

INLEIDING TOT HET GESLACHT TARAXACUM IN NEDERLAND

door

A. A. STERK

(Vakgroep Bijzondere Plantkunde, Universiteit van Amsterdam)

Particularly in those genera that combine polyploidy with asexual reproduction such as *Hieracium*, *Taraxacum*, *Rubus*, *Potentilla* and *Poa*, the „nightmare for the taxonomist” will never be removed and species boundaries will always be a matter of personal judgement.

STEBBINS, 1979

1. Inleiding

Het geslacht *Taraxacum* vormt samen met enkele andere genera en soorten, waarvan de belangrijkste zijn *Hieracium* (havikskruid), *Rubus* (braam), *Alchemilla vulgaris* (vrouwenmantel), *Poa pratensis* (veldbeemdgras) en *Ranunculus auricomus* (gulden boterbloem) een zeer speciale groep van taxa binnen de Nederlandse flora. Al deze groepen vertonen een afwijkende voortplanting, die apomixis of agamospermie wordt genoemd. Hierbij worden in op het oog geheel normale bloemen zaden gevormd op asexuele wijze, d.w.z. zonder reductiedeling en bevruchting. Agamospermie is een voortplantingssysteem, dat grote invloed heeft op de evolutie, de systematiek, de oecologie en de geografie van de betrokken groepen. Wat systematisch opvalt is het grote aantal taxa, meestal microspecies genoemd, die worden onderscheiden en de geringe verschillen tussen deze taxa. Vaak zijn de microspecies alleen na zorgvuldige bestudering en vergelijking met herbariummateriaal bevredigend op naam te brengen en vaak is dan nog hulp van specialisten onontbeerlijk.

In algemene florawerken, ook de Nederlandse, worden de microspecies meestal niet alle opgenomen; vaak worden alleen de goed herkenbare en ruim verspreide soorten genoemd of wordt volstaan met de aanduiding van soortsgroepen of secties (*Flora Europaea*). Het is daarom verheugend dat in de *Flora Neerlandica* de tot nu toe beschreven microspecies van *Taraxacum* worden opgenomen, waardoor gedetailleerd onderzoek over het geslacht mogelijk wordt en Nederland betrokken kan worden in internationale studies over de systematiek, de oecologie en de plantengeografie van *Taraxacum*.

2. De classificatie in historisch perspectief

Lange tijd is gedacht dat het geslacht *Taraxacum* soortenarm en eenvormig was. LINNAEUS (1753) onderscheidde *Taraxacum* niet als apart geslacht, maar bracht de paardebloemen onder bij *Leontodon*, als de soort *Leontodon taraxacum*. DE CANDOLLE (1838) gaf 85 jaar later een bewerking van het geslacht in 3 secties met 30 soorten en deze indeling bleef gezaghebbend tot de laatste eeuwwisseling. Het was ook het uitgangspunt voor HANDEL-MAZZETTI (1907) voor zijn „Monographie der Gattung *Taraxacum*”, waarin hij het geslacht in 11 secties en 57 soorten verdeelt. Dit waren z.g. grote of linneaanse soorten. De grote belangstelling voor *Taraxacum* ontstond evenwel tijdens de laatste eeuwwisseling, toen in Zweden en Denemarken door Ostenfeld en Raunkiaer werd aangetoond dat paardebloemen zich op bijzondere wijze voortplanten. Ostenfeld vond paardebloemen zonder pollenkorrels, die toch zaden voortbrachten, terwijl Raunkiaer aantoonde dat ook gecastreerde bloemen zaden kunnen vormen. Beide onderzoekers kwamen tot de conclusie dat de zaden door agamospermie zouden worden gevormd, d.w.z. op een asexuele wijze zonder bevruchting; spoedig werd dit ook door cytologisch onderzoek, o.m. door Murbeck in 1904, bewezen. Het onderzoek bij *Taraxacum* werd nu snel geïntensiveerd en in de taxonomie ging men over tot het onderscheiden van de eng begrensde kleine soorten, waarvan het aantal snel steeg tot in de honderden. Dit onderzoek vond vooral plaats in de Scandinavische landen en Finland. Buiten Noordwest-Europa gebruikte men overwegend nog de grote soorten van Handel-Mazzetti.

