

## Onvruchtbaarheid, een vruchtbaar terrein van studie

door

T. W. J. GADELLA

(Instituut voor Systematische Plantkunde, Utrecht)

JACOBS (1969, 1970) vestigt in een tweetal tijdschriftartikelen de aandacht op het grote gebrek aan kennis betreffende het tijdstip van de rijpheid van de vruchten van een groot aantal *Angiospermae*. Het is duidelijk dat hier een interessant terrein braak ligt en dat wij terecht kunnen spreken van een vruchtbaar terrein van studie. Het lijkt mij echter niet alleen van belang te weten wanneer vruchten rijp zijn, maar ook of de betreffende plant (of alle planten van een populatie) in staat is (zijn) tot vruchtvorming en zaadzetting. Vooral de beoefenaar van de experimentele plantensystematiek is in het algemeen zeer geïnteresseerd in allerlei aspecten betreffende de voortplanting van de plant en derhalve zeer zeker ook in de vruchtvorming. Gezien de positieve reacties die Jacobs ontving van de zijde van floristen, zou ik door dit artikel de aandacht willen vestigen op enige andere problemen die tijdens het door Jacobs bedoelde onderzoek zonder veel moeite kunnen worden bestudeerd.

Allereerst wil ik wijzen op het feit, dat niet alle planten ieder jaar bloeien. Sedert 1964 worden in de proeftuin van het Instituut voor Systematische Plantkunde te Utrecht vele planten van de soort *Sedum acre* gekweekt. De meeste planten bloeien jaarlijks, maar er zijn toch enkele exemplaren die na zes jaar nog nooit gebloeid hebben en enige andere die slechts eenmaal spaarzaam in bloei kwamen. Over de oorzaak hiervan kan ik niets met zekerheid zeggen, maar het kan een factor zijn om rekening mee te houden.

Vervolgens wil ik wijzen op tweehuizigheid. Het spreekt vanzelf dat bij dioecie de zaadvorming afhankelijk is van het in elkaars nabijheid voorkomen van mannelijke en vrouwelijke individuen van de soort. Dit is echter niet altijd het geval. Bij *Stratiotes aloides* komen in ons land gemengde populaties voor, maar ook populaties die geheel uit mannelijke of geheel uit vrouwelijke individuen bestaan. Het behoeft dan ook geen betoog dat soms geen zaadzetting kan optreden ten gevolge van de ruimtelijke isolatie. Hetzelfde verschijnsel kan voorkomen bij *Mercurialis perennis*. In de Zuid-limburgse populaties komen beide geslachten door elkaar voor, zodat vruchtvorming gewoonlijk normaal is. In de omgeving van Rhijnauwen bij Utrecht komt echter een kleine populatie voor die uitsluitend uit vrouwelijke planten bestaat. Hoewel hier geen vruchtvorming optreedt, is het toch de vraag of transplantatie van enige mannelijke planten uit Zuid-Limburg naar Rhijnauwen tot gevolg zal hebben dat er dan wel vruchtvorming plaatsvindt. Cytologisch onderzoek toonde namelijk verschillen aan tussen de planten uit Zuid-Limburg ( $2n=64$ , ♀;  $2n=66$ , ♂; GADELLA & KLIPHUIS, 1963) en Rhijnauwen ( $2n=84$ ; GADELLA & KLIPHUIS, 1967). De helft van dit laatste aantal ( $2n=42$ ) werd aangetroffen door BAKSAY (1957) bij planten in Hongarije. Deze feiten maken het onwaarschijnlijk dat willekeurig mannelijk materiaal van *Mercurialis perennis* gebruikt kan worden voor succesvolle bestuiving en zij tonen tevens aan dat *M. perennis* in de natuur een heterogene soort is die uiteenvalt in meerdere locale of regionale eenheden, die al dan niet taxonomische erkenning verdienen. In ieder geval

bracht de afwezigheid van vruchten bij de planten uit Rhijnauwen ons op een interessant probleem.

