

Apomicten: het belang van een genuanceerde taxonomie voor plantensociologisch onderzoek en natuurbeheer

R. Haveman, J.H.J. Schaminée & E.J. Weeda

“Ook bracht Hij het [gedierte en gevogelte] tot de mens, om te zien hoe deze het noemen zou; en zoals de mens elk levend wezen noemen zou, zo zou het heten”

(Genesis 2:19)

De belangrijkste erfenissen van Linnaeus voor de moderne taxonomie zijn wellicht het strikte gebruik van een hiërarchisch classificatiesysteem en een consequente toepassing van de binomiale naamgeving (Stevens 2002). In zijn beroemde werk *Species Plantarum* (Linnaeus 1753) schiep Linnaeus orde in een tot dan toe gebruikelijke naamgeving die een veelheid van woorden gebruikte en niet gemakkelijk te memoriseren was. Om enkele voorbeelden te geven: namen als *Orchis bulbis indivisis nectarii labio quinquefido punctis scabro cornu obtuso petalis distinctis* en *Cypripedium bulbis subrotundis foliis oblongis caulinis* werden door Linnaeus vervangen door *Orchis militaris* respectievelijk *Ophrys insectifera*. Natuurlijk is de taxonomie al veel ouder en gaat terug tot ver voor Linnaeus; de mens heeft altijd de behoefte gehad om zijn omgeving in te delen in aansprekende categorieën. Voorwetenschappelijke, intuïtieve kennis van soorten heeft elk mens, en een klein kind weet al feilloos het verschil tussen een kat en een hond, ook al is de interne variatie in de moderne hond nog zo groot; een teckel, een bouvier, een Duitse herder en een

Afghaanse windhond, allemaal worden ze als hond benoemd (Lorenz 1973). Een wetenschappelijke definitie voor soorten zou niet voorbij mogen gaan aan dit voorwetenschappelijk kennen, maar is niet eenvoudig te geven. Ging Linnaeus nog uit van de soort als onveranderlijke entiteit die door God geschapen werd in zijn huidige verschijningsvorm, sinds Darwin is duidelijk geworden dat soorten helemaal niet star zijn, maar aan continue verandering onderhevig. Door de klassieke erfelijkheidsleer, maar ook door de populatiebiologie en de moleculaire biologie is het oorspronkelijke soortconcept ernstig onder druk komen te staan en zijn er verscheidene moderne opvattingen, die geen van alle universeel geldig lijken te zijn. Zo verzuchtte Hörandl (1998): *“Is it really impossible to formulate a species concept applicable to all organisms?”*

Toch is een adequaat soortconcept noodzakelijk om studie naar organismen in hun onderlinge samenhang mogelijk te maken. *“The name of a plant is the key to its literature”* schreef Van Steenis (1957) in de Flora Malesiana, maar evenzeer geldt: *“The name of a plant is the key to its eco-*

logy". Een deel van de problemen rond het soortconcept wordt gevormd door de uiteenlopende opvattingen over apomictische taxa, waaraan dit artikel is gewijd, bijvoorbeeld uit de geslachten *Taraxacum*, *Hieracium*, *Poa* en *Rubus*. Veel buitenlandse taxonomen zijn geneigd de eenheden binnen deze geslachten als soorten te beschouwen, hetgeen op diverse wijze tot uitdrukking komt in regionale en nationale flora's (o.a. Stace 1997; Aizpuru et al. 2000; Lid & Tande Lid 1994; Weber 1995b; Lambinon et al. 1998). In Nederland zijn echter veel apomictische soorten, die vroeger ook in de Flora van Nederland vermeld werden (voor het laatst door Van Oostroom 1977), min of meer geruisloos uit de flora verdwenen, met als gevolg dat het onderzoek naar en het beheer van deze soorten praktisch gezien erg bemoeilijkt wordt. Dit artikel gaat in op deze intrigerende groepen planten die zo lang aan de aandacht van de Nederlandse veldbotanici zijn ontsnapt. Wat zijn apomicten en hoe is het gesteld met de taxonomische kennis van apomicten in ons land? Wat weten wij van de ecologie van deze planten en welke rol spelen ze (of zouden ze moeten spelen) in het beheer en behoud van de biodiversiteit?

Wat zijn apomicten?

Met apomicten wordt een groep planten bedoeld die zaad zet zonder dat de eicellen bevrucht zijn door pollen en zonder dat reductiedeling optreedt. Adrie Sterk gaf in 1987 zijn monografie over paardenbloemen, misschien wel de bekendste groep van apomictische soorten, treffend de ondertitel 'Planten zonder vader'. Er kunnen verschillende vormen van apomixis (of agamospermie) worden onderscheiden (Asker & Jerling 1992; Sterk et al. 1987), maar binnen het kader van deze beschouwing gaan we daar niet op in. Het gevolg van een apomictische voortplantingswijze is dat de dochterplanten slechts het erfelijke mate-

riaal van één plant meekrijgen en zo als twee druppels water hierop lijken (een van de voorbeelden van 'zuivere lijnen'), zowel in morfologische als ecologische kenmerken. Een tweede consequentie van dit voortplantingsmechanisme is het ontbreken van bastaardering: er kan geen recombinitie van eigenschappen van verschillende planten plaatsvinden. Enkele genera bestaan voornamelijk uit obligaat apomictische soorten, wat wil zeggen dat de apomictische voortplantingswijze nooit doorbroken wordt en hier ontbreekt bastaardering dan ook geheel. In de meeste apomictische genera worden echter ook seksuele soorten aangetroffen, en zijn de apomictische taxa slechts facultatief apomictisch. Het gevolg hiervan is dat onder bepaalde, nog slechts ten dele opgehelderde omstandigheden, kruisingen kunnen ontstaan tussen nauw verwante taxa. Deze kruisingsproducten kunnen zich, als ze levensvatbaar zijn, wederom stabiliseren door apomixis en zo een nieuwe kloon vormen die (in de regel) niet meer met andere klonen kruist. Daarnaast kunnen nieuwe klonen ontstaan door mutaties in één exemplaar, dat daarna deze eigenschap ongewijzigd doorgeeft aan haar dochterplanten. Het gevolg van dit alles is een enorme vormenrijkdom van klonen die niet of slechts bij uitzondering met elkaar kruisen. In deze discussie blijkt ook het probleem met de definitie van soorten: zodra uitgegaan wordt van soorten als voortplantingseenheden (bijvoorbeeld populaties als groepen planten die elkaar onderling kunnen bevruchten), zoals vaak gedaan wordt, is dit niet meer toepasbaar op apomictische taxa.

Taxonomie: moeten apomicten als soorten worden beschouwd?

Feitelijk zijn de zuivere lijnen die in apomictische geslachten worden aangetroffen te beschouwen als zich geslachtelijk voortplantende klonen. Moeten deze zuivere lij-

nen dan wel als soorten beschouwd worden? Het meest gebruikte argument hier-tegen is dat apomicten geen "equivalent" zijn van seksuele soorten. In het bijzonder de morfologische en genetische band-breedte van apomictische taxa zou kleiner zijn dan die van seksuele taxa, en zouden ter onderscheiding daarom beter 'micro-soorten' genoemd kunnen worden, waar-door bovendien tot uitdrukking gebracht wordt dat er slechts kleine verschillen tussen de taxa bestaan; dit is bijvoorbeeld gedaan in de Oecologische Flora (Weeda et al. 1987, 1991). Een eerste bezwaar hier-tegen is dat de term 'microsoort' geen zelf-standige taxonomische eenheid is in de International Code of Botanical Nomencla-ture (Greuter et al. 2000). Meer principieel kan bovendien tegen genoemde redenering worden ingebracht dat ook seksuele taxa onderling niet vergelijkbaar zijn voor wat betreft hun genetische en morfologische bandbreedte. Ook binnen seksuele genera worden soms soorten onderscheiden die morfologisch en/of genetisch nauwelijks van elkaar verschillen, of die hierin onge-lijkwaardig zijn, zoals in *Agrostis*, *Festuca* en *Betula*. De veronderstelde smalle band-breedte van apomicten ten opzichte van seksuele soorten kan dus geen reden zijn de eerstgenoemde niet als soorten te beschou-wen (Stace 1998).

Ontegenzeggelijk vormen apomictische genera een speciaal geval in de taxonomie. De meeste moderne taxonomen erkennen apomictische taxa als soorten. Hörandl (1998) tracht in een aflevering van *Folia Geobotanica* die geheel aan apomicten is gewijd, tot een universeel geldende definitie van het begrip soort te komen, en geeft een definitie waarin ook apomicten passen: "Een soort bestaat uit alle organismen bin-nen een voorouder-nakomelingslijn die het product zijn van hetzelfde evolutionaire proces, die een constantie van nakomeling-schap vertonen (in stand gehouden door een

zeker reproductief systeem) en hierdoor een overeenkomstig fenotype alsmede een ecologisch-geografische eenheid ver-tonen". Deze definitie is pragmatisch in de zin dat niet de eigenschappen zelf, maar de constantie van eigenschappen als leidraad wordt genomen bij het onderscheiden van soorten. Een pragmatische oplossing werd al veel eerder gepropageerd, bijvoorbeeld door Briquet in 1899: "aux cas exception-nels, les méthodes exceptionnelles", en on-langs ook nog door Stace (1998) in het al genoemde nummer van *Folia Geobotanica*. Zowel de laatste auteur als Hörandl komen op basis van een pragmatische benadering tot de conclusie dat apomicten in principe als soorten onderscheiden dienen te wor-den. Argumenten hiervoor zijn de onder-scheidende morfologische kenmerken (constant, hoewel de verschillen ten op-zichte van verwante taxa veelal klein zijn), de opbouw van een areaal (hoewel soms klein), min of meer welomschreven stand-plaatsen, en de genetische isolatie van de eenheden (Stace 1998; Hörandl 1998; Kirschner 1998; Gregor & Matzke-Hajek 2002). Apomixis is slechts één van de 'afwijkende' voortplantingssystemen waarvan vaatplanten zich bedienen om zich van nakomelingschap te verzekeren.