Dit veranderde toen prof. dr. ir. J. L. van Soest in de jaren dertig met zijn onderzoek aan *Taraxacum* begon. Hij sloot met zijn werk aan bij de Noordepartese auteurs en ging ook over tot het onderscheiden van kleine soorten. Van zijn scherp inzicht in de vormvariatie bij *Taraxacum* en zijn uitgebreide publicistische arbeid is een grote invloed uitgegaan, als gevolg waarvan de kleine soorten in Europa en daarbuiten nu door velen worden aanvaard. Een uitzondering hierop vormen Amerikaanse auteurs, die nog vaak de grote soorten van Handel-Mazzetti gebruiken. Ook in de agrarische literatuur worden meestal grote soorten of secties gebruikt.

Door de voortgang van het onderzoek in de laatste decennia is het aantal secties en soorten sterk toegenomen. Er worden nu 23 secties onderscheiden met \pm 2000 soorten en *Taraxacum* behoort hiermee tot de grote composieten-geslachten (DOLL, 1977). Het geslacht komt in alle werelddelen voor; in Zuid-Azië en in het grootste deel van Amerika en Afrika zijn paardebloemen evenwel niet inheems, maar door de mens ingevoerd en ingeburgerd. In Europa, het best onderzochte deel van het areaal, zijn ca. 1200 soorten beschreven in 21 secties (RICHARDS & SELL, 1976). Van 2 Europese secties is er een recente monografie, nl. van de sectie *Palustria* met 48 soorten (VAN SOEST, 1965) en de sectie *Erythrosperma* met 115 soorten (DOLL, 1973).

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

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

Ook van de oecologie der meeste microspecies weten we betrekkelijk weinig. Bekend is wel dat *Taraxacum*-soorten in zeer uiteenlopende habitats kunnen voorkomen, zowel in het laagland als in het hooggebergte, in droge en vochtige, voedselrijke en voedselarme habitats, onder oceanische, continentale, arctische en mediterrane omstandigheden. Duidelijk is dat vele soorten gebonden zijn aan anthropogene habitats. Hierbij is het opmerkelijk dat in één graslandperceel 20 of meer soorten van de sectie *Vulgaria* kunnen voorkomen en dit gegeven plaatst de oecologen voor het probleem van de coëxistentie van zeer nauw verwante soorten in één biotoop. Er zijn evenwel ook soorten, die weinig anthropogene invloeden kunnen verdragen en die b.v. in ons land tot de zeldzame en bedreigde soorten behoren, zoals *Palustria*- en *Spectabilia*-soorten van schraalgraslanden van de Pijpestrootjes-orde (*Molinietalia*). Een goed overzicht van de huidige kennis van het geslacht *Taraxacum* geven DOLL (1974, 1977), RICHARDS & SELL (1976) en RICHARDS (1973).

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

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

Voor de verdere ontwikkeling van de *Taraxacum*-systematiek is de samenwerking tussen prof. Van Soest en de heren A. Hagendijk en H. A. Zevenbergen van veel belang. Deze samenwerking dateert van het laatste deel van de jaren zestig. In 1975 publiceerden HAGENDIJK, VAN SOEST & ZEVENBERGEN in *Flora Neerlandica* 42 soorten en wel 1 soort van de sectie *Obliqua*, 22 van de sectie *Erythrosperma*, 10 van de sectie *Palustria* en 9 soorten van de sectie *Spectabilia*; voor verdere publicaties van *Taraxacum*-soorten,

zie VOGELZANG (1978).