Hoewel bij dioecie tengevolge van de ruimtelijke scheiding der geslachten vruchtvorming achterwege kan blijven, kan toch ook bij tweeslachtige planten worden waargenomen dat er geen zaadzetting optreedt. In dat geval moeten we onderscheid maken tussen afwezigheid van vruchtvorming bij geïsoleerde planten enerzijds en bij hele populaties anderzijds. Zo lukte het mij b.v. nooit bij de Ster van Bethlehem, *Campanula isophylla*, rijpe zaden te oogsten, wanneer de plant werd geïsoleerd. Zelfs als het stuifmeel van dezelfde plant actief op de stempel (in allerlei stadia van ontwikkeling) gebracht wordt, treedt geen zaadzetting op. Ook bij verscheidene andere soorten van het genus *Campanula* kon dit worden waargenomen. Na kruisbestuiving treedt echter wel altijd zaadzetting op, zodat de plant niet steriel is, maar nu eenmaal na zelfbestuiving niet in staat is tot zaadzetting.

Enige jaren geleden werd bij Helvoirt een tamelijk geïsoleerde populatie van *Symphytum officinale* gevonden. Ondanks veelvuldig bezoek van hommels vormde geen enkele plant vruchten. Enkele planten werden overgebracht naar de proeftuin en geplaatst temidden van een groot aantal andere individuen van dezelfde soort. Hier vormden zij volop vruchten, zodat het stuifmeel van andere planten wel voor bestuiving en bevruchting kon zorgdragen. Reeds eerder was door zelfbestuivingsexperimenten uitgemaakt dat bij de smeewortel dan zaadzetting achterwege blijft; de soort is allogaam. Het ligt nu voor de hand aan te nemen dat de populatie van Helvoirt in feite één kloon is, zodat alle planten genetisch identiek zijn en kruisbestuiving in dit geval slechts schijn is.

Hieruit blijkt dat bij afwezigheid van zaadzetting niet direct aan hybridisatie behoefte te worden gedacht, al zijn in het algemeen interspecifieke hybriden dikwijls volledig steriel. Zo zijn de hybriden tussen *Viola riviniana* en *V. canina*, die in de duinen regelmatig kunnen worden gevonden, geheel steriel.

Naast de hier genoemde aspecten van het ontbreken van vruchten moet men ook rekening houden met het feit dat bij diverse Linneaanse soorten verschillen in chromosoom-aantal kunnen voorkomen. Weliswaar kan men dit eerst na microscopisch onderzoek constateren, maar later blijkt niet zelden dat bepaalde uitwendige kenmerken gecorreleerd zijn met deze cytologische verschillen. Veelal zijn deze verschillen in chromosoom-aantal zeer regelmatig van aard, d.w.z. de aantallen kunnen in reeksen, z.g. polyploïde reeksen geplaatst worden. Het valt op dat in deze reeksen zowel even als oneven niveau's kunnen voorkomen. Het uitgangsgetal van zo'n reeks, het basisgetal (X), vindt men door het laagste diploïde getal van een reeks door twee te delen. Bij *Sedum album* b.v. komen voor:  $2n=34$ ,  $2n=51$ ,  $2n=68$ ,  $2n=102$ ,  $2n=136$ . Hier is het basisgetal  $X=17$ .

Een aantal soorten met intraspecifieke polyploïdie wil ik hier noemen:

*Ornithogalum umbellatum* ( $X=9$ ;  $2n=18$ ,  $2n=27$ ,  $2n=36$ ,  $2n=54$ )

*Stellaria graminea* ( $X=13$ ;  $2n=26$ ,  $2n=39$ ).

*Butomus umbellatus* ( $X=13$ ;  $2n=26$ ,  $2n=39$ ).

*Lysimachia nummularia* ( $X=15$ ,  $2n=30$ ,  $2n=45$ ).