Het voorgaande betekent trouwens niet dat alle afstammingslijnen ook object van de taxonomie dienen te zijn. Losse indi-viduen en afstammingslijnen met een zeer beperkt areaal worden bijvoorbeeld in de moderne botologie (bramenkunde) niet van een naam voorzien (Weber 1987; zie voor een discussie Hörandl 1998). Hiermee wordt voorkomen dat een onafzienbaar aantal (deels instabiele) 'soorten' wordt beschreven die slechts zeer beperkte betekenis hebben en het overzicht ernstig bemoeilijken. Dergelijke biotypen vormen natuurlijk wel het uitgangsmateriaal van de evolutie, zoals Matzke-Hajek (1998) te-recht opmerkte, en zijn in die zin van

waarde voor toekomstige biodiversiteit. Zijdelings zij opgemerkt dat de oplossing die binnen de batologie gekozen is om het aantal soorten binnen de perken te houden, niet per definitie een juiste oplossing is om dit probleem binnen de overige apomictische groepen op te lossen.

Apomictische geslachten in Nederland

Veel auteurs, waaronder Sterk et al. (1987) beklemtonen dat de frequentie aan apomictische soorten toeneemt met de breedtegraad. In Nederland bestaat de flora voor een substantieel deel uit apomicten. Om welke geslachten gaat het, en wat is de taxonomische stand van zaken bij de verschillende taxa? Hier volgt een beknopt overzicht. Apomixis blijkt ten onzent in een beperkt aantal families op te treden, waarvan de *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Asteraceae* en *Poaceae* de belangrijkste zijn. Ook bij varens treedt in enkele gevallen apomixis op, namelijk bij *Phegopteris connectilis* en taxa uit het *Dryopteris affinis*-complex (Gregor & Matzke-Hajek 2002); deze zullen hier niet behandeld worden.

Ranunculaceae

Binnen de *Ranunculaceae* komt apomixis voor in het *Ranunculus auricomus*-complex. Linnaeus onderscheidde al twee soorten (*Ranunculus auricomus* en *Ranunculus cassubicus*), en in de loop van de tijd zijn naar schatting 750 tot 800 soorten binnen dit complex beschreven. Doordat een deel van de Gulden boterbloemen een opvallende seizoenspolymorfie van de bladeren te zien geeft, zijn onder deze honderden beschreven soorten echter veel synoniemen (Hörandl 1998). In de Nederlandse flora wordt slechts één verzamelsoort genoemd: *Ranunculus auricomus* L. Afgezien van de vraag of er ook binnen Nederland meer soorten binnen het com-

plex te onderscheiden zijn, is het samenvatten van de genetische variatie in één soort discutabel, omdat de hiermee veronderstelde fylogenetische eenheid vermoedelijk niet bestaat: het complex als geheel is vermoedelijk voortgekomen uit verschillende stamouders (Hörandl 1998).

Het is onduidelijk hoeveel taxa uit het *Ranunculus auricomus*-complex in Nederland voorkomen. Tweemaal is in Nederland een begin gemaakt met onderzoek aan de Gulden boterbloem-groep. Van Dongen (1952) reviseerde het Nederlandse herbariummateriaal uit de Leidse en Utrechtse collecties. Hij onderscheidde een achttal 'typen' op grond van het al dan niet behaard zijn van de bloembodem en de morfologie van de wortel- en stengelbladeren. Slechts één type (dat de misleidende aanduiding 'Westelijk type' kreeg) bleek in ons land wijd verspreid: het werd in het hele Nederlandse verspreidingsgebied van de Gulden boterbloem aangetroffen. Drie andere typen komen streeksgewijs voor (één in Overijssel en Gelderland en bij 's-Hertogenbosch, één in Zuid-Limburg en Zeeland, één alleen in Zuid-Limburg). Dan zijn er nog vier typen van zeer lokale verspreiding, die respectievelijk voorkomen bij Rossum (Ov.), Zwolle, in de Eemdelta en bij Delft. Weliswaar suggereert Van Leeuwen (1958) dat deze indeling correspondeert met plantensociologische verschillen, maar dan zijn we – zacht gezegd – nog ver verwijderd van een één-op-één-relatie tussen taxa en syntaxa!

Ietswaart (1978), die niet naar het werk van Van Dongen verwijst, schetst een bio-systematisch onderzoek aan Gulden boterbloemen dat op de Vrije Universiteit te Amsterdam werd verricht. Hij vermeldt variatie in morfologie, bloeitijd en standplaats, maar niet in chromosoomgetal, met als conclusie dat in Nederland geen centrum van vorming van taxa binnen deze groep ligt. Ook wijst hij op de geringe fertiliteit en

kleine omvang van de Nederlandse populaties. Een indeling van het complex wordt niet gegeven, en een afrondende publicatie is niet verschenen.

Rosaceae

De *Rosaceae* staan bekend om de ingewikkelde taxonomie van een belangrijk deel van de genera (Weber 1981b), waarbij ook apomixis een rol speelt. Wat dit laatste betreft moeten we in ons land denken aan de geslachten *Alchemilla* en *Rubus*. Het genus *Alchemilla* bestaat althans in Europa geheel uit obligaat apomictische soorten, waarbij het stuifmeel gedegenererd is en elke functie verloren heeft (Fröhner in Schubert & Vent 1986). In dit opzicht verschilt het van de andere geslachten waarbinnen in onze streken apomixis voorkomt. De eerste die in Nederland aandacht besteedde aan de taxonomie van *Alchemilla*, was Kloos (1933). Doordat in de loop der jaren de hoeveelheid herbariummateriaal uit Nederland toenam en in het buitenland meer literatuur verscheen over *Alchemilla*, kon Jaspars-Schrader in 1983 een uiteindelijk overzicht over het genus presenteren. De grootste diversiteit van dit geslacht wordt gevonden in bergachtige streken, en Nederland is dan ook maar karig bedeed met 7 oorspronkelijk inheemse soorten plus een min of meer ingeburgerde soort (*Alchemilla mollis*), die alle in de flora worden behandeld (Van der Meijden 1996). De verspreiding van de verschillende soorten is dan ook relatief goed bekend.

Het tweede Nederlandse *Rosaceae*-genus waarin apomixis optreedt, is zoals gezegd *Rubus* (subgenus *Rubus*). Hoewel vroege batologen (onder andere Focke, Weihe en Krause) een zeer scherp oog hadden voor de begrenzing van soorten binnen dit genus, is door latere onderzoekers veel verwarring gesticht door de onderscheiding van geheel kunstmatige taxa en het opstel-

len van ingewikkelde hybride-formules (zie Weber 1996). In Nederland werd het eerste overzicht gepresenteerd door Vuyck (1900), die geheel aansloot bij het werk dat in Duitsland aan *Rubus* gedaan was door Focke en Krause. Het gevolg hiervan was dat alleen soorten die ook ten oosten van Nederland voorkomen, in zijn overzicht werden genoemd en bovendien sommige soorten ten onrechte voor Nederland werden genoemd, bijvoorbeeld *Rubus infestus*.

In de jaren veertig en vijftig van de 20e eeuw waren het vooral twee koppels – enerzijds J.H. Kern en Th.J. Reichgelt, anderzijds W. Beijerinck en zijn mede-arbeidster A.J. ter Pelkwijk – die zich intensief met de taxonomie van het genus bezighielden. Het werk van het eerste duo leidde tot een herziene behandeling van *Rubus* in een aantal edities van de flora (tot in de 18e druk, Van Ooststroom 1975). Beijerinck en Ter Pelkwijk ondernamen hun werk vanuit het Biologisch Station te Wijster, en de focus was hierbij voornamelijk gericht op de bramenflora van Drenthe (Beijerinck & Ter Pelkwijk 1950, 1952a, 1952b), hetgeen uiteindelijk leidde tot een overzicht van de tot dan toe bekende soorten in Nederland (Beijerinck 1956).

Onder auspiciën van het Rijksherbarium in Leiden werden in de jaren zeventig van de vorige eeuw drie lijvige werken vervaardigd, die onder batologen bekend staan als “De Fotokopieën” (De Jongh 1971; Van de Beek et al. 1972, 1973). Om een beter overzicht te krijgen van de Nederlandse *Rubus*-vormen worden deze zoveel mogelijk ingedeeld volgens het systeem van Sudre, een Franse batoloog. Het nadeel van de determinatie met dit werk is dat nooit in een eerste blik duidelijk is om welke soort het gaat, maar dat altijd de moeizame weg door de sleutels afgelegd moet worden, omdat het een kunstmatig systeem is. Bovendien gaf Sudre geen kritische bewerking van het genus voor Nederland

(Van de Beek 1974, 1988).

Omstreeks 1970 begon H.E. Weber in Duitsland met een grondige revisie van het geslacht, hetgeen uiteindelijk geleid heeft tot een overzichtelijk aantal soorten die vrij eenvoudig herkenbaar zijn (Weber 1995a). De eerste in Nederland die min of meer in dezelfde lijn werkte was Van de Beek, die in 1974 een overzicht presenteerde van de bramen in het Gelderse floradistrict. Vanaf dat jaar verschenen geregeld artikelen, in het bijzonder in *Gorteria*, met lijsten met bramensoorten van bepaalde landsdelen (Van de Beek 1978) of met nieuw beschreven soorten (voorbeelden: Van de Beek et al. 1986; Van de Beek & Meijer 1990). In de 19e editie van de Flora van Nederland (Van Ooststroom 1977) gaf Van de Beek een nieuwe bewerking van *Rubus* subgenus *Rubus*, die in de volgende druk weer kwam te vervallen (Van der Meijden et al. 1983). De meest recente editie (Van der Meijden 1996) geeft een sleutel van de hand van H.E. Weber, waarin van het *Rubus fruticosus*-complex slechts 16 soorten worden genoemd en van het *Rubus corylifolius*-complex 5. Dit wekt een onjuiste indruk van de huidige stand van het bramenonderzoek: hoewel een recent landelijk overzicht in boekvorm ontbreekt, is de taxonomische kennis van het genus *Rubus* in ons land vrijwel compleet; in Nederland komen 190 tot 200 bramensoorten voor (schrift.med. A. van de Beek). Het zwaartepunt van de verspreiding ligt in de pleistocene districten; behalve in Drenthe, de Achterhoek en Zuid-Limburg, die vanouds bekend staan als centra waar veel soorten voorkomen, blijkt ook het zuidelijke zandgebied rijk te zijn aan eigen soorten.

