

felle zonnestralen (med. resp. de heer C. Riemslag ambtenaar SBB. en de heer F. Hendriks). Ook op Walcheren was deze uit Zuid-Europa afkomstige trekker algemeen; de dieren zaten het meest 's avonds op het asfalt van de binnenwegen. Een merkwaardig iets voor een zuiderling, die bovendien dan nog dagvlinder is. Wij vermoeden dat zelfs voor hen het zonnetje wat al te heet was overdag, daar in de schaduw het kwik rond

de 30° en hoger schommelde; in de zonnestralen zullen de temperaturen ongetwijfeld tegen de 50°C hebben gereikt. Wie nu zou denken dat dan ook de Distelvlinder algemeen zou zijn geweest in zo'n subtropisch aandoende zomer komt bedrogen uit, want die soort was nu juist, merkwaardig genoeg, zeer schaars in Zeeland. En zulke dingen zijn nu juist altijd weer het verrassende van de levende natuur . . .

## De fertiele vorm van het Speenkruid, *Ranunculus ficaria* L. ssp. *ficaria*, nieuw voor Nederland

Th. W. J. GADELLA

Vakgroep Populatie- en Evolutiebiologie, Rijksuniversiteit Utrecht

Het Speenkruid heeft vanaf het begin van het bestaan van het tijdschrift *De Levende Natuur* de belangstelling gehad van de zijde van auteurs en van lezers, die vragen stelden of korte mededelingen plaatsten. Reeds in de eerste aflevering (1896) wijdt een van de drie oprichters, J. Jaspers (8), een artikel aan deze alom bekende plantesoort met een plaat op paginagrootte, in het toen nog groter formaat van ons tijdschrift. Jaspers constateerde ook toen al dat in het voorjaar vaak bosjes weggeworpen Speenkruidbloemen op wegen en paden lagen te verwelken, en slaakte de verzuchting: „Daar boeten zij haar schoonheid, die voor enkele oogenblikken het onschuldig hartje van een blozenden vlaskop of een aardig blauwoogje heeft betooverd. Ze waren zoo

mooi in de lentezon, ze werden met ijver geplukt, — ze verflensten in het kleine vuistje zoo gauw! De kleine werd bovendien wat moe, en wierp ze lusteloos weg”. Jaspers constateert vervolgens een ander belangrijk aspect in het leven van het Speenkruid, namelijk het gebrek aan vruchtvorming en zaadzetting.

Hij vraagt zich af of insecten niet voldoende helpen, of er wat „hapert” aan het stuifmeel dan wel aan de „eitjes” en vindt het opmerkelijk dat de okselknollen voor de voortplanting zorgen, terwijl de bloem toch het officiële voortplantingswerktuig in de plantenwereld is. Zo gezien is het plukken van het Speenkruid dan ook niet zo'n ramp, want de bloemen zijn voor de voortplanting niet zo belangrijk.

Na Jaspers' artikel zien we voor het eerst weer een wat groter artikel over het Speenkruid in 1919, van de hand van Kooiman (10). Hij vraagt zich af of de geringe zaadsetting een gevolg is van gehele of gedeeltelijke zelfsteriliteit. Door de vegetatieve vermeerdering via okselknollen ontstaan klonen, d.w.z. erfelijk uniforme planten, en in feite gaat het daarbij om slechts één individu. Hij berichtte derhalve kruisingsproeven met planten van ver uit elkaar liggende vindplaatsen, in een plantenkas van de Hollandse Maatschappij van Wetenschappen, geleid door een botanicus van grote vermaardheid, Dr. Lotsy. Bij deze kruisingsexperimenten werden de bloemen altijd gecastreerd en vervolgens bestoven met stuifmeel van een andere bloem van dezelfde plant, of van een andere plant (resp. zelf- en kruisbestuiving). Bij zelfbestuiving vond hij op 186 bloemen één dopvrucht (achenium), bij kruisbestuiving varieerde het aantal van 33 op 928 bloemen tot 34 op 515 bloemen. Zijn conclusie luidde dan ook dat alle planten vrij steriel zijn, doch in veel hogere mate zelfsteriel. Helaas valt uit zijn artikel niet op te maken of hij de gevormde dopvruchten heeft laten kiemen, maar op dat aspect kom ik verder nog terug.

Bij het verder doorbladeren van oude jaargangen van De Levende Natuur kom ik via een foto van het Speenkruid als illustratie bij een artikel van Fop. I. Brouwer (3) bij een zeer gedegen verhandeling van de hand van Prof. Th. Stomps (21), die de lezers wederom confronteert met de vraag of het Speenkruid in ons land vruchtsetting vertoont. Hij acht de kans daarop gering. Hij wijst op een aantal vlak voor de oorlog verschenen artikelen in Engelse tijdschriften, waarin ge- wezen wordt op het voorkomen van

twee verschillende chromosoomrassen, die verschillen in hun voortplantingsgedrag: het ene ras vormt wel okselknollen maar geen dopvruchten en heeft 32 chromosomen, het andere ras vormt wel vele goede dopvruchten, maar geen bovengrondse okselknollen en heeft 16 chromosomen. Hij roept de lezers op in ons land uit te kijken naar de zaad-leverende vorm. Jac. P. Thijsse wekt in een naschrift de lezers op de van hem bekende enthousiaste wijze op eens extra te letten op „knolletjes of geen knolletjes” bij het Speenkruid, „die liefelijke herinnering aan onze kindertijd, toen de lessen in de plantkunde meestal begonnen met dit voor dat doel tamelijk ongeschikte plantje . . .”. Aangezien deze door Thijsse gegeven opdracht nog altijd van kracht is, zou ik in dit artikel U op de hoogte willen brengen van de resultaten van een experimenteel onderzoekje en van mijn jarenlang speuren naar de geslachtelijke vorm (dus met rijp zaad, doch zonder okselknollen). De door mij gevonden feiten heb ik aangevuld met gegevens uit een literatuurstudie, die tal van interessante feiten van dit alom bekende plantje aan het licht bracht.