Reeds eerder vestigde ik de aandacht op *Ornithogalum umbellatum*. Voor zover ik weet zijn de inheemse populaties samengesteld uit triploïde individuen ( $2n=27$ ). Negentien in de proeftuin geplaatste individuen bloeiden rijkelijk in 1970. Toch kon

slechts bij één plant vruchtvorming worden geconstateerd en werden in totaal twee rijpe zaden geoogst. Verder onderzoek zal moeten uitwijzen of deze zaden kiembaar zijn. Ook hier is het gewenst dat in het veld waarnemingen worden verricht.

Bij *Stellaria graminea* werd door alle auteurs het chromosoom-aantal  $2n=26$  gevonden (PETERSON, 1936; ROHWEDER, 1939; BLACKBURN & MORTON, 1957). Op het terrein van de Utrechtse Universiteit „de Uithof” werd langs een sloot een zeer grote populatie van deze soort aangetroffen, waarvan de planten jaarlijks rijkelijk bloeien, maar nimmer zaadzetten. Door GADELLA & KLIPHUIS (1967) werd het aantal chromosomen bepaald ( $2n=39$ ). De fertiele Nederlandse planten daarentegen bleken altijd het aantal  $2n=26$  te bezitten. Dat de triploïde planten van de Uithof steriel zijn is in zekere zin niet zo verwonderlijk. Immers niet ieder chromosoom kan bij de reductiedeling een homolog chromosoom opzoeken, want er is een complete set te weinig. Daardoor treden onregelmatigheden op bij de eicelvorming en de stuifmeelvorming, zodat zaadzetting achterwege blijft. Bij *Stellaria graminea* laten coupes door de antheren zien dat de stuifmeelkorrels zeer abnormaal zijn. Bij *Stellaria graminea* komen twee bloemtypen voor (Flora Europaea I, p. 135): grote bij hermaphrodiete planten en kleine bij geheel of gedeeltelijk mannelijk steriele planten. Hieruit blijkt dat het van grote betekenis kan zijn om te letten op de zaadzetting, de bloemgrootte en de eventuele mannelijke steriliteit bij *Stellaria graminea*.

Bij *Butomus umbellatus* werd in ons land in de Eempolder een populatie bestaande uit triploïde planten gevonden (GADELLA & KLIPHUIS, 1963). In andere delen van Europa (en mogelijk ook in ons land) komen ook diploïde planten ( $2n=26$ ) voor, o.a. in Polen (SKALIŃSKA et al., 1961) en in Zweden (LÖVE & LÖVE, 1948). Hoewel de planten uit de Eempolder wel zaadzetten, vormt de eventuele kieming van de zaden nog een aspect van voortgezet onderzoek. In sommige delen van Europa kan men het verschijnsel waarnemen dat broedknoppen in de bloeiwijze voorkomen. Dit zou samenhang kunnen vertonen met de triploïdie. Daarom lijkt het mij gewenst dat op de eventuele aanwezigheid van broedknoppen in ons land gelet wordt en dat zaai-proeven worden verricht om te controleren of *Butomus umbellatus* zich in ons land door middel van zaden vermenigvuldigt.

Bij *Lysimachia nummularia* kan men in ons land de aantallen  $2n=30$  en  $2n=45$  aantreffen. Het is een bekend feit dat de vruchten van deze soort slechts zelden tot ontwikkeling komen. Daarom lijkt het mij interessant eens terdege op de zaadzetting ervan te letten. Gaarne zal ik levende planten ontvangen uit populaties die door goede zaadzetting gekenmerkt zijn. Nader onderzoek kan dan uitsluitsel geven over de cytologische aspecten van het betreffende materiaal.