Asteraceae

Binnen de *Asteraceae* zijn het de Havikskruiden (*Hieracium*) en paardenbloemen (*Taraxacum*) die zich apomictisch voort-

planten. Binnen het genus *Hieracium* worden twee ondergeslachten onderscheiden, te weten *Pilosella* en *Hieracium*; binnen het eerste is seksuele voortplanting niet abnormaal, binnen het tweede is apomictische voortplanting regel. Het genus *Hieracium* werd in de 19^e en in het begin van de 20^e eeuw diepgaand onderzocht door de Duitsers Nägeli & Peter (1885, 1886-1889) en Zahn (1929, 1930-'38), die een systeem met hoofd- en tussensoorten opstelden, met talloze intraspecifieke taxa. Hoewel in de Midden-Europese traditie op dit concept wordt verder gewerkt, betreffen deze 'soorten' geen monofyletische eenheden (Gregor & Matzke-Hajek 2002; vgl. Gottschlich & Raabe 1991). Dit betekent dat binnen één soort ondersoorten worden samengevat met verschillende afstamming. Duidelijke voorbeelden hiervan worden gegeven door Gottschlich et al. (1998), die onderzoek hebben gedaan op het Noordduitse eiland Rügen. Op het eiland komen, naast typische ondersoorten zonder behaarde omwindsels, verschillende ondersoorten van *Hieracium murorum* voor met sterk behaarde omwindselblaadjes, bijvoorbeeld *Hieracium murorum* subsp. *marginelliceps*. Duidelijk is dat deze "ondersoorten" gestabiliseerde en zich door apomixis voortplantende hybriden van *Hieracium murorum* met de eveneens op Rügen voorkomende *Hieracium fuscocinereum* betreffen. *Hieracium murorum* omvat dus zowel "echte" *Hieracium murorum*-vormen als hybriden, en is daarmee polyfyletisch.

In Scandinavië en Groot-Brittannië gaat men uit van nauwer omschreven soorten, waarbij de ondersoorten uit het Midden-Europese systeem als soort worden opgevat. Om het overzicht te behouden, worden deze soorten vervolgens samengevat in secties, series en cycli, waarbij de secties (en in enkele gevallen de series) overeenkomen met de soorten uit het Midden-

Europese systeem. Grondleggers van dit systeem zijn onder andere Boreau (1857) en Arvet-Touvet (1913). Volgens dit systeem zouden in Europa naar schatting 10.000 tot 15.000 *Hieracium*-soorten voorkomen (Gottschlich 1996)! Ter vergelijking: Schou (2000) noemt voor Denemarken, een land dat in oppervlakte min of meer overeenkomt met Nederland, 104 soorten, waarvan 78 die behoren tot het ondergeslacht *Hieracium*. Dit concept sluit beter aan bij de biologische structuur van het geslacht dan het concept van Zahn, en bovendien worden ook de taxa in de andere Europese apomictische genera doorgaans als soorten beschouwd. Midden-Europese auteurs beklemtonen echter telkens weer dat het enorme aantal soorten in de praktijk (van ondermeer karteringen, beleid en beheer) op grote problemen stuit.

Voor Nederland heeft vooral Van Soest zich bezig gehouden met de taxonomie van het geslacht (Van Soest 1926-1929), geheel in de Midden-Europese traditie volgens het systeem van Zahn. Hij onderscheidde alleen al voor het ondergeslacht *Hieracium* meer dan 105 subspecies binnen 11 soorten. Wanneer men dit zou omzetten naar het Scandinavische/Britse systeem, dan zouden in Nederland dus meer dan 100 soorten van *Hieracium* subgenus *Hieracium* voorkomen! Onder deze soorten schuilen echter hoogstwaarschijnlijk ook lokale biotypen – die naar onze mening nooit als soort beschreven hadden mogen worden! – en vormen en standplaatsmodificaties van andere soorten. Zo is een aantal soorten in het overzicht van Van Soest slechts bekend van de typelocatie, en de status van deze taxa is vooralsnog onduidelijk. Deze onduidelijkheid heeft mede te maken met het ontbreken van aandacht voor het genus: sinds Van Soest heeft zich in Nederland niemand meer diepgaand met de taxonomie van *Hieracium* beziggehouden, zodat onduide-

lijk is hoeveel soorten nu werkelijk in ons land voorkomen. De 6 soorten van het ondergeslacht *Hieracium* die in ‘de Heukels’ worden genoemd zijn beter als secties op te vatten en geven geen adequaat beeld van de soortenrijkdom van het genus. In de Flora Europaea (Sell & West 1976), die volgens de bewerkers van het geslacht niet tracht een uitputtend overzicht te geven van alle *Hieracium*-vormen in Europa, worden maar liefst 40 soorten voor ons land genoemd, alle met een min of meer ruime verspreiding; toch ontbreken ook in dit overzicht wijdverspreide soorten uit Nederland. Figuur 1 toont een dergelijk taxon, dat nog niet eerder voor ons land werd opgegeven: *Hieracium laevigatum* Willd subsp. *coronifolioides* (Zahn) Zahn.

Naar men mag aannemen is de diversiteit van *Hieracium* subgen. *Hieracium* in de laatste eeuw in Nederland, evenals in de ons omringende landen, verminderd door achteruitgang van potentiële groeiplaatsen, bijvoorbeeld hakhout en schrale graslanden (zie ook Gottschlich & Raabe 1991; Gottschlich et al. 1998). Gutermann (mond. med.) schat dat minimaal 60% van de *Hieracia* (inclusief het subgenus *Pilosella*) in Midden-Europa sterk bedreigd of verdwenen is. Ook nu nog dreigt een deel van de rijkdom van het geslacht in Nederland verloren te gaan door verzuivering van schrale zoombegroeiingen, zoals in wegbermen.

Niet met *Hieracium*, maar met *Taraxacum* heeft Van Soest zich als taxonoom wereldfaam verworven. Van Soest (1939, 1942) was de eerste die een overzicht gaf van de diversiteit van het geslacht in Nederland. Voordien werd in Nederland slechts één soort Paardenbloem onderscheiden (*Taraxacum officinale*), veelal met een aantal ondersoorten of variëteiten. In samenwerking met Hagendijk en Zevenbergen bewerkte



Figuur 1. *Hieracium laevigatum* Willd. subsp. *coronopifolioides* (Zahn) Zahn is een taxon uit de verwantschap van Stijf havikskruid waarvoor geen naam op soortsniveau beschikbaar is. Dit taxon, dat zijn hoofdverspreiding heeft in het Noordduitse laagland en daarbuiten voorkomt in Tsjechië, Neder-Oostenrijk en Noord-Hongarije, is niet eerder voor Nederland vermeld. De enige thans bekende vindplaats in ons land ligt bij Hoogeveen in Drenthe.

Van Soest het geslacht *Taraxacum* voor de *Flora Neerlandica* (Hagendijk, Van Soest en Zevenbergen 1975, 1982). In Heukels' *Flora* (Van der Meijden 1996) worden thans maar 5 soorten genoemd, die deels samen vallen met de verschillende secties die in ons land voorkomen. Naar schatting komen echter 300 tot 400 soorten paardenbloemen in Nederland voor (Anonymus 1993). De meeste hiervan behoren tot de sectie *Ruderalia*. Andere secties zijn *Obliqua*, *Erythrosperma*, *Palustria*, *Naevisa*, *Celtica* en *Hamata*. De soorten van de secties *Obliqua*, *Erythrosperma* en *Palustria* zijn relatief goed bekend, maar met name rond de taxonomie van de *Hamata* en de *Ruderalia* heerst nog veel verwarring. Binnen de *Celtica* is de *Taraxacum nordstedtii*-groep het meest problematisch: hierbinnen blijken meerdere soorten te bestaan die tot voor kort niet herkend, laat staan beschreven zijn (Anonymus 1994; Oosterveld 1994).

Poaceae

De voorgaande groepen behoren alle tot de tweezaadlobbigen, maar ook binnen de eenzaadlobbigen treedt apomixis op, vooral binnen de *Poaceae*. In Nederland betreft dit het *Poa pratensis*-aggregaat. Van der Meijden (1996) onderscheidt naast *Poa pratensis* L. slechts *Poa angustifolia* L., echter met de opmerking dat *Poa pratensis* vele apomictische 'rassen' omvat, die goed gekarakteriseerd zijn. Eén van deze rassen, die in de flora's van de ons omringende landen wel en in onze eigen niet genoemd wordt, is *Poa subcaerulea* Smith, ook wel *Poa humilis* Ehrh. ex G.F. Hoffm. of *Poa irrigata* Lindm. genoemd (Weber 1995b; Schubert & Vent 1986; Lambinon et al. 1998). Segal (1969, zie pg. 285) vermeldt in zijn beschrijving van muurbegroeiingen standplaatsverschillen tussen deze drie beemdgrassen. Volgens deze auteur is *Poa pratensis* s.str. de gewone soort in goed

ontwikkeld grasland, terwijl *Poa angustifolia* algemeen voorkomt op muren, vaak samen met *Chelidonium majus*, en *Poa subcaerulea* af en toe te vinden is op muurkronen waar zich veel zand en humus heeft verzameld.

In de Nationale Vegetatiedatabank (in beheer bij Alterra) nogal wat vegetatieopnamen opgenomen waarin '*Poa pratensis* var. *humilis*' wordt vermeld. Of dit inderdaad hetzelfde taxon betreft, is onduidelijk, maar aangenomen mag worden dat *Poa subcaerulea* in Nederland niet zeldzaam is, gezien het algemene voorkomen in Duitsland en België, in milieus die ook in Nederland algemeen voorkomen. Het totale aantal soorten uit de Veldbeemdgras-groep in ons land is onbekend.

Getalsmatig maken apomicten een belangrijk deel van onze flora uit. In totaal betreft het naar schatting tussen de 500 en 700 taxa, waarbij *Taraxacum* de kroon spant met meerdere honderden soorten. Op de standaardlijst van vaatplanten in Nederland (Van der Meijden et al. 1991, 1996), waarop nauwelijks apomicten staan, worden in totaal ongeveer 1500 soorten vermeld. Een kwart tot een derde van onze flora wordt dus gevormd door apomicten! Dit is vergelijkbaar met de situatie in Duitsland: Wisskirchen & Haeupler (1998) noemen in hun standaardlijst van de Duitse flora 3026 seksuele taxa en 947 apomicten. Van *Hieracium* zijn echter slechts de hoofd- en tussensoorten genoemd, en niet de intraspecificke taxa. In Nederland kan slechts voor de genera *Alchemilla* (7 soorten) en *Rubus* (circa 200 soorten) gezegd worden dat de taxonomische kennis op peil is; voor *Taraxacum* is dit slechts in beperkte mate het geval en binnen *Hieracium*, het *Ranunculus auricomus*- en het *Poa pratensis*-complex valt nog veel werk te verzetten voordat een compleet overzicht beschikbaar is van de diversiteit.