Allereerst enige gegevens uit flora's. De variatie binnen de soort is zo groot dat Zimmermann (24) in Hegi's Flora von Mitteleuropa III, 3, spreekt van het *Ranunculus ficaria*-complex. Tutin (22) deelt in Flora Europaea I (p. 233-234) dit complex in in vier ondersoorten, die als volgt te karakteriseren zijn:

- a. subspecies *bulbifer* Lawalrée in Robijns; blad niet in rozet; okselknollen aanwezig na de bloei; bloem tot 20 cm in diameter; „kroonbladen” niet overlappend; dopvruchten meestal steriel.
- b. subspecies *ficaria*; blad niet in rozet;



geen okselknollen aanwezig na de bloei; bloemen 20-30 cm in diameter; „kroonbladen” wel overlappend; dopvruchten fertiel.

- c. subspecies *calthifolius* (Reichenb.) Arcangeli; kleine plant; bladrozet aanwezig; okselknollen ontbrekend; dopvruchten goed ontwikkeld, ruw behaard en fertiel.
- d. subsp. *ficariiformis* Rouy et Fouc.; zeer forse plant, zonder rozet; okselknollen ontbrekend; kelk wit-geel; bloem 30-50 mm in diameter; dopvruchten zacht behaard en fertiel.

Hierbij valt op te merken dat tot dusverre alleen de subspecies *bulbifer* in ons land is waargenomen. De ondersoort *ficaria* wordt wel opgegeven voor ons land, zowel in de flora van Hegi als in Flora Europaea, doch Andreas (2), die de soort in ons land experimenteel-systematisch bestudeerde, maakte nog in 1966 melding van het feit dat deze subspecies niet in ons land voor schijnt te komen. In België werd door Lawalrée (12) één vindplaats van de fertiele vorm aangetroffen. Ook noordelijk van ons land, in Denemarken, werd door Laegaard (11) één vindplaats van de fertiele vorm ontdekt in 1966. Uit die gegevens kan worden afgeleid dat het niet helemaal uitgesloten is dat de fertiele vorm (ssp. *ficaria*) in Nederland voorkomt. De beide andere subspecies, *ficariiformis* en *calthifolius* kunnen we uitsluiten, want zij hebben resp. een Zuid-Europees en een Centraal/Oost-Europees verspreidingsgebied. De subspecies *ficaria* komt in hoofdzaak zuidelijk van ons land voor, i.c. in Frankrijk, het Iberisch schiereiland en in Engeland. In het verdere verloop van dit artikel zal ik mij nog slechts bezig houden met de subspecies *ficaria* en *bulbifer*. In West-Europa zijn deze twee taxa gedeel-

telijk sympatrisch, d.w.z. hun verspreidingsgebieden overlappen elkaar minstens gedeeltelijk. Dergelijke nauw verwante taxa zijn meestal in zulke gemeenschappelijke gebieden gescheiden door isolatiemechanismen. Als dit niet zo zou zijn, zou vermenging kunnen optreden. In Engeland is inderdaad wel geconstateerd dat beide vormen bastaarden in gemengde populaties, hoewel deze slechts zeer zelden schijnen voor te komen. In een uitvoerige studie melden Marchant en Brighton (13) dat de bastaard tussen de subsp. *ficaria* en *bulbifer* steriel is, maar wel okselknollen produceert.

Langs vegetatieve weg zou de bastaard zich kunnen handhaven en zelfs uitbreiden. De steriliteit van de bastaard hangt samen met het chromosoom-aantal, dat 24 is (van de *ficaria*-ouder ontvangt de bastaard 8 chromosomen, van de *bulbifer*-ouder 16 chromosomen). De meeste bastaarden hadden slechts zeer weinig goede pollenkorrels, meestal was meer dan 80 procent niet functioneel. Hoewel dat inwendige isolatie-mechanisme dus in gebieden waar beide subspecies naast elkaar voorkomen in het algemeen goed functioneert, zou daarnaast ook aan een uitwendig isolatie-mechanisme gedacht kunnen worden, waardoor voorkomen wordt dat geslachtscellen van de beide subspecies elkaar bereiken. Ik doel op zg. oecologische isolatie, d.w.z. doordat er verschil in milieu-preferentie bestaat tussen twee nauw verwante taxa zullen de planten niet bij elkaar voorkomen en derhalve ook geen onderlinge voortplantingsmogelijkheden bezitten. Dit is in Engeland onderzocht door Gill e.a. (6). Het bleek echter dat beide vormen in Engeland op zwaardere grond voorkomen, maar ook op kalk en op zandgrond, zo-



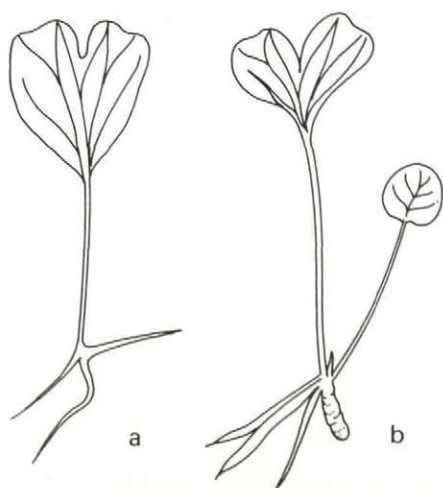


Fig. 1. Kiemplanten van *Ranunculus ficaria* L. a. met het aan de top gelobde cotyl, b. iets ouder, met naast het cotyl een gewoon blad en reeds optredende knolvorming. Tek. D. Smit.