Het is bij al deze gevallen van triploïdie interessant te weten hoe deze ontstaan is. Enerzijds kan er kruising zijn opgetreden tussen diploïde ( $2X$ ) en tetraploïde planten ( $4X$ ), anderzijds kan bij de gametenvorming reductiedeling achterwege blijven. Indien een ongereduceerde eicel wordt bevrucht door een mannelijke kern uit een pollenkorrel die door normale reductiedeling is gevormd, is het gevolg dat er een triploïd embryo ontstaat.

Deze oneven aantallen chromosomen brengen mij op een geheel ander verschijnsel, namelijk apomixis. Vooral bij het genus *Hieracium* komen veelvuldig oneven aantallen chromosomen voor. Voor verder onderzoek zijn dergelijke planten uiteraard zeer interessant, maar toch wil ik hier niet nader op dit verschijnsel ingaan omdat onafhankelijk van het aantal chromosomen bij apomictische planten de zaadzetting in

het algemeen goed te noemen is. Toch wil ik een uitzondering maken voor twee soorten met voornamelijk ongeslachtelijke voortplanting, nl. *Potentilla anserina* en *Ranunculus ficaria*.

*Potentilla anserina* is in ons land gekenmerkt door hexaploïde ( $2n=42$ ) en tetraploïde ( $2n=28$ ) planten. Door mejuffrouw L. Offers (ongepubliceerd doctoraal verslag, Utrecht, 1966) werd in overeenstemming met ROUSI (1965) gevonden dat de tetraploïde planten volop rijpe vruchten leveren, de hexaploïde planten daarentegen nooit<sup>1)</sup>. Het lijkt mij nu van groot belang te letten op de vruchtvorming bij deze soort. Vooral de verspreiding van de twee typen in ons land is nog onvoldoende bekend.

Het is algemeen bekend dat het speenkruid, *Ranunculus ficaria*, niet altijd vruchtzet. In Flora Europaea I vermeldt TUTIN (p. 234) dat vier subspecies in Europa voorkomen, waarvan twee ook in ons land: subsp. *bulbifer* Lawalr. ( $2n=32$ ) en subsp. *ficaria* ( $2n=16$ ). Planten van de eerste subspecies hebben okselknollen en vormen doorgaans steriele vruchten, de tweede subspecies is gekenmerkt door goede vruchtvorming en door de afwezigheid van okselknollen. ANDREAS (1966) echter is van mening dat in ons land alleen de vegetatieve vorm met okselknolletjes wordt gevonden, maar acht de aanwezigheid van de andere, sexuele, vorm niet uitgesloten daar deze ook in Engeland en België voorkomt. Ik onderschrijf haar mening dan ook volledig dat we goed moeten blijven uitkijken naar de fertiele vorm in ons land.

Deze voorbeeldenreeks lijkt mij zeker voor uitbreiding vatbaar. De hier genoemde soorten echter worden alle in meerdere of mindere mate bestudeerd door stafleden en studenten van de afdeling biosystematiek van het Instituut voor Systematische Plantkunde te Utrecht (Provisorium, Heidelberglaan). Floristen, die regelmatig in het veld zijn, zouden zeker in belangrijke mate kunnen bijdragen aan de oplossing van diverse problemen, uiteraard niet door microscopisch onderzoek te verrichten, maar door in het veld aandacht aan problemen als hierboven geschetst te schenken.

Hoewel ik dus de mening van Jacobs volledig onderschrijf, hoop ik toch door dit artikelje te hebben bereikt dat ook het experimenteel systematisch onderzoek kan meeprofiteren van de studie van de vruchtrijpheid van diverse *Angiospermae* in ons land.