Plantensociologisch onderzoek aan apomicten

De moeilijke herkenbaarheid van veel apomictische soorten is ongetwijfeld mede oorzaak voor het feit dat deze soorten bij de meeste plantensociologen weinig geliefd zijn en – om enkele van de meest geziene notaties te noemen – al gauw te boek worden gesteld als ‘*Taraxacum officinale*’, ‘*Taraxacum* sectie *Vulgaria*’, ‘*Rubus fruticosus*’ (al dan niet met de toevoeging ‘coll.’ of ‘agg.’) of simpelweg als ‘*Taraxacum* spec.’ of ‘*Rubus* spec.’. De inconsequente en vaak stiefmoederlijke behandeling van de apomicten in de Nederlandse flora’s draagt er aan bij dat in deze situatie niet gemakkelijk verandering zal optreden. Dat is jammer, aangezien diverse apomicten in hoge mate de diversiteit van bepaalde begroeiingen bepalen; sommige plantengemeenschappen worden zelfs geheel door apomicten gedomineerd. Men denke hierbij bijvoorbeeld aan de rijkdom aan paardenbloemen van sommige duingraslanden en aan de braamstruwelen. Gelukkig is de laatste jaren sprake van een zekere inhaalslag, maar we zullen tevens moeten constateren dat er nog veel valt te onderzoeken. Aan de hand van drie geslachten, *Rubus*, *Taraxacum* en *Hieracium* willen we een korte schets geven van de status quo van het plantensociologisch onderzoek naar deze soortengroepen in ons land.

Rubus

De oudst overgeleverde opname van een braamstruweel, die we volgens de huidige inzichten tot het *Rubetum grati* rekenen, dateert uit 1965 en is van de hand van Victor Westhoff, die enigermate in de batologie was ingeleid door Kern en Reichgelt. Voor de syntaxonomie van braamstruwelen hoeven we evenwel veel minder ver terug te gaan in de tijd. Pas in 1999 wordt voor het

eerst een overzicht gepresenteerd van de braamstruwelen in ons land, te weten in het vijfde en afsluitende deel van ‘De Vegetatie van Nederland’. Eerdere aanzetten werden gegeven door Doing (1962) en, in navolging van hem, door Westhoff & Den Held (1969), maar hun indelingen blijken moeilijk houdbaar (voor een discussie, zie *De Vegetatie van Nederland* deel 5: 94-96 en 132-133). De braamstruwelen op basenarme grond worden thans samengevat in de klasse *Lonicero-Rubetea plicati* (Haveman et al. 1999a), terwijl de struwelen op basenrijke grond een verbond (*Pruno-Rubion radulae*) toebedeeld krijgen in de klasse *Rhamno-Prunetea* (Haveman et al. 1999b). In de syntaxonomie van de braamstruwelen zien we een voorbeeld hoe het onderscheid tussen nauw verwante (en in dit geval apomictische) soorten kan leiden tot de beschrijving van verschillende gemeenschappen (vgl. Landolt 1977).

De meeste gemeenschappen van de *Lonicero-Rubetea plicati* en het *Pruno-Rubion radulae* in ons land zijn kenmerkend voor het cultuurlandschap, maar dit is niet de enige plaats waar braamstruwelen een rol van betekenis spelen. Reeds Beijerinck & Ter Pelkwijk (1952b) en Beijerinck (1956) onderscheidde voor Drenthe soorten die kenmerkend zijn voor het cultuurlandschap (*Rubus lindleianus*, *Rubus fissus* = *Rubus scissus*), soorten die meer in bosranden en in jonge bossen voorkomen (*Rubus nessensis*, *Rubus pyramidalis*) en soorten die beperkt blijven tot oude bossen en oorspronkelijke bosrestanten (zoals *Rubus belardii* = *Rubus pedemontanus* en *Rubus mucronatus* = *Rubus mucronulatus*). Al deze soorten kunnen struwelen vormen, maar de soorten uit de laatste categorie doen dit voornamelijk binnen de (natuurlijke) dynamiek van bossystemen, en niet als zelfstandige struwelen in het cultuurlandschap. Tot op zekere hoogte geldt dit ook voor de soorten uit de tweede categorie. Op open

plekken, die bijvoorbeeld ontstaan zijn als gevolg van kap, windworp of brand, kunnen de bramen binnen enkele jaren dominant worden en zich optimaal ontwikkelen: ze weten hier een hoge biomassa op te bouwen, bloeien rijkelijk en zetten meestal goed vrucht. Naarmate dergelijke open plekken weer dichtgroeien en een jonge boomlaag voor schaduw zorgt, neemt de vitaliteit van de bramen gaandeweg af, totdat nog slechts hier en daar een enkele spriet overblijft; op dergelijke groeiplaatsen zijn de bramen vaak lastig op naam te brengen (Wittig 1979). Als het bos vervolgens ouder wordt en meer licht tot de bodem kan doordringen, neemt de hoeveelheid bramen weer enigszins toe. Het *Rubetum pedemontani* is een voorbeeld van een struweel op een dergelijke groeiplaats, en dit is feitelijk niets anders dan een stadium in de ontwikkeling van het bos. Veel van dergelijke oud-bossoorten behoren tot de relatieve zeldzaamheden van onze bramenflora, en verder ecologisch onderzoek naar de oorzaak van deze zeldzaamheid en bijvoorbeeld het slechte verspreidingsvermogen van deze oud-bossoorten lijkt erg interessant.

Andere begroeiingen waarin bramen een rol van betekenis spelen zijn Jeneverbesstruwelen en doornstruwelen in het duingebied. Slechts mondjesmaat zijn opnamen gemaakt in dergelijke struwelen waarin de bramen op naam gebracht zijn. Er is dan ook nog weinig te zeggen over de diagnostische en systematische betekenis van de bramen binnen deze struwelen. In Jeneverbesstruwelen op arme zandgrond verschijnen bramen voornamelijk in degradatiestadia. Vooral als deze struwelen omringd worden door bosopslag of bosaanplant, zodat de Jeneverbesstruiken door beschaduwing in verval raken en het naaldenstrooisel door afgevallen blad van loofbomen 'verontreinigd' wordt, kunnen bramen zich breed maken. Het gaat dan om

algemene soorten met zwaartepunt in de *Lonicero-Rubetea plicati*, zoals *Rubus gratus* en *Rubus plicatus*. In Jeneverbesstruwelen op leem en rivierzand kunnen eveneens *Lonicero-Rubetea*-bramen optreden, al gaat het daar om iets minder alledaagse soorten, bijvoorbeeld *Rubus vigorosus* (Weeda 2000). De verzamelde gegevens hebben tot nu toe echter een anecdotisch karakter.

Duinstruwelen met Zwarte bramen treden vooral op in het zogenaamde Duindoorn-Braamlandschap (Hf-landschap) en worden vooral aangetroffen op Texel en Walcheren (Doing 1988). Met name in aftakelende Duindoornstruwelen, maar ook in andere struwelen op standplaatsen met een relatief hoge omzetting van organische stof kunnen bramen op de voorgrond treden. Opvallend genoeg gaat het ook hier niet om bramen die kenmerkend zijn voor de *Rhamno-Prunetea*, waartoe de beschreven Duindoornstruwelen gerekend worden, maar om bramen die het zwaartepunt van hun voorkomen hebben binnen de *Lonicero-Rubetea plicati*, bijvoorbeeld *Rubus nemoralis* en *Rubus vigorosus*. Onderzoek naar de floristische samenstelling van dergelijke struwelen over de gehele duinstreek, waarbij de diversiteit van de bramenflora centraal staat, is echter noodzakelijk voordat uitspraken gedaan kunnen worden over hun syntaxonomische plaats.

Taraxacum

Mede dank zij het onderzoek van Van Soest staan paardenbloemen in ons land al lange tijd in de belangstelling. Het geslacht komt in graslanden algemeen en opvallend voor. Van Soest had zeker belangstelling voor de plantensociologie. Blijkens herbariumetiketten maakte hij in zijn jongere jaren ook wel vegetatieopnamen; dit wordt bijvoorbeeld aangegeven bij *Taraxacum holandicum* van de Zwartendijk bij Kampen

(Figuur 2). Jammer genoeg zijn tot dusver slechts enkele opnamen van de hand van Van Soest achterhaald (Van Soest 1999). Vooral wat de duinen betreft, concentreerde hij zijn aandacht op de omgeving van zijn woonplaats Den Haag. De duinen tussen Den Haag en Wassenaar bleken rijk aan soorten uit de sectie *Erythrosperma*. Van Soests nasporingen in dit gebied kwamen ten goede aan de uitvoerige plantensociologische studie van dit gebied door Boerboom (1957, 1960). Hierdoor werd het mogelijk het meest voorkomende, maar tot dan toe niet als associatie beschreven type droog, kalkrijk duingrasland te onderscheiden: het *Taraxaco-Galietum maritimi* (= *Taraxacum obliquum-Galium verum* var. *maritimum*-associatie; nu *Taraxaco-Galietum veri* genoemd). Zelf gaf Van Soest ook uiting aan zijn plantensociologische interesse. Voor de *Taraxacum*-delen van de Flora Neerlandica (Hagendijk et al. 1975, 1982) formuleerde hij in samenwerking met Westhoff ecologische paragrafen, waarin

de plantensociologische positie volgens het systeem van Westhoff & Den Held (1962) wordt geformuleerd. Zo lezen we bij *Taraxacum silesiacum* (uit de sectie *Erythrosperma*): "Grazige plaatsen; kensoort van het *Thero-Airion* Tüx., vaak in het *Agrostietum tenuis* Hueck en het *Festuco-Thymetum serpylli* Tüx.; vaak tezamen met *Cerastium arvense* L. en *Ranunculus bulbosus* L." Een duidelijk zoekbeeld: de enigszins geoefende plantenzieker weet direct op wat voor plaatsen *Taraxacum silesiacum* te verwachten is. *Taraxacum rubicundum* wordt als volgt gekarakteriseerd: "Kensoort voor het *Galio-Koelerion* (Tüx.) Den Held & Westh.; langs de grote rivieren in het *Sedo-Cerastion* Sissing & Tideman; op krijthellingen in de *Festuco-Brometea* Br.-Bl. & Tüx." Als meer specifieke soorten van het *Taraxaco-Galietum* noemt Van Soest *Taraxacum agaurum*, *Taraxacum dunense* en *Taraxacum taeniatum*; opmerkelijk genoeg niet de naamgevende soort *Taraxacum obliquum*, die zijns inziens ken-

105.