wel beschaduwde als onbeschaduwde en in intermediaire situaties. In de groeiperiode is de soort droogtegevoelig, doch niet in de zomerperiode. Vlak aan de kust, Gill spreekt van „maritime habitats”, komt uitsluitend de fertiele vorm voor en ontbreekt de knolletjesvorm. In alle andere onderzochte habitats kunnen beide vormen door elkaar voorkomen, al vindt men in verreweg de meeste gevallen in een populatie slechts een van beide vormen. De inwendige isolatie tussen beide vormen is dus wel de belangrijkste.

In Nederland bleek, na vele jaren vergeefs zoeken, de fertiele vorm toch aanwezig te zijn, en wel in de staatsbossen ten zuiden van De Koog op Texel (5). In de daar aangeplante bossen worden bolgewassen gekweekt, vnl. Sneeuwkllokjes, die geïmporteerd zijn uit Frankrijk, i.c. uit de omgeving van Clermont-Ferrand en Tours (Mantje, in litt.). Ik acht het niet onwaarschijnlijk dat bij het over-

brenge van het materiaal uit Frankrijk aan de bollen grond is blijven zitten, waarin hetzij ondergrondse knollen, hetzij vruchten van de fertiele vorm zijn meegekomen (de fertiele vorm, ssp. *ficaria*, heeft geen bovengrondse okselstandige wortelknollen, maar wel ondergrondse „spenen”). De aanwezigheid van de fertiele vorm op Texel is dus mogelijk niet authentiek, zodat we nog verder zullen moeten blijven zoeken naar echte inheemse populaties van de fertiele vorm. Het was mijn vrouw en mij tijdens de Paasvakantie van 1976 reeds gauw opgevallen in het desbetreffende bos, dat de speenkruidplanten soms wel in grote „plakkaten” bijeen groeiden, soms echter als vrij forse individuen voorkwamen. Toen ik bij een van deze planten een grote hoeveelheid rijpe vruchten waarnam, begon ik sterk te denken aan de ssp. *ficaria*. Verder zoeken met inschakeling van mijn kinderen leverde het vinden van een behoorlijk aantal fertiele planten op. Deze manifesteerden zich inderdaad altijd als losse individuen, terwijl in hetzelfde bos ook grote spreidende klonen aanwezig waren, waarin bij enkele planten al okselknollen te zien waren.

Aangezien die okselknollen meestal pas later ontstaan, besloot ik enkele planten mee te nemen en later in het vegetaties seizoen nog eens terug te komen om te bekijken of er okselknollen gevormd werden. Op 14 mei bezocht ik samen met Drs. J. van Loon deze vindplaats opnieuw en kon toen constateren dat de „losse” individuen alle zeer rijkelijk zaad (beter gezegd: dopvruchten) hadden gevormd, doch geen enkele okselknol, terwijl de planten die in grote plakkaten groeiden, geen van alle rijpe dopvruchten gevormd hadden, maar wel talloze okselknollen.



De proef op de som moest toen nog genomen worden, door te kijken of deze planten het chromosoomaantal 16 hadden. Dit kon ik niet meer in het voorjaar doen, daar in de loop van mei de ondergrondse delen van de plant al in volstreekte zomerrust gaan en er dus geen jonge worteltoppen (waarin het chromosoomaantal bij delende cellen het eenvoudigst kan worden vastgesteld) meer aanwezig waren. Pas in de loop van september konden jonge worteltoppen worden verzameld. Het cytologisch onderzoek bij 12 fertiele planten wees onomstotelijk uit dat het chromosoom-aantal 16 is, terwijl bij 3 planten met okselknollen, die ik als controle had meegenomen van Texel, en bij 5 okselknol-vormende planten uit het bos Oud-Amelisweerd bij Bunnik, in alle gevallen het chromosoom-aantal 32 werd aangetroffen. Hiermede is dus het bewijs geleverd dat in ons land de fertiele vorm voorkomt. Gezien het feit dat in het bos planten met 16 en 32 chromosomen door elkaar groeien, is het voorkomen van bastaarden met 24 chromosomen niet uitgesloten. Ik heb wat dopvruchten van de fertiele planten meegenomen om te zien of er nakomelingen gevormd worden met het chromosoomaantal 24.

In het verdere verloop van dit artikel zal ik de fertiele vorm aanduiden met de term „zaad-vorm” en de okselknolletjes-dragende vorm met de term „knolletjes-vorm”.

