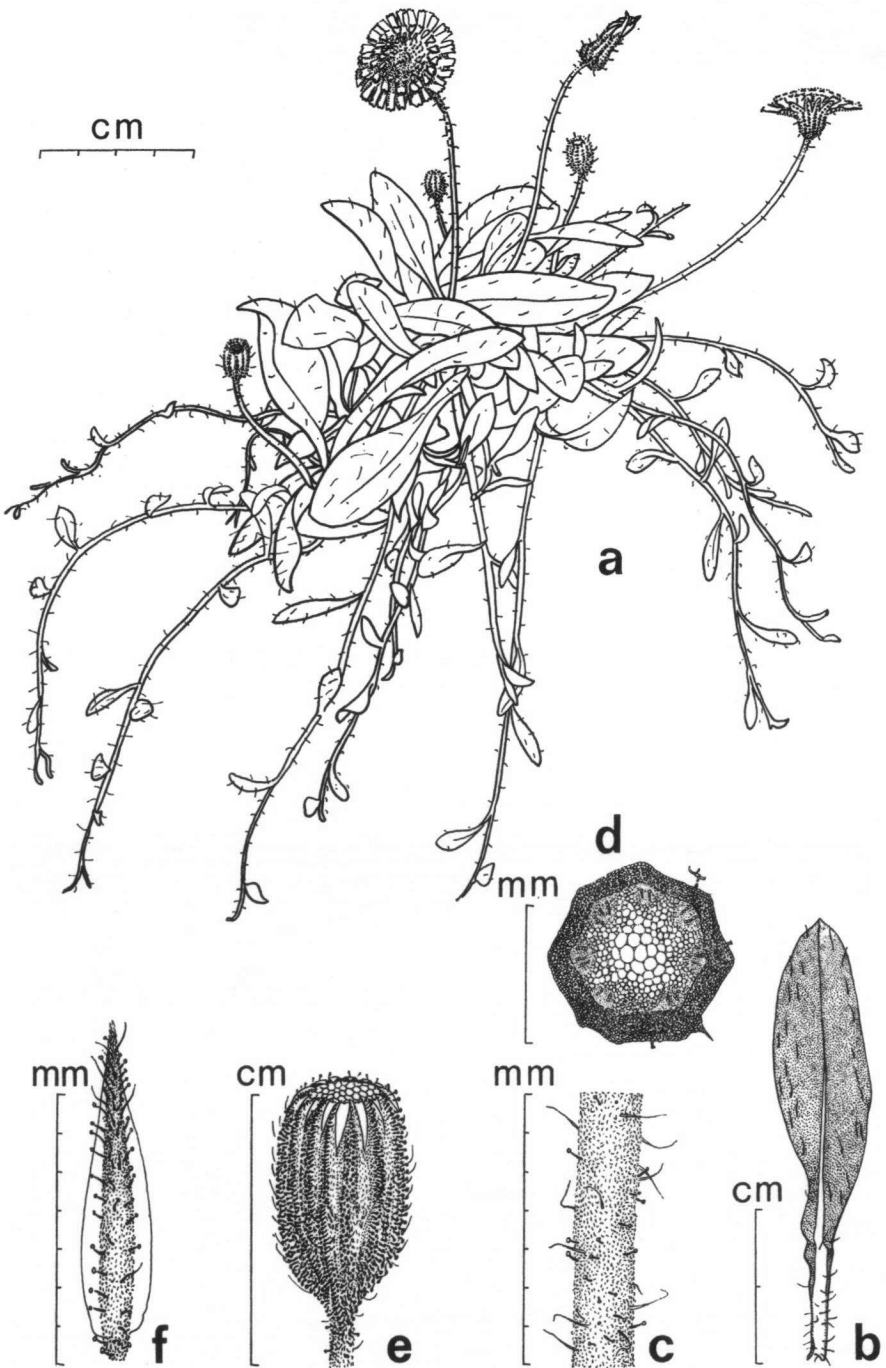
Discussie

De twee in morphologisch opzicht verschillende, duidelijk discontinu van elkaar gescheiden vormen, zijn reeds eerder beschreven. De diploïde sexuele vorm van Terschelling behoort tot de soort *Hieracium peleterianum* Mérat, het tetraploïde en pentaploïde materiaal tot *Hieracium pilosella* L. TURESSON & TURESSON (l.c.) gebruiken voor de diploïde soort de naam *Hieracium macrolepideum* Norrl., doch om prioriteitsredenen moet aan de naam *H. peleterianum* de voorkeur worden gegeven. Het betreft hier dus een duidelijk van *Hieracium pilosella* gescheiden soort die ook door de auteur van de monographie van het genus *Hieracium*, Zahn, wordt onderscheiden naast de 624 subspecies omvattende soort *Hieracium pilosella*.