FLORA VAN NEDERLAND
HERBARIUM VAN SOEST

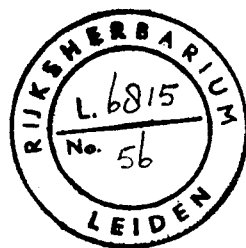
Taraxacum hollandicum ²
(f)

slecht grasland buiten zwartendijk

Kampen 16.52, 32; 11.V.41

leg. Sm.

soc. opname



8-11290

Figuur 2. Een herbariumetiket bij *Taraxacum hollandicum* van Van Soest. Opmerkelijk is de opmerking 'sociologische opname', waaruit blijkt dat Van Soest interesse had voor de plantensociologie.

soort is van het *Tortulo-Phleetum arenarii*. Een aantal van deze soorten behoort tot het rijtje soorten dat in de klassieke studie van Westhoff & Den Held (1969) wordt besproken. Wat de omvangrijke sectie *Vulgaria* betreft worden in *Flora Neerlandica* maar in enkele gevallen syntax-onomische indicaties gegeven. Zo wordt van *Taraxacum ploegii* vermeld dat deze in vochtig grasland groeit aan de randen van *Calthion*-begroeiingen en wordt *Taraxacum ordinatum* kenmerkend geacht voor het *Alliario-Chaerophylletum temuli*. Bij deze voorbeelden moet echter vermeld worden dat zowel omtrent de taxonomische status als omtrent de syntaxonomische toedeling de recente inzichten niet geheel overeenkomen met die uit de jaren zestig, zeventig en tachtig. Zo wordt *Taraxacum crassipes* niet meer genoemd in de lijst van 1993 (Anonymus 1993). *Taraxacum hollandicum* lijkt een goede verbondskensoort te zijn van het *Alopecurion pratensis* (Weeda et al. 2002) en niet van het *Calthion palustris* (Westhoff & Den Held 1969; Hagendijk et al. 1975) of slechts associatiekensoort van het *Fritillario-Alopecuretum* (Zuidhoff et al. 1996).

In het eerder genoemde 'paardenbloemenboek' van Sterk et al. (1987) wordt niet specifiek ingegaan op de plantensociologische positie van individuele soorten, maar wel wordt de ecologie van de diverse secties toegelicht. Het milieu van het genus kan gekenschetst worden met de termen 'onrust', 'storing', 'dynamiek' (zie ook Oosterveld 1993). In natuurlijke en halfnatuurlijke graslanden spelen de soorten van de secties *Erythrosperma* en *Obliqua* een belangrijke rol als de dynamiek veroorzaakt wordt door stuivend zand. Is regelmatige periodieke inundatie de onrustfactor, dan worden soorten van de *Palustria* aangetroffen. In cultuurgraslanden zijn de *Celtica*-soorten kenmerkend voor hooilandbeheer, en de *Hamata* voor matig bemeste, permanente weilanden. Antropogene storing op

matig tot zeer voedselrijke bodem leidt tot het optreden van soorten uit de sectie *Ruderalia*.

Weeda (1992) heeft in de opnamen die hij gebruikte in zijn studie naar de ecologie van *Viola rupestris* ook de Zandpaardenbloemen zoveel mogelijk op naam gebracht. In de vegetatietabellen noemt hij de abundantie voor de gehele groep, en de presentie voor de afzonderlijke taxa. In het overzicht van 'De vegetatie van Nederland' worden in het 'graslandendeel' in navolging van Boerboom en Weeda tabellen gepresenteerd waarin paardenbloemen met naam en toenaam worden genoemd, zij het nog steeds in bescheiden mate: de gegevens zijn doorgaans – noodzakelijkerwijs – in verregaande mate geaggregeerd. Zo wordt in de tabel van het *Taraxaco-Galietum veri*, welke gemeenschap de Nederlandse naam Duin-Paardenbloem-associatie krijgt toebedeeld (Weeda et al. 1996), onderscheid gemaakt in *Taraxacum obliquum* (15 %), *Taraxacum laevigatum* agg. (67 %) en *Taraxacum species* (30 %). *Taraxacum laevigatum* is een 'collectief' van microsoorten uit de sectie *Erythrosperma*. In de toelichtende tekst wordt vermeld dat deze groep met name de soorten *Taraxacum rubicundum*, *Taraxacum taeniatum*, *Taraxacum oxoniense*, *Taraxacum dunense* en *Taraxacum agaurum* bevat.

Schuchter is een aanvang gemaakt met onderzoek naar de ecologie en de sociologische voorkeur van afzonderlijke paardenbloemsoorten. In 1966 begon de afdeling Plantensystematiek van de Vrije Universiteit met een dergelijke studie op Schiermonnikoog, waarvan resultaten werden gepubliceerd met betrekking tot *Taraxacum palustre* (onder de naam *Taraxacum limnanthes* subsp. *limnanthoides*; Vroman & Ietswaart 1972) en *Taraxacum euryphyllum* (Hommes et al. 1972). De tweede bleek beperkt tot het *Junco baltici-Schoenetum nigricantis*. Ook de eerste heeft hier zijn

optimum, maar komt in geringe aantallen ook voor in zouter milieu (in het *Oenanthe lachenalii-Juncetum maritimi* en het *Armerio-Festucetum litoralis*). Helaas is dit interessante onderzoek niet voortgezet. Aan de Universiteit van Amsterdam vond in de jaren zeventig en tachtig onderzoek plaats naar de ecologie en de sociologische positie van een aantal soorten uit de secties *Erythrosperma* en *Obliqua* (Den Nijs et al. 1978). Plantensociologische tabellen werden echter niet gepubliceerd. Een tweede studie van deze onderzoeksgroep betrof de verschillen in paardenbloemenflora in graslanden onder verschillende beheersregimes (Sterk et al. 1983). Hierin werden niet slechts de soorten uit de 'interessante' secties *Erythrosperma*, *Obliqua* en *Palustria* betrokken, maar ook meer dan 60 soorten uit de secties *Ruderalia* en *Hamata*. Uit de studie bleek dat in verschillende vegetatietypen, veroorzaakt door verschillen in bodem en beheer, ook verschillende paardenbloemsoorten voorkomen. Zo hebben bijvoorbeeld *Taraxacum sellandii* en *Taraxacum ekmanii* hun zwaartepunt in sterk bemeste weilanden, terwijl *Taraxacum subditivum* en *Taraxacum excellens*, die evenals de vorige soorten tot de sectie *Ruderalia* behoren, voornamelijk werden aangetroffen in niet tot licht bemeste weiden hooilanden. Een tweede belangwekkende conclusie uit genoemd onderzoek is, dat ook binnen de sectie *Ruderalia* zowel soorten voorkomen met een brede ecologische amplitudo als met een smalle. Ook Wisskirchen & Haeupler (1998, p. 497) merken op dat binnen de *Ruderalia* soorten bestaan die goede indicatoren van specifieke milieus zijn.

Hofstra (1994) publiceerde opnamen van groeiplaatsen van *Taraxacum frugale*. Deze soort uit de *Taraxacum nordstedtii*-groep blijkt in Twente voor te komen in het *Nardo-Galion saxatilis*, met name in het *Gentiano pneumonanthes-Nardetum*, ver-

der in het *Crepido-Juncetum acutiflori* (spaarzaam) ook in het *Cirsio dissectum-Molinietum*. Buiten Twente wordt deze soort volgens eigen, ongepubliceerde gegevens onder andere aangetroffen in soortenarme *Molinio-Arrhenatheretea*-begroeiingen (bijvoorbeeld in de Friese Wouden), soortenarme, open *Salix repens*-begroeiingen (in de Lauwersmeerpolder) en in het *Angelico-Cirsietum oleracei* (in het Drentse Aa-gebied). Helaas lijkt het voor sommige soorten te laat nog gedetailleerd inzicht te krijgen in hun binding aan specifieke plantengemeenschappen; zo vermelden Weeda et al. (2002) het vrijwel verdwijnen van de endem *Taraxacum friscum*, een Moeraspaardenbloem die beperkt was tot hooilanden op veen (*Molinio-Arrhenatheretea*) in Friesland.

Hieracium

In een korte beschouwing over de ecologie van havikskruiden in Denemarken merkt Schou (2000) op dat, hoewel de soorten morfologisch sterk op elkaar lijken, de standplaatseisen sterk kunnen verschillen. Enkele soorten worden slechts aangetroffen in soortenrijke begroeiingen die al lange tijd ter plaatse aanwezig zijn; deze soorten noemt hij van groot belang voor de natuurbescherming. De soorten van het ondergeslacht *Hieracium* subgenus *Hieracium* spelen in Nederland een belangrijke rol in allerlei halfnatuurlijke begroeiingen, in het bijzonder in overgangsmilieus, die (nog steeds) in snel tempo verarmen. Vooral in de mesofiele zomen van basenarme gronden, die gerekend worden tot de *Melampyro-Holcetea mollis*, en in de hieraan verwante heischrale graslanden van de *Nardetea* worden havikskruiden aangetroffen. Een aantal 'soorten' wordt als kensoort genoemd van de eerstgenoemde klasse, te weten *Hieracium maculatum*, *Hieracium vulgatum* en *Hieracium laevi-*

Buiten de duinen wordt ook *Hieracium umbellatum* als zodanig beoordeeld. *Hieracium sabaudum* geldt als een soort van één van de associaties van deze klasse, namelijk het *Hieracio-Holcietum mollis* (Stortelder et al. 1996). In de graslanden van de *Nardetea* worden vooral *Hieracium laevigatum* en *Hieracium umbellatum* aangetroffen (Swertz et al. 1996).