In het hierna volgende laatste deel van *Taraxacum*, dat de sectie *Vulgaria* omvat, worden 153 soorten genoemd. Er zijn nu in totaal voor Nederland 196 soorten bekend in 5 secties; hiervan zijn door Van Soest 16 soorten beschreven, door Van Soest met een buitenlandse auteur 1 soort, door Hagendijk, Van Soest en Zevenbergen 58 soorten, door Nederlandse auteurs, exclusief Van Soest, 2 soorten en door uitsluitend buitenlandse auteurs 119 soorten. Het blijkt dus dat het grootste deel van de in ons land voorkomende soorten, nl. 119, door andere dan Nederlandse auteurs zijn beschreven; deze soorten komen ook buiten ons land voor. Maar omgekeerd zijn er voor Nederland soorten beschreven, die ook in het buitenland worden gevonden.

3. De voortplanting

Zoals reeds is opgemerkt vinden we binnen *Taraxacum* een bijzondere wijze van voortplanting, nl. agamospermie. Van agamospermie bestaan verschillende vormen en de vorm die bij *Taraxacum* voorkomt heet „diplospore parthenogenese”. De diplospore parthenogenese zal hieronder kort worden besproken en zal worden vergeleken met de normale seksuele voortplanting (voor details, zie RUTISHAUSER, 1967).

A. DE SEXUELE VOORTPLANTING

In het vruchtbeginsel van *Taraxacum* bevindt zich één zaadknop, die bestaat uit een nucellus met daaromheen twee integumenten die de z.g. micropyle openlaten. In de nucellus ontstaat de embryozakmoeder cel (EMC) en deze diploïde ($2n$) EMC maakt een reductiedeling (meiosis) door. Bij de eerste reductiedeling paren de homologe chromosomen, waarna er van ieder paar homologe chromosomen één in de dochterkern terecht komt. Hierdoor zijn er na afloop van de deling twee haploïde (n) dochterkernen ontstaan (fig. 49). Daarna volgt de tweede meiotische deling, die het karakter heeft van een normale celdeling en er ontstaan dan 4 haploïde embryozakcellen. Van deze 4 cellen gaan er 3 te gronde en in de overblijvende cel treedt driemaal een kerndeling op. Er wordt zo een 8-kernige embryozak gevormd, waarin de haploïde kernen op een speciale wijze zijn gerangschikt (zie fig. 49). Aan de zijde van de micropyle vinden we de eicel met de twee synergiden, aan de andere kant van de embryozak de 3 antipoden en in het centrum de 2 poolkernen. Kort voor de bevruchting fuseren de 2 poolkernen tot de secundaire kiemzakkern. In de helmknoppen van de meeldraden ontstaan

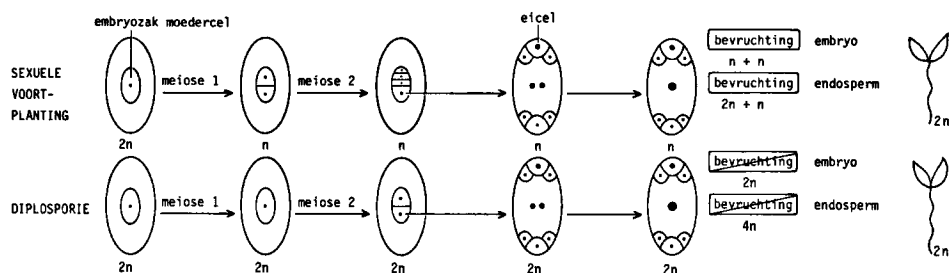


Fig. 49. Schema van de seksuele voortplanting en de diplospore parthenogenese bij *Taraxacum*.

uit de pollenmoedercellen na reductiedeling vier haploïde pollenkorrels. De pollenkorrels groeien, na bestuiving, op de stempel uit tot pollenbuizen. Hierin bevinden zich één vegetatieve cel en twee zaadcellen. Een van de zaadcellen (n) fuseert met de eicel (n) tot een zygote, die nu diploïd ($2n$) is en de andere (n) fuseert met de secundaire kiemzakkern ($2n$), die nu triploïd ($3n$) is. Uit de zygote ontwikkelt zich de nieuwe plant en uit de bevruchte secundaire kiemzakkern ontwikkelt zich het endosperm, dat het reservevoedsel voor het embryo is. We noemen dit de z.g. dubbele bevruchting.