Wanneer we de dopvruchten uitzaaien, ontstaan bijzonder vreemde kiemplanten (fig. 1). De meeste tweezaadlobbige planten, waartoe ook de familie der Ranunculaceeën behoort, vormen na de kieming twee zaadlobben, doch Speenkruid vormt slechts één. Hoewel Speenkruid daarin niet de enige uitzondering is — het

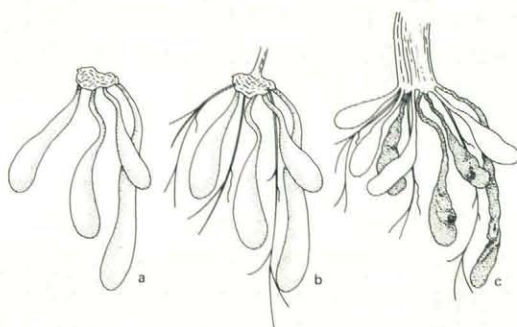


Fig. 2. De ondergrondse delen van *Ranunculus ficaria* L. a. van juni tot half september: zomerrust, b. eind september tot in februari: vorming van adventief-wortels, c. februari tot mei: de oude knollen verschrompelen, nieuwe (gladde) zijn aangelegd. Tek. D. Smit.

verschijnsel komt bv. voor bij *Cyclamen persicum*, *Corydalis bulbosa*, *Dicentra cucullaria*, *Claytonia virginica* en bij diverse soorten uit het geslacht *Pinguicula* — zijn bij de meeste tweezaadlobbigen met één zaadlob bij de kiemplant rudimenten van het tweede kiemblad aanwezig, doch dit is niet het geval bij het Speenkruid. Metcalfe (17) onderzocht de anatomie en de nervatuur van de kiemplanten en constateerde dat het gespleten cotyl (= zaadlob) toch slechts één zaadlob representeert en niet, zoals vroeger werd aangenomen, uit een tweetal gefuseerde bladeren bestaat. Bij zich ontwikkelende embryo's in het zaad vond Metcalfe nog wel een rudimentaire aanleg voor een tweede cotyl, maar dit ontwikkelt zich niet verder. Daaruit blijkt dat Speenkruid toch tweezaadlobbig is. Als de kiemplant zich verder ontwikkelt tot een volwassen plant (de eerste bloei treedt doorgaans pas in het tweede jaar op zijn vroegst op), zijn een aantal eigenschappen van de vegetatieve en fertiele delen te bestuderen in vergelijking met



de planten die uit de okselknollen ontstaan van de knolletjesdragende subspecies *bulbifer*. Allereerst de vegetatieve delen. De bladeren zijn gaafrandig of gekarteld en kunnen geheel groen zijn of voorzien van donkere vlekken, veroorzaakt door anthocyaan.

Door Marsden Jones en Turrill (16) zijn kruisingsproeven tussen allerlei morfologisch verschillende planten verricht. Daaruit bleek dat er overgangen in blad-vorm aanwezig waren tussen de knolletjes-vorm en de zaad-vorm, de meest diep ingesneden bladeren kwamen echter slechts voor bij de knolletjes-vorm, die volgens Marsden Jones nimmer helemaal gaafrandig zijn. Deze vegetatieve verschillen zijn i.h.a. erfelijk bepaald en slechts ten dele modificeerbaar door het milieu. Het Texels materiaal van de zaad-vorm had duidelijk gekartelde bladeren. Gezien het sterk overlappende aspect van dit kenmerk is het i.h.a. onbruikbaar ten aanzien van het uit elkaar houden van de knolletjes- en de zaad-vorm. Het Texels materiaal van de zaad-vorm had een wijde open sinus, d.w.z. de links en rechts van de bladbasis zittende delen overdeken elkaar niet, doch dit kenmerk kan ook worden aangetroffen bij de knolletjes-vorm. De donkere bladvlekken kunnen zowel bij de knolletjes- als bij de zaad-vorm voorkomen. Al deze vegetatieve verschillen zijn enerzijds niet duidelijk gecorreleerd met het voorkomen van een bepaald aantal chromosomen, maar zij blijken volgens de kruisingsproeven van Marsden Jones en Turrill wel erfelijk bepaald te zijn en dus in principe na kruising uit te splitsen. Bij de zich vegetatief voortplantende knolletjes-vorm treden dergelijke uitsplitsingen niet op, en men kan dan ook hele populaties aantreffen waarbij alle planten een zelfde bladvorm

of bladinsnijding vertonen.

Het meest opvallende vegetatieve kenmerk van de planten wordt gevormd door de ondergrondse knollen (zowel bij de zaad- als bij de knolletjes-vorm) en de okselstandige bovengrondse knollen (alleen de knolletjes-vorm). Aangezien de laatste knolletjes pas tegen het eind van het bloeiseizoen optreden is een waarschuwing voor het trekken van te vroege conclusies wel op zijn plaats. De knolletjes zijn in feite wortelknollen. Dit geldt zowel de ondergrondse als de okselstandige. Zij bevatten veel reserve-zetmeel en dragen één of meer knoppen. Metcalfe (18) toonde aan dat de okselknollen uit enkelvoudige of uit groepen knoppen ontstaan. De knop die later uitloopt is vlak bij de aanhechting van de okselknop gelegen. Het verst van de aanhechtingsplaats af ligt het wortelachtige deel van de okselknol. De ondergrondse knollen ontstaan ook in de buurt van okselstandige knoppen aan basis-bladeren van de plant, zodat zij morfologisch hetzelfde zijn, maar verschillen van de okselknollen doordat zij zg. positief geotropisch zijn d.w.z. in de richting van de zwaartekracht groeien. In mijn tuin heb ik de jaarcyclus van zowel okselknollen als ondergrondse knollen van de knolletjes-vorm bestudeerd (fig. 2). Gedurende de maanden juni, juli, augustus en een deel van september gaan de ondergrondse delen volledig in rust (fig. 2, a). In september treedt weer nieuwe activiteit op doordat zich adventief wortels ontwikkelen. Deze kunnen zich vertakken en komen niet uit de knollen, maar uit het stengeldeel waaraan ook de knollen bevestigd zijn (fig. 2, b).