Een geheel ander milieu waarin Havikskruiden veelvuldig worden gevonden zijn muren (Segal 1969, pg. 178-180), hetgeen geen verbazing mag wekken aangezien *Hieracium* zijn hoogste diversiteit bereikt in rots- en gebergtegebieden. Tot de typische muurplanten behoren de beide apomictische taxa uit het *Hieracium amplexicaule*-complex die in Nederland zijn aangetroffen. In de 19e druk van de Flora van Nederland werden deze vermeld als *Hieracium amplexicaule* subsp. *speluncarum*, voorkomend in Zuid-Limburg, en subsp. *amplexicaule*, in de 19e eeuw in Haarlem gevonden (Van der Meijden in Van Ooststroom 1977; zie ook Heukels 1980). Beide zijn kenmerkend voor de *Asplenietea trichomanis* en hebben daarbinnen hun zwaartepunt in het *Asplenio-Cheiranthetum cheiri* (Segal 1969; Meertens et al. 1998), maar subsp. *speluncarum* kan ook talrijk optreden in *Sedo-Scleranthetea*-begroeiingen op het bovenvlak van muren en in ruigtegemeenschappen op mergelstenen kademuren. In muurbegroeiingen worden ook vaak soorten uit de *Hieracium muro-rum*- en de *Hieracium laevigatum*-groep aangetroffen, maar of het hierbij om specifiek op muren groeiende taxa gaat, is vooralsnog onduidelijk. Alle in de Nederlandse plantensociologische literatuur gebruikte Havikskruid-namen betreffen collectief-soorten, en een nadere analyse om hoeveel en welke soorten het werkelijk gaat is niet te geven, zolang de taxonomie van het genus in Nederland niet is opgehelderd. Om inzicht te krijgen in de binding van de

apomictische *Hieracium*-taxa aan verschillende vegetatie-eenheden heeft de eerste auteur in het seizoen 2002 een begin gemaakt met een gecombineerde taxonomische-plantensociologische aanpak. Op plaatsen waar *Hieracia* voorkomen zijn opnamen gemaakt, waarna van de havikskruiden herbariummateriaal is verzameld. Ook de komende jaren zal op deze wijze gewerkt worden, om gelijktijdig inzicht te krijgen in de taxonomie als in de plantensociologische positie van de taxa. Wellicht dat de komende jaren enkele specifiek op dit genus gericht PKN²-excursies georganiseerd worden, zoals al jarenlang specifiek op taxonomie én ecologie van *Rubus* gerichte excursies georganiseerd worden.

Apomicten in het natuurbeheer

Tot nog toe spelen apomicten een ondergeschikte rol in het natuurbeheer, zowel beleidsmatig als praktisch. Een voorbeeld is het voorstel voor de Rode Lijst (Van der Meijden et al. 2000), waarop slechts 7 apomictische soorten vermeld zijn, namelijk alle zeven inheemse *Alchemilla*-soorten. De vier *Hieracium*- en twee *Taraxacum*-'soorten' op de Rode Lijst betreffen collectief-taxa, waarbinnen verschillende soorten te onderscheiden zijn. Deze taxa zijn ook opgenomen als doelsoorten in het Handboek Natuurdoeltypen (Bal et al. 2002), waarmee de soorten in het natuurbeleid zijn verankerd. Bescherming van de opgenomen 'soorten', bijvoorbeeld in natuurreservaten, is echter geen garantie voor de instandhouding van biodiversiteit in ons land, althans niet voor de diversiteit in de genera *Hieracium* en *Taraxacum*: als niet alle apomictische soorten binnen de collectief-taxa beschermd zijn, kan nog steeds een groot deel van de diversiteit verloren gaan, zonder dat we daar erg in hebben. Bovendien komen ook in de collectief-taxa die niet op de Rode Lijst staan

soorten voor die zo zeldzaam zijn dat ze wel opgenomen zouden moeten worden; een voorbeeld hiervan is de al eerder genoemde *Hieracium laevigatum* subsp. *coronopifolioides*. Behalve binnen de genoemde genera komen in elk geval ook binnen het genus *Rubus* en vermoedelijk eveneens in het *Ranunculus auricomus*-complex soorten voor die alleen al vanwege hun zeldzaamheid op de Rode Lijst vermeld zouden moeten worden. Een gunstige uitzondering op deze ontkenning van apomicten in beleidsdocumenten vormt de Handleiding voor de bescherming van bedreigde muurplanten (Ministerie van Landbouw en Visserij 1988), waarin de beide soorten uit het *Hieracium amplexicaule*-complex worden genoemd en besproken.

Een interessant aspect hierbij is het voorkomen van endemisme binnen de groep apomicten, terwijl – afgezien van *Viola persifolia* var. *lacteaeoides* (Weeda 2001/02) – geen endemen in Nederland worden aangetroffen binnen de overige groepen plantensoorten. Voorbeelden zijn *Rubus thallasarctos* Beek, die slechts bekend is van de Nederlandse Waddeneilanden, *Rubus drenticus* Beek & Meijer, een algemene soort van het Nederlandse Drentse district en *Taraxacum gelricum* Van Soest, een *Palustria*-soort van de Grebbevallei en Voorne en Goeree. Door het grote internationale belang van deze soorten behoren ze automatisch tot de doelsoorten in de zin van het Handboek Natuurdoeltypen, en zouden ze hierdoor in het natuurbeleid met prioriteit aandacht dienen te krijgen (Bal et al. 2002). Ook binnen het Europese natuurbeleid wordt aan apomicten nauwelijks aandacht besteedt. Zo werden onlangs in een Tsjechisch amendement op de Habitats Directive verscheidene apomicten opgenomen, maar de commissie die hier over besliste, weigerde categorisch de opname van apomicten op de annexes II

en IV (Klaudisová 2001).

In de natuurbeheerspraktijk spelen apomicten ook nauwelijks een rol. Het Norgesholt in Noord-Drenthe is één van de weinige en wellicht het enige natuurreservaat dat (mede) om het voorkomen van enkele bijzondere bramensoorten (onder andere *Rubus pedemontanus*) als zodanig is ingesteld. In een ander Drents bosje, het Mantingerbos, heeft het verplaatsen van het raster tussen het weiland en het bos geleid tot de ontwikkeling van mantels met de zeldzame *Rubus mucronulatus*. Ontwikkeling van braamstruwelen hoeft echter niet gericht te zijn op het stimuleren van zeldzame bramensoorten; ook andere organismen waarvoor braamstruwelen het belangrijkste leefgebied vormen kunnen het doel zijn. Zo wordt in het Vijlenerbos de ontwikkeling van braamstruwelen gestimuleerd ten behoeve van de Hazelmuis (*Muscardinus avellanarius*).

Een belangrijke voorwaarde voor de bescherming van soorten, of dit nu gaat om het beleidsmatige aspect of het aspect van de natuurbeheerspraktijk, is echter de herkenning. Is het denkbaar dat alle apomictische taxa in ons land ooit in een veldflora als Heukels' Flora opgenomen worden, zodat ieder die dat wil hiermee aan de slag kan, zonder specialistische literatuur te hoeven raadplegen? Wij menen van niet: dit zou onevenredig veel ruimte in beslag nemen, zonder dat een degelijke behandeling van alle taxa gewaarborgd is. Specialistische literatuur is, met andere woorden, altijd nodig om de ingewikkelde taxonomie van apomicten recht te doen. Het zou echter wenselijk zijn ook in de flora de diversiteit van de apomictische genera tot uitdrukking te laten komen door een behandeling die op hun uitzonderlijke taxonomie toegesneden is. Hiertoe zouden in elk geval de secties

gevoerd moeten worden, elk met een korte tekst betreffende de diversiteit, vergelijkbaar met bijvoorbeeld de behandeling in de excellente 'New Flora of the British Isles' van Stace (1997). Aan iedere geïnteresseerde van de flora kan dan zelf de keuze gelaten worden of hij of zij zich al dan niet dieper met het geslacht wil bezighouden. De bekende soorten zouden echter tenminste op de standaardlijst moeten voorkomen (zoals bijvoorbeeld op de Duitse standaardlijst, Wisskirchen & Haeupler 1998), zodat duidelijk wordt dat het goede soorten betreft. Bovendien is het voorkomen op de standaardlijst thans ook een voorwaarde om op de Rode Lijst voor te kunnen komen. Hier blijkt dus ook, om opnieuw een variatie op Van Steenis' adagium te geven: "The name of a plant is the key to its protection".

Apomictic species: the necessity for an accurate taxonomy

After a short introduction on the common idea of the existence of species, the authors stress the idea that apomictic taxa should be recognised on the species level. Arguments for this can be found in the distinct morphological features (which are constant, but rather small in relation to related species), a built-up area (which is sometimes small), a more or less clear ecology and the genetic isolation of the taxa. Apomictic species can be found in the following taxa in the Netherlands (between brackets the known or estimated species numbers): the *Ranunculus auricomus* complex (?), *Alchemilla* (7), *Rubus* (200), *Hieracium* (100-150?), *Taraxacum* (300-400) and the *Poa pratensis* complex (?). Only with regard to the genera *Alchemilla* and *Rubus* the taxonomy is clear by now; for the remaining genera it is more or less obscure. A short overview is given over the phytosociological state of the art in *Rubus*, *Taraxacum* and *Hieracium*, which is only partly clarified. As a

consequence of the poor taxonomical and ecological knowledge, it may not be surprising that apomicts play hardly any role in nature conservation. However, a substantial part of biodiversity is formed by apomicts: 500-700 species out of 2000-2200 in total. In the end, it is stressed that "The name of a plant is the key to its protection."

Literatuur

- Aizpuru, I, C. Aseginolaza, P.M. Uribe-Echebarría, P. Urrutia & I. Zorrakin (2000). *Claves ilustradas de la Flora del País Vasco y Territorios Limítrofes*. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, Vitoria-Gasteiz, 831 pp.
- Anonymus (1993). Revisie *Taraxaca* Neerlandica, 1993. *Nieuwsbrief Studiekring Taraxacum* 6, fotokopie.
- Anonymus (1994). De secties van het geslacht *Taraxacum* in Nederland. *Nieuwsbrief Studiekring Taraxacum* 10, fotokopie.
- Arvet-Touvet, C. (1913). *Hieraciorum praesertim Galliae et Hispaniae Catalogus Systematicus*, Paris.
- Asker, S.E. & L. Jerling (1992). *Apomixis in plants*. CRS Press, Boca Raton, 298 pp.
- Bal, D., H.M. Beije, M. Fellingner, R. Havenman, A.J.F.M. van Opstal & F.J. van Zadelhoff (2002). *Handboek Natuurdoeltypen*, tweede, geheel herziene druk. Rapport EC-LNVnr. 2001/020, Wageningen, 832 pp.
- Beek, A. van de (1974). *Die Brombeeren des Geldrischen Distriktes innerhalb der Flora der Niederlande. Eine pflanzensystematische Studie über die Sektion Rubus des Genus Rubus L. im mittleren Teil der Niederlande*. Thesis Rijksuniversiteit Utrecht, 195 pp.
- Beek, A. van de (1978). Bramen in Zuid-