In fig. 5 wordt een overzicht gegeven van de verspreiding in Europa van beide soorten. Op het oorspronkelijke kaartje geeft Zahn in feite een disjunct areaal aan voor *Hieracium peleterianum*. Nederland ligt echter dicht bij het noordelijke en bij het zuidelijke deel van het areaal. Het was op grond van dit verspreidingsgebied helemaal niet onmogelijk dat *H. peleterianum* in ons land zou kunnen voorkomen. De verspreiding binnen ons land is echter nog een probleem, dat door voortgezet veld- en herbariumonderzoek zal kunnen worden opgelost.

In cytologisch opzicht sluit *H. peleterianum*, afkomstig uit Terschelling, goed aan bij het door Turesson & Turesson onderzochte materiaal, dat ook in Zweden meestal diploid bleek te zijn. Materiaal uit de Franse Alpen was eveneens gekenmerkt door

Fig. 3. Een diploïde plant afkomstig uit Hoorn, Terschelling ($2n = 18$). Deze plant behoort tot de soort *Hieracium peleterianum* Mérat. a: habitus; b: blad; c: steel van het hoofdje; d: dwarse doorsnede van c; e: hoofdje in knoptoestand; f: bractee.



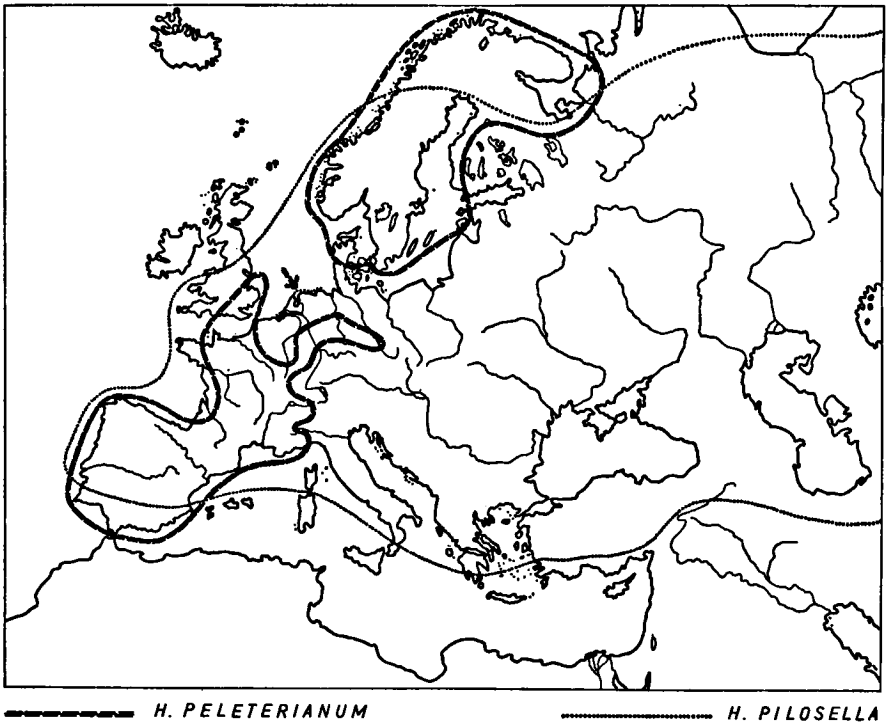


Fig. 5. De verspreiding in Europa van *Hieracium peleterianum* Mérat en *Hieracium pilosella* L. (gewijzigd naar ZAHN, 1923, p. 1150). De verspreiding in Nederland van *H. peleterianum* wordt door een pijl aangegeven.

het chromosoomaantal $2n = 18$ en komt morfologisch sterk overeen met de Terschellingse planten.

Oecologisch en vegetatiekundig onderzoek zal nodig zijn om uit te maken of de beide soorten een verschillende oecologische preferentie bezitten. Voor zover bekend komen beide op Terschelling niet door elkaar voor.