B. DE AGASPERMIE

Bij de eerste deling van de EMC paren de homologe chromosomen niet; zij worden niet over twee dochterkernen verdeeld, maar komen in één z.g. restitutiekeren terecht, die diploïd ($2n$) is (zie fig. 49). De tweede meiotische deling verloopt normaal en er worden zo twee diploïde ($2n$) embryozakcellen gevormd. Dit verschijnsel heet diplosporie. Eén van de twee embryozakcellen deelt verder en er wordt weer een 8-kernige embryozak gevormd, nu niet met haploïde kernen, maar met diploïde. De eicel groeit nu zelfstandig, d.w.z. zonder bevruchting, uit tot een nieuwe diploïde plant. De twee poolkernen fuseren weer tot de secundaire kiemzakkern, die nu tetraploïd ($4n = 2n + 2n$) is; uit deze kiemzakkern groeit zelfstandig, zonder bevruchting, het endosperm dat het reservevoedsel voor de kiemplant is. Het zelfstandig uitgroeien van de eicel, dus zonder bevruchting, noemen we parthenogenese (parthenos = maagd).

Bij agamosperme paardebloemen is, zoals duidelijk zal zijn, bestuiving dus niet noodzakelijk.

De beschreven vorm van agamospermie heet diplospore parthenogenese.

Om vergelijking met het schema van de sexuele voortplanting mogelijk te maken is bij de bespreking van de agamospermie ook steeds gesproken van haploïd en diploïd. Dit zou verwarring kunnen wekken, omdat agamosperme paardebloemen steeds polyloïd zijn en wel meestal triploïd (zie verder onder Chromosoomgetallen). Daarom ter verduidelijking het volgende. Het is gebruikelijk om ook bij polyloïde chromosoomgetallen de begrippen haploïd en diploïd te gebruiken, aangegeven met resp. n en $2n$; $2n$ geeft dan het aantal chromosomen aan dat in de lichaamcellen aanwezig is. Daarnaast wordt bij polyloïde reeksen het begrip basisgetal gebruikt, aangeduid door x . Vaak vinden we dat de chromosoomgetallen van een polyloïde reeks veelvoud zijn van het basisgetal. Het basisgetal bij de paardebloem is $x = 8$. Veel paardebloemen zijn triploïden, d.w.z. dat de homologe chromosomen in drievoud aanwezig zijn, de notitie voor een triploïde paardebloemensoort is: $2n = 3x = 24 (3 \times 8)$.

Nu komt er naast de besproken agamospermie, waarbij alle bloemen diplospoor zijn, bij paardebloemen ook een vorm voor, vermoedelijk op beperkte schaal, waarbij in één bloemhoofdje sommige EMC's een diplospore ontwikkeling doormaken en andere een „normale” meiosis hebben. Met een normale meiose wordt bedoeld dat de eerste reductiedeling ook werkelijk tot een kerndeling en een celdeling leidt evenals de tweede reductiedeling. Meestal is de eerste reductiedeling dan sterk gestoord, omdat bij de triploïde paardebloemen de homologe chromosomen in drievoud aanwezig zijn, waardoor paring van chromosomen moeilijkheden geeft. In de gestoorde reductiedelingen zien we dan ook dat de paring geheel verschillend uitvalt; er zijn ongepaarde chromosomen (univalenten), gepaarde chromosomen (bivalenten) en drie bijeenliggende chro-