- Limburg. *Gorteria* 9: 80-87.
- Beek, A. van de (1988). Batologische notities 4 – Nieuwe gegevens over *Rubus* L. *Gorteria* 14(1): 19-23.
- Beek, A. van de, R.J. Bijlsma & F.M. Muller (1986). *Rubus aurora* – een nieuwe braam uit het IJsseldal. *Gorteria* 13: 38-40.
- Beek, A. van de, S.E. de Jongh & F. M. Muller (1972). *Overzicht der Nederlandse Bramen 2A*. Fotokopie, Rijks-herbarium.
- Beek, A. van de, S.E. de Jongh & F. M. Muller (1973). *Overzicht der Nederlandse Bramen 2B*. Fotokopie, Rijks-herbarium.
- Beek, A. van de & K. Meijer (1990). Nieuwe bramen uit het Drentse district. *Gorteria* 16: 93-101.
- Beijerinck, W. & A.J. (1950). De voor-naamste bramen in het Drentse district. *De Levende Natuur* 53: 167-172, 191-196, 211-216.
- Beijerinck, W. & A.J. Ter Pelkwijk (1952a). Nieuwe bramen uit het Drentse district. *De Levende Natuur* 55: 89-96.
- Beijerinck, W. & A.J. Ter Pelkwijk (1952b). Rubi in the northeastern part of the Netherlands (A floristic and vegetational study). *Acta Botanica Neerlandica* 1: 325-360.
- Beijerinck, W. (1956). *Rubi Neerlandici. Bramen en frambozen in Nederland. Hun bouw, levenswijze, verwantschap, verspreiding en gebruik*. Verhandelingen der Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, afd. Natuurkunde, tweede reeks, deel LI, no. 1, Amsterdam, 156 pp.
- Boerboom, J.H.A. (1957). Les pelouses sèches des dunes de la côte néerlandaise. *Acta Botanica Neerlandica* 6: 642-680.
- Boerboom, J.H.A. (1960). *De plantengemeenschappen van de Wassenaarse duinen*. Dissertatie Landbouwhogeschool Wageningen, 135 pp.
- Boreau, A. (1857). *Flore du Centre de France et du Bassin de la Loire*. Tom. 1. ed. 3., Paris.
- Briquet, J. (1899). Observations critiques sur les conceptions actuelles de l'espèce végétale au point de vue systématique. In: É. Burnat, *Flore des Alpes Maritimes*, III(1), Genève et Bâle, pp. V-XXXVI.
- Doing, H. (1962). *Systematische Ordnung und floristische Zusammensetzung niederländischer Wald- und Gebüschgesellschaften*. Dissertatie Landbouwhogeschool Wageningen, North-Holland Publishing Company, Amsterdam, 85 pp. Tevens verschenen in: *Wentia* 8: 1-85.
- Doing, H. (1988). *Landschapsoecologie van de Nederlandse Kust*. Een landschapskartering op vegetatiekundige grondslag. Stichting Duinbehoud/Stichting Publikatiefonds Duinen, Leiden, 228 pp.
- Dongen, B.C. van (1952). *Verslag van een onderzoek betreffende het onderscheiden van verschillende typen bij de soort Ranunculus auricomus L. uit ons land*. Manuscript in bibliotheek Nationaal Herbarium Nederland, Leiden.
- Gottschlich, G. (1996). *Hieracium* L. 1753. In: O. Sebald, S. Siegmund, G. Philippi & A. Wörz: *Die Fan- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs* 6. Eugen, Ulmer, Stuttgart, pp. 393-535.
- Gottschlich, G. & U. Raabe (1991) Zur Verbreitung, Ökologie und Taxonomie der Gattung *Hieracium* L. (Compositae) in Westfalen und angrenzenden Gebieten. *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde* 53 (4): 1-140.
- Gottschlich, G., U. Raabe & J.C. Schou (1998). Die Gattung *Hieracium* L. (Compositae) auf der Insel Rügen und ihre pflanzengeografische Beziehung

- der skandinavischen Hieracium-Flora –
 meist ergänzenden bio- und bibliog-
 raphischen Angaben zur Rügen-Floris-
 tik. *Botanischer Rundbrief für Mecklen-
 burg-Vorpommern* 31: 1-94.
- Gregor, Th. & G. Matzke-Hajek (2002).
 Apomikten in roten Listen: Kann der
 Naturschutz einen Großteil der Pflan-
 zenarten übergehen? *Natur und Land-
 schaft* 77: 64-71.
- Greuter, W., J. McNeill, F.R. Barrie, H.M.
 Burdet, V. Demoulin, T.S. Filgueiras,
 D.H. Nicolson, P.C. Silva, J.E. Skog, P.
 Trehane, N.J. Turland & D.L. Hawks-
 worth (ed., 2000). *International Code of
 Botanical Nomenclature (Saint Louis
 Code) Adopted by the Sixteenth Interna-
 tional Botanical Congress St. Louis,
 Missouri, July-August 1999*. Koeltz
 Scientific Books, Königstein, 474 pp.
- Hagedijk, A., Van Soest, J.L. & H.A.
 Zevenbergen (1975). 123. Compositae:
 Taraxacum (behalve Sectie Vulgaria).
Flora Neerlandica IV (9), 52 pp.
- Hagedijk, A., Van Soest, J.L. & H.A.
 Zevenbergen (1982). 123. Compositae:
 Taraxacum (Sectie Vulgaria). *Flora
 Neerlandica* IV (10a), pg. 79-150.
- Haveman, R. (1997). Het Rubetum grati
 (Lonicero-Rubetea plicati classis nova)
 in Nederland. *Stratiotes* 14: 41-51.
- Haveman, R., J.H.J. Schaminée & A.H.F.
 Stortelder (1999). Lonicero-Rubetea
 plicati. In: A.H.F. Stortelder et al., *De
 vegetatie van Nederland 5. Plantenge-
 meenschappen van ruigten, struwelen
 en bossen*. Opulus Press, Uppsala/
 Leiden, pp. 89-104.
- Haveman, R., J.H.J. Schaminée & E.J.
 Weeda (1999). Rhamno-Prunetea. In:
 A.H.F. Stortelder et al., *De vegetatie
 van Nederland 5. Plantengemeen-
 schappen van ruigten, struwelen en
 bossen*. Opulus Press, Uppsala/Leiden,
 pp. 121-164.
- Heukels, P. (1980). Hieracium amplexi-
 caule L. subsp. amplexicaule en Hier-
 acium amplexicaule L. subsp. spelun-
 carum (Arvet-Touvet) Zahn. In: J. Men-
 nema, A.J. Quené-Boterenbrood & C.L.
 Plate (red.). *Atlas van de Nederlandse
 Flora I. Uitgestorven en zeer zeldzame
 planten*. Kosmos, Amsterdam, pp. 125-
 126.
- Hofstra, J. (1994). Enkele gegevens over
 groeiplaatsomstandigheden van Tarax-
 acum frugale H.O.Z. ined. in Twente.
Nieuwsbrief Studiekring Taraxacum 8,
 fotokopie.
- Hombres, T.G., J.G. Roeleveld & M. Vro-
 man (1972). Taraxacum euryphyllum
 (Dahlst.) Christ. op Schiermonnikoog.
Gorteria 6: 34-38.
- Hörandl, E. (1998). Species concepts in
 agamic complexes: applications in the
 Ranunculus auricomus complex and
 general perspectives. *Folia Geobo-
 tanica* 33: 335-348.
- Ietswaart, J.H. (1978). Biosystematisch on-
 derzoek aan Ranunculus auricomus.
Danseria 13: 40-43.
- Jaspars-Schrader, T.W. (1983). Het
 geslacht Alchemilla in Nederland. *Gor-
 teria* 11: 154-165.
- Jongh, S.E. de (1971). *Overzicht der Neder-
 landse Bramen I*. Fotokopie, Rijksher-
 barium.
- Kirschner, J. (1998). A note on the taxon-
 omy of agamic complexes. A reply to
 Tim Dickinson. *Folia Geobotanica* 33:
 333-334.
- Klaidisová, A. (2001). Ochrana rostlin-
 ných druhu ve Smernici o stanovištích
 a návrhy České republiky na rozšíření
 jejích příloh. [Conservation of plant
 species in the Habitats Directive and
 proposals of the Czech Republic for ad-
 aptation of the Annexes]. *Príroda* 19:
 45-53.
- Kloos, A.W. (1933). De Nederlandse vor-
 men van Alchemilla vulgaris L. *Neder-
 landsch Kruidkundig Archief* 43: 120-

- 147.
- Lambinon, J., J.-E. de Langhe, L. Delvosalle & J. Duvigneaud (1998). *Flora van België, het Groothertogdom Luxemburg, Noord-Frankrijk en de aangrenzende gebieden (Pteridofyten en Spermatofyten)*, 3^e druk. Nationale Plantentuin van België, Meise, 1091 pp.
- Landolt, E. (1977). The importance of closely related taxa for the delimitation of phytosociological units. *Vegetatio* 34: 179-189.
- Leeuwen, Chr. G. van (1958). De Kievitbloem in Nederland. *De Levende Natuur* 61: 268-278.
- Lid, J. & D. Tande Lid (1994) *Norsk Flora*, 6. utgåve. Det Norske Samlaget, Oslo, 1014 pp.
- Linnaeus, C. (1753). Linnaeus, C. *Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas*. Holmia: impensis Laurentii Salvii.
- Lorenz, K. (1973). *Ik sprak met viervoeters, vogels en vissen*, 8^e druk. Elsevier, Amsterdam.
- Matzke-Hajek, G. (1987). Zur Evolution und Ausbreitung apomiktischer Rubus-Arten (Rosaceae) in Offenland-Ökosystemen. *Bulletin of the Geobotanical Institute ETH* 63: 33-44.
- Meertens, M.H., J.H.J. Schaminée & E.J. Weeda (1998). *Asplenietea trichomanis*. In: J.H.J. Schaminée, A.H.F. Stortelder & E.J. Weeda, *De vegetatie van Nederland, deel 4. Plantengemeenschappen van de kust en van binnenlandse pioniermilieus*: 13-38. Opulus Press, Uppsala/Leiden.
- Meijden, R. van der, E.J. Weeda, F. Adema & G.J. de Joncheere (1983). *Heukels' Flora van Nederland*, 20^e druk. Wolters-Noordhoff, Groningen, 583 pp.
- Meijden, R. van der (1996, red.). *Heukels' Flora van Nederland*, 22^e druk. Wolters-Noordhoff, Groningen, 678 pp.
- Meijden, R. van der, L. van Duuren & E. Duistermaat (1996). Standaardlijst van de Nederlandse flora 1996. Overzicht van de wijzigingen sinds 1990. *Gorteria* 22:1-4.
- Meijden, R. van der, L. van Duuren, E.J. Weeda & C.L. Plate (1991). Standaardlijst van de Nederlandse flora 1990. *Gorteria* 17: 75-127.
- Meijden, R. van der, B. Odé, C.L.G. Groen, J.-P.M. Witte & D. Bal (2000). Bedreigde en kwetsbare vaatplanten in Nederland. Basisrapport met voorstel voor de Rode Lijst. *Gorteria* 26: 85-208.
- Nägeli, C. & A. Peter (1885). *Die Hieracien Mittel-Europas. 1: Monographische Bearbeitung der Piloselloiden*. R. Oldenbourg, München.
- Nägeli, C. & A. Peter (1886-1889). *Die Hieracien Mittel-Europas. 2: Monographische Bearbeitung der Archieracien*. 1.-2. Heft, 1886, 3. Heft, 1889. R. Oldenbourg, München.
- Nijs, J.C.M. den, A.A. Sterk & H. van der Hammen (1978). Cytological and ecological notes on the *Taraxacum* sections *Erythrosperma* and *Obliqua* of the coastal area of the Netherlands. *Acta Botanica Neerlandica* 27: 287-305.
- Oosterveld, P. (1993). De Paardebloem (*Taraxacum* sp.) in de plantengemeenschappen. *Nieuwsbrief Studiekring Taraxacum* 7, fotokopie.
- Oosterveld, P. (1994). Hyngstebloom, Kniblédden en Tiksel. *Gorteria* 20: 61-72.
- Ooststroom, S.J. van (1975). *Heukels-Van Ooststroom Flora van Nederland*. 18^e druk, Wolters-Noordhoff, Groningen, 913 pp.
- Ooststroom, S.J. van (1977). *Heukels-Van Ooststroom Flora van Nederland*. 19^e druk, Wolters-Noordhoff, Groningen, 925 pp.