Over het triploïde materiaal valt nog niets met zekerheid te zeggen. Gezien het feit dat op ca. 1 km afstand een vrij grote populatie met tetraploïde planten van *Hieracium pilosella* voorkwam, is het niet uitgesloten te achten dat de triploïde planten beschouwd moeten worden als een hybride tussen *Hieracium pilosella* en *H. peleterianum*. Castratieproeven zijn nodig om iets meer te weten te komen over het voortplantingsmechanisme bij deze planten. De planten bloeiden rijkelijk in de proeftuin en vormden daar volop zaad. Het is niet zeker of deze zaden zijn ontstaan door apomixis of door bevruchting na open bestuiving. In het laatste geval zou het interessant zijn te weten welke plant het stuifmeel heeft geleverd. Enige zaden van de triploïde planten zijn verzameld en zullen volgend jaar worden uitgezaaid. Cyto-

Fig. 4. Een tetraploïde plant afkomstig uit Heelsingum ($2n = 36$). Deze plant behoort tot *Hieracium pilosella* L. a: habitus; b: blad; c: steel van het hoofdje; d: dwarse doorsnede van c; e: hoofdje in knoptoestand; f: bractee.

logisch onderzoek van deze planten kan mogelijk meer inzicht verschaffen over hun wijze van ontstaan.

Uit het bovenstaande blijkt dat nog heel wat onopgeloste problemen bestaan bij de soort *Hieracium pilosella*. Derhalve houden de auteurs van dit artikel zich aanbevolen voor goed verzameld herbariummateriaal (met uitlopers, hoofdjes vóór, tijdens en na de bloei), alsmede voor uitgegraven planten en voor zaden. Speciaal materiaal uit het Duin- en Waddendistrict is van belang.

S a m e n v a t t i n g

Een experimenteel systematisch onderzoek toonde aan dat in Nederland 4 cytotypen binnen de sectie *Pilosellina* van het genus *Hieracium* voorkomen. Er zijn diploïde ($2n = 18$), triploïde ($2n = 27$), tetraploïde ($2n = 36$) en pentaploïde ($2n = 45$) planten. Morphologisch behoren deze planten tot twee groepen, enerzijds de di- en triploïde planten, anderzijds de tetra- en pentaploïde. De verschillenmerken bleven bestaan na kweekexperimenten. De di- en triploïde planten behoren tot de soort *H. peleterianum* Mérat, de tetraploïde en pentaploïde tot *Hieracium pilosella* L.

D a n k b e t u i g i n g

De auteurs willen gaarne hun dank betuigen jegens de Directie van de Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland en de Directeur van het Staatsbosbeheer voor het verschaffen van faciliteiten om planten te verzamelen en te bestuderen in natuureservaten. Tevens willen zij hun dank betuigen aan de heer H. Rypkema voor het door hem geleverde tekenwerk, aan mejuffrouw G. Leenders voor het vervaardigen van de microscopische preparaten en aan de heer L. de Nijs voor het zorgvuldige kweken van het materiaal.

Dit onderzoek werd verricht in het Instituut voor Systematische Plantkunde, Lange Nieuwstraat 106, Utrecht (directeur Prof. Dr. J. Lanjouw).

Literatuur

- CHRISTOFF, M. & M. A. CHRISTOFF, 1948. Meiosis in the somatic tissue responsible for the reduction of chromosome number in the progeny of *Hieracium hoppeanum* Schult. *Genetics* 33, p. 36—42.
- DIJKSTRA, S. J., J. H. KERN, TH. REICHEL & J. L. VAN SOEST, 1953. Sur quelques *Hieracia* subg. *Pilosella* des Pays-Bas. *Acta Bot. Neerl.* 2, p. 522—534.
- GADELLA, TH. W. J. & E. KLIPHUIS, 1963. Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands. *Acta Bot. Neerl.* 12, p. 195—230.
- & —, 1966. Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands II. *Proc. Roy. Neth. Acad. Sci. Ser. C*, 69, p. 541—556.
- ROSENBERG, O., 1906. Über die Embryobildung in der Gattung *Hieracium*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 14, p. 157—161.
- , 1907. Cytological studies on the apogamy in *Hieracium*. *Bot. Tidsskr.* 28, p. 143—170.
- SOEST, J. L. VAN, 1927. Het geslacht *Hieracium* in Nederland III. *Nederl. Kruidk. Archief* 37, p. 171—222.
- , 1929. Het geslacht *Hieracium* in Nederland IV. *Nederl. Kruidk. Archief* 39, p. 103—141.
- TURESSON, G. & B. TURESSON, 1960. Experimental studies in *Hieracium pilosella* L. I. Reproduction, chromosome number and distribution. *Hereditas* 46, p. 717—736.
- ZAHN, K. H., 1923. *Hieracium*. *Das Pflanzenreich* IV, 280.

Summary

In the Netherlands two morphologically distinct groups of plants occur in the section *Pilosellina* of the genus *Hieracium*. The diploids and (very rarely occurring) triploids are restricted (as far as is known up till now) to the Isle of Terschelling and belong to the species *Hieracium peleterianum* Mérat, whereas the tetra- and pentaploids belong to the species *H. pilosella*. This is the first record of *Hieracium peleterianum* for the Netherlands.