mosomen (trivalenten). De verdeling van de chromosomen over de dochtercellen bij de eerste reductiedeling is als gevolg hiervan zeer onregelmatig, sommige cellen hebben te veel chromosomen, andere te weinig. Als resultaat hiervan vinden we ook bij de eicellen veel variatie in chromosoomgetal; zeer belangrijk is nu dat hierbij ook haploïde ($n = 8$) getallen kunnen voorkomen. Deze haploïde eicellen blijken een volledig chromosoomset te kunnen hebben en gedragen zich dan als geheel normale eicellen. Zij kunnen bevrucht worden met haploïde zaadcellen en zo kunnen diploïde en sexuele paardebloemen ontstaan. Hierbij zijn dus uit triploïde agamosperme planten sexuele diploïde planten ontstaan. We noemen deze planten facultatief agamosperm; de eerder besproken planten met uitsluitend restitutionele reductiedelingen heten obligaat agamosperm. Bij facultatieve agamospermie is dus wel bestuiving nodig, nl. voor de sexuele bloemen. De facultatieve agamospermie heeft een belangrijke functie; zij kan immers zorgen voor nieuwe genetische variatie, waardoor de agamosperme populaties toch mogelijkheden voor genetische aanpassing behouden.

Opvallend bij *Taraxacum* is nu dat er bij veel agamosperme soorten grote verschillen bestaan tussen de meiosen in de helmknoppen en in de zaadknoppen. Bij de meerderheid der soorten vinden we in de zaadknoppen de bovenbeschreven restitutionele meiosen, waarbij dus een restitutiekeren wordt gevormd (diplosporite). Bij een minderheid daarentegen komen ook „normale” reductiedelingen, z.g. reductionele meiosen, voor; deze reductiedelingen zijn dan meestal sterk gestoord. In de meeldraden is het omgekeerde het geval: hier komen restitutionele meiosen weinig voor en zijn gestoorde onregelmatige reductionele meiosen algemeen. Hierbij treedt dan in meerdere of mindere mate paring van de homologe chromosomen op met als resultaat dat de verdeling van de chromosomen over de dochterkernen bij de eerste reductiedeling onregelmatig is. Er ontstaan dan niet alleen normale pollenkorrels, maar ook pollenkorrels met te weinig chromosomen en pollenkorrels met teveel chromosomen. De pollenkorrels met te weinig chromosomen zijn kleiner dan normaal en pollenkorrels met teveel chromosomen zijn groter dan normaal.

Is de meiosis normaal en ongestoord, zoals bij diploïden, dan varieert de diameter van het pollen meestal van 30–40 μm met een gemiddelde, dat ligt bij ongeveer 35 μm ; is de meiosis gestoord, zoals dat bij triploïden het geval is, dan varieert de diameter van 15–70 μm met een gemiddelde, dat ligt tussen 35–40 μm of 40–45 μm . Uit de variatie in pollengrootte kunnen we afleiden of we te maken hebben met diploïde sexuele planten, dan wel met agamosperme, die meestal triploïd zijn. Overigens bestaan er gradaties in regelmatigheid van het pollen. Volgens RICHARDS (1972) is het pollen van triploïd facultatief agamosperme planten in variatiebreedte en gemiddelde moeilijk te onderscheiden van dat van diploïd sexuele planten. Zelden vinden we een gemiddelde dat hoog ligt en wel bij 45–55 μm ; hier zou sprake kunnen zijn van agamosperme tetraploïden.

Op basis van pollenonderzoek is het met een hoge mate van betrouwbaarheid mogelijk gebleken om in de natuur en aan herbariummateriaal (bloemknoppen) vast te stellen of een individu sexueel dan wel agamosperm is (voor details, zie DEN NIJS & STERK, 1980). Ook voor een groot aantal Nederlandse *Taraxacum*-soorten is op het Hugo de Vries-laboratorium (Amsterdam) de sexualiteit/agamospermie via variatie in pollengrootte aan herbariumplanten bestudeerd (Rijksherbarium, Leiden, en Herba-