<sup>1)</sup> Nadat dit manuscript was ingeleverd, las ik een artikel van D. J. OCKENDON & S. M. WALTERS, getiteld: „Studies in *Potentilla anserina* L.“, gepubliceerd in het tijdschrift *Watsonia* (8, p. 135—144, 1970). In dit artikel wordt vermeld dat in Engeland tetraploïde en hexaploïde planten voorkomen. De zeldzaam voorkomende hexaploïde planten zijn in Engeland gekenmerkt door lage pollenfertiliteit en door het feit dat meestal geen vruchten worden gevormd. Ockendon & Walters konden soms echter constateren dat wel vruchtvorming optrad. Deze waarnemingen kloppen niet met die van mejuffrouw Offers en van Rousi, maar het is uiteraard niet uitgesloten dat voortgezet onderzoek ook in ons land het voorkomen van hexaploïde planten met vruchtvorming zal aantonen. De waarnemingen van mejuffrouw Offers waren gebaseerd op 21 planten, afkomstig uit 6 verschillende populaties.

Verder zij nog vermeld dat de tetraploïde planten, die zowel in ons land als in Engeland zeer algemeen zijn, normale sexuele voortplanting hebben. In dit opzicht wijken zij af van sommige andere *Potentilla*-soorten (zoals b.v. *P. argentea* en *P. verna*) die gekenmerkt zijn door pseudogame voortplanting. De term apomixis werd in het bovenstaande dan ook gebruikt in de zin van Gustafsson, die onder apomixis alle vormen van ongeslachtelijke voortplanting samenvat, dus zowel vegetatieve vermeerdering (uitlopers etc.) als agamospermie (d.w.z. zaadzetting zonder voorafgaande bevruchting).

## Summary

Since our knowledge concerning the time of fruiting of various Angiosperms is very limited, JACOBS (1969, 1970) recently recommended this subject to the attention of amateur-botanists.

The present author is of the opinion that also attention should be paid to the study of the absence of ripe fruits. Various causes may be responsible for this aspect: spatial isolation of the sexes in dioecious species (*Mercurialis perennis*, *Stratiotes aloides*), interspecific hybridization (*Viola*-hybrids), triploidy (a.o. *Stellaria graminea*) and predominance of vegetative reproduction (a.o. in *Ranunculus ficaria* and some strains of *Potentilla anserina*).

## Literatuur

- ANDREAS, CH. H., 1966. Enkele infraspecifieke taxa bij *Ranunculus ficaria*. *Gorteria* 3, p. 11—12.
- BAKSAY, L., 1957. The chromosome numbers and cytotoxic relations of some European plant species. *Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung. s.n.* 8, p. 169—174.
- BLACKBURN, K. B. & J. K. MORTON, 1957. The incidence of polyploidy in the Caryophyllaceae of Britain and Portugal. *New Phytol.* 56, p. 344—351.
- GADELLA, TH. W. J. & E. KLIPHUIS, 1963. Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands. *Acta Bot. Neerl.* 12, p. 195—230.
- & —, 1967. Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands III. *Proc. Roy. Neth. Acad. Sci. ser. C*, 70, p. 7—20.
- JACOBS, M., 1969. Een vruchtbaar terrein van studie. *Gorteria* 4(12), p. 210—212.
- , 1970. Wanneer zijn vruchten rijp? *De Levende Natuur* 73(6), p. 125—129.
- LÖVE, A. & D. LÖVE, 1948. Chromosome numbers of Northern plant species. *Icel. Univ. Inst. Appl. Sci. Dept. Agric. Rep. B*, 3, p. 1—131.
- PETERSON, D., 1936. *Stellaria*-Studien. Zur Zytologie, Ökologie and Systematik der Gattung *Stellaria*, insbesondere der media-Gruppe. *Bot. Not.* 1936, p. 281—419.
- ROHWEDER, H., 1939. Weitere Beiträge zur Systematik und Phylogenie der Caryophyllaceen. *Beih. Bot. Centralbl.* B 59, p. 1—58.
- ROUSI, A., 1965. Biosystematic studies on the species aggregate *Potentilla anserina* L. *Ann. Bot. Fenn.* 2, p. 47—112.
- SKALIŃSKA, M. & al., 1961. Further additions to chromosome numbers of Polish Angiosperms. *Acta Soc. Bot. Polon.* 30, p. 463—489.