Op 15 september 1976 waren de ondergrondse delen van de op Texel verzamelde planten van de zaad-vorm nog volledig



in rust, op 20 september was het begin van de wortelvorming te zien. Deze groei zet door tot in februari, de eerste bladeren worden tegen november gevormd. Begin februari worden onder de grond de nieuwe knollen gevormd; deze zijn in vergelijking met de nu verschrompelde oudere knollen glad. De in februari gevormde knollen slaan zetmeel op en vormen het reserve-voedsel voor het volgende vegetatie-seizoen. De nieuwe knolvorming zet zich voort tot in mei (fig. 2, c),

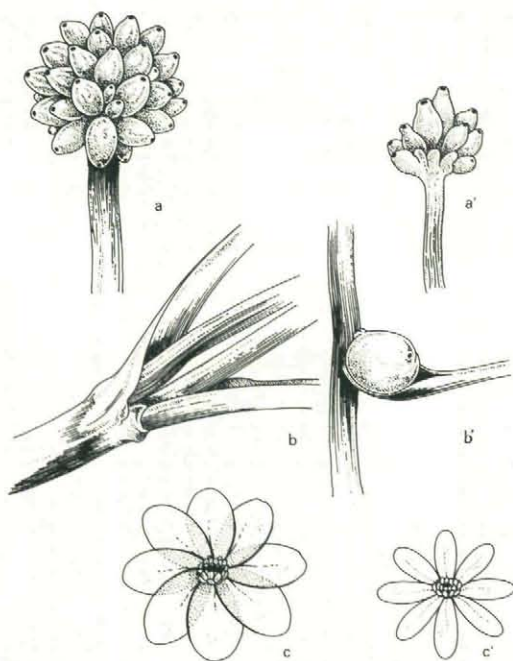


Fig. 3. De fertiele vorm van *Ranunculus ficaria* L., de subsp. *ficaria* (a, b, c), naast de okselknol-dragende vorm, de subsp. *bulbifer* (a', b', c'). a en a' de dopvruchten, talrijk en fertiel bij subsp. *ficaria*, gering in aantal en meestal niet kiemkrachtig bij subsp. *bulbifer*, b en b' de oksels van de stengelbladen, c en c' de bloem met vaak overlappende „kroonbladen” bij subsp. *ficaria*, met niet-overlappende bij subsp. *bulbifer*. Tek. D. Smit.

wanneer aan uitgegraven planten de gladde nieuwe knollen naast de verschrompelde oude knollen zeer goed te zien zijn. Door de plantenfysioloog Courduroux (4) is onderzoek gedaan naar de rustperiode in de zomer en naar de knolvorming in de periode februari-mei. Het is gebleken dat de rustperiode kunstmatig gerekt kan worden door de knollen te bewaren bij hoge temperatuur en in vochtig zand. Het lukte Courduroux deze periode tot meer dan twee jaar te rekken. Daaruit bleek dat bij hoge temperatuur de rustperiode gehandhaafd wordt. Temperatuurdaling heeft tot gevolg dat de rustperiode doorbroken wordt. Men heeft echter kunnen vaststellen dat de rustperiode toch op zijn minst een maand of drie moet duren, want eerdere temperatuurdaling heeft geen reactie tot gevolg. De knolvorming (tuberisatie) uit de periode februari-mei, daarentegen, blijkt samen te hangen met stijging van temperatuur. Er moet dus een koudeperiode geweest zijn. Courduroux's proeven bewezen dat een periode van 11-12 weken noodzakelijk is bij een temperatuur van 6°C om de eigenlijke knolvorming naderhand mogelijk te maken. Deze voorbereidingsperiode wordt gevolgd door de eigenlijke knolvorming na een stijging van de temperatuur.

De bovengrondse okselknollen maken nadat zij afgevallen zijn (eind mei) eenzelfde jaarcyclus door als de ondergrondse wortelknollen. Het is gebleken dat een deel van de gevormde okselknollen niet kiemt en in de grond achter blijft. Zij kunnen wel in het jaar daarop kiemen. In mijn tuin gaan planten, uit okselknollen gevormd, pas in hun tweede jaar bloeien. De bloemen verschillen bij de zaad- en de knolletjes-vorm. Reeds door Marsden Jones (14) werd op de verschillen gewe-



zen tussen deze vormen. De knolletjes-vorm heeft „kroonbladen” die elkaar niet overlappen (fig. 3, c’), de zaad-vorm heeft elkaar overlappende „kroonbladen” (fig. 3, c). Dit kenmerk ging wel op bij de Texelse planten en ook heel vaak bij planten uit andere populaties, maar er zijn ook inheemse planten van de knolletjes-vorm die overlappende „kroonbladen” bezitten. Ditzelfde werd waargenomen door Heywood en Walker (7) in enige Engelse populaties. Het kenmerk van „kroonblad”-overlapping is dus wel indicatief in vele gevallen, maar gaat niet altijd op. Het aantal „kroonbladen” is volgens Marsden Jones verschillend: 8-13 bij de zaad-vorm, 7-11 bij de knolletjes-vorm. Ook bij dit kenmerk vinden Heywood en Walker uitzonderingen in Engeland. De Texelse planten van de zaad-vorm hadden 8-13 „kroonbladen”, en sluiten aan bij Marsden Jones’ beschrijving. Het aantal vruchtbladen per bloem varieert: 5-44 bij de knolletjes-vorm, 11-72 bij de zaad-vorm (Marsden Jones, 14). Deze gegevens werden bij de zaad-producerende en okselknol-producerende planten uit Texel vergeleken. Het bleek dat zij zich aan de variatie-breedte hielden die door Marsden Jones is opgegeven. Heywood en Walker constateren echter dat in dit kenmerk bij Engelse populaties overlapping optreedt. Bij iedere bloem van de zaad-producerende vorm waren bij de Texelse planten 20-37 vruchtbladen opgezwollen; dit benadert goed de door Marsden Jones opgegeven waarde: tot 39 per bloem. Bij de knolletjes-vorm produceerde iedere bloem slechts enkele opgezwollen vruchtbladen aan het einde van de bloeiperiode. Ook hier werd, net als bij Marsden Jones een maximum van 6 gevonden, maar meestal minder en zeer frequent waren na de