- Scotell, J.C. (2000). *Danmarks Høgeurter, Pilosella Hill og Hieracium L. – The Pilosella and Hieracium species of Denmark*. AAU Reports 41, Aarhus, 246 pp.
- Schubert, R. & W. Vent (1986). *Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD, Kritischer Band, 6., durchgesehene Auflage*. Volk und Wissen Volkseigener Verlag, Berlin, 811 pp.
- Segal, S. (1969). *Ecological notes on wall vegetation*. Dissertatie Universiteit van Amsterdam. Junk, Den Haag, 325 pp.
- Sell, P.D. & C. West (1976). *Hieracium L. (incl. Pilosella Hill)*. *Flora Europaea* 4. Cambridge, pp. 358-410
- Soest, J.L. van (1926). Het geslacht Hieracium in Nederland I. *Nederlandsch Kruidkundig Archief* 1925: 138-203.
- Soest, J.L. van (1927). Het geslacht Hieracium in Nederland II. *Nederlandsch Kruidkundig Archief* 1926: 163-215.
- Soest, J.L. van (1928). Het geslacht Hieracium in Nederland III. *Nederlandsch Kruidkundig Archief* 1927: 171- 222.
- Soest, J.L. van (1929). Het geslacht Hieracium in Nederland IV. *Nederlandsch Kruidkundig Archief* 1929: 103-141.
- Soest, J.L. van (1939). Het geslacht Taraxacum in Nederland I. *Nederlandsch Kruidkundig Archief* 49: 213-237.
- Soest, J.L. van (1942). Het geslacht Taraxacum in Nederland II. *Nederlandsch Kruidkundig Archief* 52: 215-236.
- Soest, J.L. van (1999). De vegetatie van de Wassenaarse duinen omstreeks 1940. *Hollands Duinen* 34: 79-107.
- Stace, A.C. (1997). *New Flora of the British Isles, second edition*. Cambridge University Press, Cambridge, 1130 pp.
- Stace, C.A. (1998). Species recognition in agamosperms – the need for a pragmatic approach. *Folia Geobotanica* 33: 319-326.
- Steenis, C.G.G.J. van (1957). Specific and infraspecific delimitation. In: *Flora Malesiana*, Ser 1,5, Noordhoff Djakarta: clxvii-ccxxxiv.
- Sterk, A.A., M.C. Groenhart & J.F.A. Mooren (1983). Aspects of the ecology of some microspecies of *Taraxacum* in the Netherlands. *Acta Botanica Neerlandica* 32: 385-415.
- Sterk, A.A., C.H. Hommels, M.J.P.J. Jenniskens, J. H. Neuteboom, J.C.M. den Nijs. P. Oosterveld & S. Segal (1987). *Paardebloemen, planten zonder vader. Variatie, evolutie en toepassingen van het geslacht paardebloem (Taraxacum)*. Stichting Uitgeverij KNNV, Utrecht, 348 pp.
- Stevens, P.F. (2002). Why do we name organisms? Some reminders of the past. *Taxon* 51: 11-26.
- Stortelder, A.H.F., J.H.J. Schaminée & E.J. Weeda (1996). *Melampyro-Holcetea mollis*. In: J.H.J. Schaminée, A.H.F. Stortelder & E.J. Weeda, *De vegetatie van Nederland, deel 3. Plantengemeenschappen van graslanden, zomen en droge heiden*: 247-262. Opulus Press, Uppsala/Leiden.
- Swertz, C.A., J.H.J. Schaminée & E. Dijk (1996). *Nardetea*. In: J.H.J. Schaminée, A.H.F. Stortelder & E.J. Weeda, *De vegetatie van Nederland, deel 3. Plantengemeenschappen van graslanden, zomen en droge heiden*: 263-286. Opulus Press, Uppsala/Leiden.
- Vroman, M. & J.H. Ietswaart (1972). *Taraxacum limnanthes* Haglund subsp. *limnanthoides* Van Soest op Schiermonnikoog. *Gorteria* 6: 1-9.
- Vuyck, L., 1900. Het geslacht *Rubus*. Determinatie-tabellen voor inlandsche soorten. *Nederlandsch Kruidkundig Archief* III (2): 129-169.
- Weber, H.E. (1974). Eine neue Gebüschgesellschaft in Nordwestdeutschland und Gedanken zur Neugliederung der Rhamno-Prunetea. *Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen* 3: 143-

- 150.
- Weber, H.E. (1977). Beitrag zur Systematik der Brombeergebüsche auf potentiell natürlichen Quercion robori-petraeae-Standorten in Nordwestdeutschland. *Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft N.F.* 19/20: 343-351.
- Weber, H.E. (1981a). *Revision der Sektion Corylifolii (Gattung Rubus, Rosaceae) in Skandinavien und im nördlichen Mitteleuropa*. Sonderband Naturwissenschaftlicher Vereins Hamburg 4 1-229.
- Weber, H.E. (1981b). Kritische Gattungen als Problem für die Syntaxonomie der Rhamno-Prunetea in Mitteleuropa. In: H. Dierschke, *Syntaxonomie. Berichte der Int. Symp. Int. Ver. f. Vegetationsk.*: 477-496. J. Cramer, Vaduz.
- Weber, H.E. (1995a). Rubus. In: H.J. Conert, E.J. Jäger, J.W. Kadereit, W. Schultze-Motel, G. Wagenitz & H.E. Weber, *Gustav Hegi Illustrierte Flora von Mitteleuropa IV/2a*: 282-595. Blackwell, Berlin.
- Weber, H.E. (1995b). *Flora von Südwest-Niedersachsen und dem benachbarten Westfalen*. H. Th. Wenner, Osnabrück, 770 pp.
- Weber, H.E. (1996). Former and modern taxonomic treatment of the apomictic Rubus complex. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 31: 373-380.
- Weeda, E.J. (1992). *Zandviooltje (Viola rupestris) in de duinen van Noord-Kennemerland. Hoe een dwerg uit de steppetoendra standhout temidden van zand, zeewind en konijnen*. Wetenschappelijke Mededeling KNNV 206, 88 pp.
- Weeda, E.J. (2000). Jeneverbesstruwelen op lemig zand. *Stratiotes* 21: 13-32.
- Weeda, E.J. (2001/02). Melkviooltje (*Viola persicifolia* Schreber) in Nederland in verleden en heden. *Stratiotes* 23: 73-103; 24: 3-12.
- Weeda, E.J., H. Doing & J.H.J. Schaminée (1996). Koelerio-Corynephoretea. In: Schaminée et al., *De Vegetatie van Nederland 3. Plantengemeenschappen van graslanden zomen en droge heiden*. Opulus, Uppsala/Leiden: 61-144.
- Weeda, E.J., J.H.J. Schaminée & L. van Duuren (2002). *Atlas van plantengemeenschappen in Nederland. Deel 2: Graslanden, zomen en droge heiden*. KNNV Uitgeverij, Utrecht, 224 pp.
- Weeda, E.J., Ch. Westra, R. Westra & T. Westra (1987). *Nederlandse oecologische flora. Wilde planten en hun relaties* 2. IVN/VARA/VEWIN, Amsterdam, 304 pp.
- Weeda, E.J., R. Westra, Ch. Westra & T. Westra (1991). *Nederlandse Oecologische Flora. Wilde planten en hun relaties* 4. IVN, Amsterdam, 317 pp.
- Westhoff, V. & A.J. den Held (1969). *Plantengemeenschappen in Nederland*. Thieme, Zutphen, 324 pp.
- Wisskirchen, R. & H. Heupler (1998). *Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands*. Eugen Ulmer, Stuttgart, 765 pp.
- Wittig, R. (1979). Die Verbreitung und pflanzensoziologische Stellung von Rubus-Arten in naturnahen Waldgesellschaften der Westfälische Bucht und ihrer Randgebiete. *Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft N.F.* 21: 151-165.
- Zahn, K.H. (1929). Hieracium. In: G. Hegi (red.), *Illustrierte Flora von Mitteleuropa* VI/2. Lehmann, München., pp. 1182-1351.
- Zahn, K.H. (1930-'38). Hieracium. In: P. Ascherson & P. Graebner, *Synopsis der mitteleuropäischen Flora*, Bände XII.1, XII.2 & XII.3. Gebrüder Borntraeger, Leipzig, 492 + 790 + 708 pp.
- Zuidhoff, A.C., J.H.J. Schaminée & R. van 't Veer (1996). Molinio-Arrhenatheretea. In: J.H.J. Schaminée, A.H.F. Stortelder & E.J. Weeda, *De vegetatie van*

Nederland, deel 3. Plantengemeenschappen van graslanden, zomen en droge heiden: 163-226. Opulus Press, Uppsala/Leiden.