rium Van Soest, opgenomen in het Rijksherbarium). De resultaten hiervan worden in de hierna volgende systematische bewerking van de sectie *Vulgaria* bij de soorten vermeld. Verreweg de meeste onderzochte soorten hebben duidelijk onregelmatig pollen (code PO) en zijn zeer waarschijnlijk triploïd agamosperm. Er zijn evenwel enkele planten gevonden met zeer regelmatig pollen (PR) met een variatiebreedte en een gemiddelde, die gelijk zijn aan die van sexuele planten. Het betreft de volgende soorten: *T. alatum* van de St. Pietersberg, *T. angustisquameum* van Epen, *T. croceiflorum* van Ommen en van Elst en *T. limburgense* van Mechelen. Van *T. limburgense* zijn bij Mechelen, langs de Geul, levende planten verzameld, die $2n = 16$ chromosomen bleken te hebben; deze planten zijn dus diploïd en sexueel. Het betreft hier waarschijnlijk dezelfde vindplaats als die waar ook het onderzochte herbariummateriaal is verzameld. Uit deze waarneming wordt het zeer waarschijnlijk, dat ook de andere planten met regelmatig pollen, die behoren tot de bovengenoemde soorten, diploïd en sexueel zijn. Aangezien de herbariumplanten een relatief kleine steekproef vormen van de Nederlandse paardebloemen, kan verwacht worden dat meer soorten in ons land sexuele individuen zullen hebben. Van de soorten *T. alatum* en *T. croceiflorum* zijn óók planten met onregelmatige pollen gevonden; deze planten zijn duidelijk triploïd. Het voorkomen van diploïde en triploïde planten binnen één soort kan wijzen op facultatieve agamospermie. In Nederland zijn tenslotte ook planten aangetroffen met een pollenbeeld dat veel overeenkomst met dat van de sexuele planten vertoont. Volgens RICHARDS (l.c.) zouden deze planten facultatief agamosperm kunnen zijn. In afwachting van verder onderzoek zijn deze planten gerekend tot de groep met onregelmatig pollen.

Bij obligate agamospermie is bestuiving niet nodig en het pollen is dan ook functioneel geworden. Bij een aantal soorten vinden we als gevolg hiervan in de helmknoppen een volledige degeneratie van de meiose met als resultaat dat er in het geheel geen pollen meer wordt gevormd. Dit doet zich ook bij Nederlandse *Taraxacum*-soorten voor en het al of niet aanwezig zijn van pollen is in de determinatietabellen dan ook een belangrijk diagnostisch kenmerk.

De sexuele planten van *Taraxacum* hebben protandrische bloemen, die zelfincompatibel zijn. Bij protandrische bloemen komt het pollen vrij vóórdat de stempel ontvankelijk is, terwijl bij bloemen die zelfincompatibel zijn zelfbestuiving niet tot zaadzetting leidt. Zowel protandrie als zelfincompatibiliteit hebben de functie om kruisbestuiving te verzekeren.

De bloemen van *Taraxacum* hebben een bestuivingsmechanisme, dat bij veel composieten voorkomt. Hierbij zijn de helmknoppen van de meeldraden zijdelings vergroeid tot een z.g. antherenkoker. De twee samengevouwen stempellobben zitten onderin de koker zoals een zuiger in een cilinder. Het pollen wordt boven de zuiger in de cilinder uitgestort. Bij de verdere ontwikkeling van de bloem gaan de stijl en de stempel groeien en duwen zo het pollen uit de antherenkoker. De stijl draagt haartjes; deze haartjes vinden we ook op de buitenzijde, dit is de niet-ontvankelijke kant van de stempellobben. Met deze veeghaartjes wordt het pollen uit de koker geveegd, waarbij het pollen tussen de haartjes blijft vastzitten. Als de stempellobben geheel uit de koker zijn gegroeid wijken ze uit elkaar, waardoor het ontvankelijke deel van de stempel vrijkomt en bestoven kan worden met vreemd pollen. De stempellobben groeien verder uit en krullen naar achteren om (fig. 50), zodat tenslotte zelfbestuiving op kan treden. Deze zelfbestuiving