bloei in het geheel geen rijpe dopvruchten aanwezig. Marsden Jones sprak bij de knolletjes-vorm van schijnbaar goede dopvruchten, omdat de kieming ervan nogal veel moeilijkheden kan opleveren, maar daarop zal nog worden teruggekommen. In figuur 3 zijn de knolletjes van de knolletjes-vorm afgebeeld (3, b’), naast een oksel van een zaad-producerende plant, waarin geen okselknollen gevormd worden (fig. 3, b). In dezelfde figuur worden de overlappende „kroonbladen” van de vaak wat grotere bloemen van de zaad-vorm afgebeeld (fig. 3, c) en de vaak wat kleinere bloemen met niet overlappende „kroonbladen” van de knolletjes-vorm (3, c’). Tenslotte zijn in figuur 3 de dopvruchten afgebeeld bij de zaad-vorm (3, a) en van de knolletjesvorm (3, a’). Vooral de steel van de bloem wordt na de bloei sterk verdikt bij de zaad-vorm, dit treedt niet op bij de knolletjes-vorm.

Wij zijn nu aangekomen bij de vraag die reeds Jaspers zich in 1896 stelde: ligt de steriliteit bij de knolletjes-vorm nu aan het stuifmeel of aan de zaadknoppen. Laten we beginnen bij de stuifmeelvorming. De stuifmeelkorrels worden in pakketjes van vier bij elkaar gevormd (zg. tetraden) uit een stuifmeel-moedercel tijdens een delingsproces waarbij het aantal chromosomen gehalveerd wordt. Bij de zaad-vorm is dit proces geheel normaal, doch bij de knolletjes-vorm worden de stuifmeelkorrels niet alleen in pakketjes van vier maar ook van vijf, zes of soms meer aangetroffen. Meestal zijn de overtollige stuifmeelkorrels veel kleiner; er wordt wel van micro-stuifmeelkorrels gesproken. Het percentage abnormale stuifmeelkorrels bij de knolletjes-vorm varieert sterk in populaties van verschillende herkomst. In Zweden werd door Perje



Fig. 4. Rechts het fertiele Speenkruid van Texel; de grote bloem en de vele meeldraden en dopvruchten zijn opvallend. Links een bloeiend exemplaar van de knolletjes-vorm. Foto P. Brouwer.



(20) bepaald dat 9,6-47,2% van de stuifmeelkorrels abnormaal is. Kiemproeven wezen echter uit dat een deel van de korrels toch goed kan kiemen. Metcalfe (19) vond zelfs dat soms de stuifmeelbuizen doordrongen in de embryozak, waarin de eicel gelegen is. De meeste auteurs zijn er dan ook van overtuigd dat het niet in de eerste plaats aan het stuifmeel ligt, maar aan de zaadknoppen. Door Metcalfe (19) werden zaadknoppen bestudeerd bij de knolletjes-vorm en bij de zaad-vorm. De (dubbele) bevruchting en embryo-ontwikkeling bij de zaad-vorm was altijd normaal: De zaadknop ontwikkelt een integument (waaruit later de zaadhuid ontstaat); daarbinnen ontstaat een groep cellen, de nucellus, waarbinnen de embryozak ligt. De embryozak heeft 8 kernen; één ervan, de eikern, levert, na versmelting met een van de twee spermakernen uit de stuifmeelbuis, het embryo; twee andere versmelten met elkaar en met de tweede spermakern uit de stuifmeelbuis en leveren het endosperm, een weefsel dat veel voedsel opslaat en een voedingsfunctie heeft bij het zich ontwikkelende embryo. Bij de knolletjes-vorm gaat het

meestal anders: wel ontwikkelt de zaadknop een integument, maar Metcalfe kon vaststellen dat de nucellus degenereerde, waardoor in de zaadknop een holte ontstaat. De eenzadige dopvruchten van de knolletjes-vorm zijn dan ook meestal hol en bevatten geen embryo. Dit verklaart hun zeer geringe kiemkracht. Vaak zwellen de dopvruchten eerst wel op, maar worden daarna hol. Het is dus bepaald niet zo dat alle opgezwollen dopvruchten van de knolletjes-vorm kunnen kiemen. Perje (20) toonde aan dat bij de Zweedse populaties in het geheel geen kieming optrad van de dopvruchten van de knolletjes-vorm. Marsden Jones probeerde de zaden van de knolletjes-vorm tot kieming te brengen bij Engels materiaal. Bij 3138 dopvruchten, die hij verzamelde in een gebied in Engeland, zagen slechts 92 dopvruchten er kiemkrachtig uit. Na kiemingsproeven bleken er slechts 16 te kiemen, d.i. 18% van de opgezwollen dopvruchten. Het totale kiemingspercentage in Engeland was dus 0,5%. Bij andere proeven bleek het percentage nog lager te liggen. Bij de zaad-vorm zijn de percentages veel hoger.



Marsden Jones vond dat 71% van de dopvruchten van de zaad-vorm kiemde; dit percentage lag hoger bij planten die in de zon groeiden dan bij schaduwplanten. Door Metcalfe werd na uitvoerig embryologisch onderzoek het falen van de kiemkracht dus vooral toegeschreven aan de degeneratie van de nucellus en de embryozak. Tevens bleek dat in een aantal gevallen in de zaadknop hetzij de eicelbevruchting achterwege bleef, hetzij de bevruchting die tot de endospermvorming aanleiding geeft, hetzij beide. Er zou dan sprake zijn van apomixis, d.w.z. zaadvorming zonder voorafgaande bevruchting. Er is wel beweerd dat er stoffen geproduceerd zouden worden die de groei van de zaden belemmeren. Voor zover de zaden kiemen, gebeurt dit in de herfst en onafhankelijk van het licht (Wolter, 23). De uit zaden opgegroeide planten bloeien pas voor de eerste keer in hun tweede jaar en dan nog maar voor een gering percentage.

Hoewel dus overtuigend aangetoond is dat het niet primair aan de stuifmeelkorrels ligt, maar aan de zaadknoppen, kan toch de door Kooiman opgeworpen en gedeeltelijk beantwoorde vraag betreffende zelf-steriliteit niet uit de weg gegaan worden. Uit het feit dat het Speenkruid zwak proterogynisch is (d.w.z. de stempels worden ontvankelijk vlak vóór de meeldraden hun stuifmeelkorrels vrij laten), zou men kunnen afleiden dat kruisbestuiving en -bevruchting de normale gang van zaken is. Dit is o.a. door Wolter (23) onderzocht aan de hand van Midden-Europees materiaal, waarvan niet vermeld wordt of het van de zaad-vorm of van de knolletjes-vorm afkomstig is. Na zelfbestuiving bij (vermoedelijk) de knolletjes-vorm vond hij bij 83% van de bloemen in het geheel geen rijpe dop-

vruchten. Bij 17% van de bloemen werden in totaal 32 dopvruchten geogst. Of deze zaden kiemen, wordt niet direct door Wolter vermeld, hoewel hij verderop in zijn artikel wel kiemingsproeven met zaden vermeldt. Bij kruisbestuiving lag het aantal gevormde rijpe dopvruchten veel hoger: bij 59 bloemen bleek na kruisbestuiving bij 70% vruchtvorming te zijn opgetreden. Op een totaal van 640 jonge dopvruchten bij de vruchtzetzende bloemen, werden 227 „rijpe” vruchten geogst, zonder dat ook hier expliciet vermeld wordt of zij kiemkrachtig waren. In ieder geval wijzen deze proeven op zelfsteriliteit. Marsden Jones omhulde in 1935 een aantal planten van de zaad-vorm, zodat er geen insecten meer bij konden komen. De helmknoppen zijn zo gerangschikt, dat als insecten-bezoek uitblijft zelfbestuiving optreedt. Dat dit echter niet door zelfbevruchting gevolgd hoeft te worden, bevestigen de proeven van Marsden Jones: het percentage opgezwollen dopvruchten na de bloei daalde zeer aanzienlijk.

De meestal als grote klonen aanwezige planten van de knolletjes-vorm zouden dus ook ten dele zo steriel zijn doordat de planten in hoge mate zelfsteriel zijn. De vraag of de weinige na zelfbestuiving gevormde dopvruchten, die er schijnbaar goed uitzien, bij de knolletjes-vorm ook kunnen kiemen, is opgelost door Marsden Jones en Turrill (16). Zij vonden bij hun zeer omvangrijk kruisingsprogramma dat na zelfbestuiving in totaal 111 nakomelingen verkregen konden worden bij de zaad-vorm, terwijl in totaal 41 nakomelingen uit zelfbestuiving gevormd werden bij de knolletjes-vorm. Zowel bij de kruis- als de zelfbestuivingsproeven melden zij talloze mislukkingen. Uit de zaden bij de kruisingsproeven verkregen,



ontstonden bij de knolletjes-vorm altijd weer nieuwe planten met okselknollen, bij de zaad-vorm altijd nieuwe fertiele planten zonder okselknollen. Bij de kruising zaadvorm x knolletjesvorm ontstonden (op twee uitzonderingen na) altijd planten met okselknolletjes.

Over de fysiologische achtergronden van de zaadsteriliteit bij de knolletjes-vorm is, dacht ik, niet veel bekend. Perje (20) dacht aan stoffelijke beïnvloeding vanuit vegetatieve delen. Bij vele afgeknipte bloemen van de knolletjes-vorm die werden verder gekweekt op watercultures en kruisbestoven, ontstond echter geen hoger percentage rijpe vruchten.

Het argument dat in het vroege voorjaar te weinig insecten voor de bestuiving aanwezig zouden zijn, wordt weersproken door de waarnemingen van Marsden Jones (15) en Andreas (1), die vele bestuivers waarnamen, o.a. veelvuldig kleine kevers uit het genus *Meligethes*.

Aan het eind van dit artikel gekomen, hoop ik U een indruk gegeven te hebben van het vele onderzoek dat aan voortplanting en variabiliteit van het Speenkruid in de afgelopen decennia is verricht. Dat dit plantje niet zo erg geschikt

is voor een eerste kennismaking met de botanie werd reeds door Thijsse geconstateerd. Jonker (9) (1971) huldigt dezelfde opvatting en gaat nog eens nauwkeurig in op de bloemmorfolgie. Hij geeft een interessante interpretatie van de bloembekleedselen van het Speenkruid, die er bij mij aanleiding toe gaf in dit artikel de kroonbladen van het Speenkruid tussen aanhalingstekens te plaatsen. Op zijn interpretatie wil ik hier niet verder ingaan en U verwijzen naar het artikel in het jubileum-nummer van Dr. S. J. van Ooststroom in het tijdschrift *Gorteria*. Jonker komt in genoemd artikel tevens tot de conclusie dat er wel wat voor te zeggen valt het Speenkruid – in overeenstemming met een aantal flora's in Europa – bij een ander genus te plaatsen, zodat de soort dan moet heten: *Ficaria verna* Huds. Ik heb deze zienswijze in dit artikel niet overgenomen en het Speenkruid in overeenstemming met de Flora van Nederland in het geslacht *Ranunculus* gelaten. Op grond van bepaalde argumenten is de door Jonker naar voren gebrachte opvatting echter wel te verdedigen.

**Summary.** The occurrence of diploid ( $2n=16$ ) material of *Ranunculus ficaria* L. in the Netherlands is reported. Notes on the morphology and reproduction biology of the species are given. The diploid plants occur near De Koog (Island of Texel). It seems possible that the plants are not indigenous to the Netherlands, and that they are most likely introduced from France by bulb growers.

#### Litteratuur:

1. Andreas, Ch. H., 1954. Notes on *Ranunculus ficaria* L. in the Netherlands. *Acta Bot. Neerl.* 3: 446-453.
2. Andreas, Ch. H., 1966. Enkele infraspecifiche taxa bij *Ranunculus ficaria* L. *Gorteria* 3: 11-12.
3. Brouwer, F. I., 1936. Een waardevol beekje. *De Levende Natuur* 40: 225-230.
4. Courduroux, J. C., 1966. Tubérisation et biologie de la Ficairie (*Ficaria ranunculoides*). *Physiol. Vég.* 4: 341-364.
5. Gadella, Th. W. J., 1977: Diploid *Ranunculus ficaria* L. in the Netherlands. *Proc. Kon. Ned. Acad. Wet. ser. C* 80 (in druk).
6. Gill, J. J. B., B. M. G. Jones, C. J. Marchant, J. McLeish and D. J. Ockendon, 1972. The distribution of chromosome races of *Ranunculus ficaria* L. in the British Isles. *Ann. Bot.* 36: 31-47.
7. Heywood, V. H. and S. Walker, 1961. Morphological separation of cytological races in *Ranunculus ficaria*. *Nature* 189: 604.



8. Jaspers, J., 1896. Het Speenkruid. De Levende Natuur 1: 9-13.
9. Jonker, F. P., 1971. Opmerkingen betreffende de interpretatie van de bloemmorphologie van het Speenkruid. Gorteria 5 (7/10): 165-170.
10. Kooiman, H., 1919. De onvruchtbaarheid van het Speenkruid. De Levende Natuur 24: 146-147.
11. Laegaard S., 1966. Ranunculus ficaria subsp. fertilis in Denmark. Bot. Tidskrift 61: 295-297.
12. Lawalrée, A., 1955, in Robijns, A. Flore générale de la Belgique; Spermatophytes 2: 58. Brussel.
13. Marchant, C. J. and C. A. Brighton, 1974. Cytological diversity and triploid frequency in a complex population of Ranunculus ficaria L. Ann. Bot. 38: 7-15.
14. Marsden Jones, E. M., 1935. Ranunculus ficaria L.: Life history and pollination. J. Linn. Soc. Bot. 50: 39-55.
15. Marsden Jones, E. M., 1937. Pollination of Ranunculus ficaria L. by insects. J. Bot. Lond. 75: 133-141.
16. Marsden Jones, E. M. and W. B. Turrill, 1952. Studies on Ranunculus ficaria L. Journ. Genet. 50: 522-534.
17. Metcalfe, C. R., 1936. An interpretation of the morphology of the single cotyledon of Ranunculus ficaria based on embryology and seedling anatomy. Ann. Bot. 1: 103-120.
18. Metcalfe, C. R., 1938. The morphology and mode of development of the axillary tubercles and root tubers of Ranunculus ficaria L. Ann. Bot. 2: 145-157.
19. Metcalfe, C. R., 1939. The sexual reproduction of Ranunculus ficaria. Ann. Bot. N.S. 3: 91-103.
20. Perje, A. M., 1951. Some causes of variation in Ranunculus ficaria L. Ark. f. Bot. 2: 251-264.
21. Stomps, Th. J., 1942. Speenkruid. De Levende Natuur 47: 113-116.
22. Tutin, T. G., 1964. Ranunculus in Flora Europaea I: 223-238.
23. Wolter, H., 1933. Bausteine zu einer Monographie von Ficaria. 8. Über Bestäubung, Fruchtbildung und Keimung bei Ficaria verna. Beitr. Biol. Pfl. 21: 219-255.
24. Zimmermann, W., 1974, in Hegi, III. Flora von Mitteleuropa III, 3: 243-246.

## Raaf en Slechtvalk op de nuchtere maag

D. M. DE VRIES en G. DE VRIES-SMEENK

Telkens weer verheugen we er ons over enige jaren geleden de Landbouwhogeschoolstad Wageningen als woonoord waarwel gezegd te hebben om als rechtge-

aarde buitenlieden toevlucht te zoeken in het schilderachtige rivierenland, dat reeds in de oudheid door zijn vruchtbaarheid de Batten ter vestiging aanlokte. Al-



Fig. 1. *Omgeving boerderij vanaf ons huis gezien.*