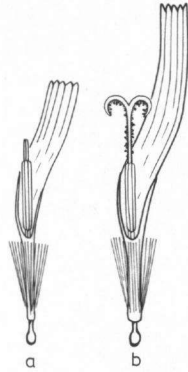


Fig. 50. Schema van de ontwikkeling van een bloempje bij *Taraxacum* (zie tekst).

leidt evenwel bij *Taraxacum*, tengevolge van zelfincompatibiliteit, niet tot zelfbevruchting. In een hoofdje begint de bloei bij de randbloemen en geleidelijk komen daarna de meer centrale bloemen in bloei. In één hoofdje zijn de verschillende ontwikkelingsstadia van de afzonderlijke bloemen meestal goed te zien.

Het gehele bestuivingsmechanisme, zoals dat hierboven beschreven is voor de sexuele planten, is bij de agamosperme planten van *Taraxacum* geheel intact gebleven. De agamosperme planten vormen daarbij meestal veel pollen en nectar en zijn in het voorjaar, als er nog weinig bloeiende plantesoorten zijn, een rijke voedingsbron voor allerlei insecten. Paardebloemen kunnen zelfs optreden als concurrenten bij de bestuiving van fruitbomen (appels) en worden dan ook in boomgaarden wel bestreden (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979).

4. Chromosoomgetallen

Bij *Taraxacum* bestaat er een strenge correlatie tussen de wijze van voortplanting en de ploïdiegraad. *Taraxacum* is een zg. polyploid complex met als basisgetal $x = 8$. We vinden in het complex diploïde ($2x = 16$) soorten en verder een reeks soorten met chromosoomgetallen lopend van $3x = 24$ tot $10x = 80$. De meeste soorten zijn triploïd ($3x = 24$), tetraploïden ($4x = 32$) komen eveneens vrij veel voor, maar de hogere ploïdiegraden zijn, evenals de diploïden, zeldzaam. Tot nu toe is steeds gevonden dat de diploïde soorten sexueel zijn en de polyploïde agosperm, obligaat of facultatief. Zeer waarschijnlijk zijn de polyploïden afgeleid van diploïde sexuele via hybridisatie en polyloïdisatie.

In HAGENDIJK, VAN SOEST & ZEVENBERGEN (1975) worden bij veel soorten van de secties *Erythrosperma*, *Obliqua*, *Palustria* en *Spectabilia* chromosoomgetallen vermeld. De meeste tellingen zijn evenwel verricht aan buitenlandse planten; enkele aan Nederlandse (HOU-LIU, 1963). Latere tellingen aan Nederlandse planten zijn verricht door BOSCH (1979), DEN NIJS, STERK & VAN DER HAMMEN (1978), HAGENDIJK, OOSTERVELD & ZEVENBERGEN (1978), FENGLER (1978) en MOOREN (1981). Voor Nederland zijn nu van de secties *Erythrosperma* (E), *Obliqua* (O), *Palustria* (P) en *Spectabilia* (S) de volgende chromosoomgetallen bekend: *T. anglicum* (S) $2n = 24$; *T. brachyglossum*

(E) $2n = 24, 32$ (33, 34); *T. commixtum* (E) $2n = 24, 32$ (64); *T. dunense* (E) $2n = 24$; *T. friscum* (P) $2n = 24$; *T. hollandicum* (P) $2n = 24$ (25, 26), 32; *T. hygrophilum* (S) $2n = 24, 40$; *T. lacistophyllum* (E) $2n = 24$ (23, 25, 26); *T. laetiforme* (E) $2n = 24$; *T. maculigerum* (S) $2n = 24$; *T. maritimum* (P) $2n = 24$ (25); *T. nordstedtii* (S) $2n = 48$ (46, 47, 49, 50); *T. oxoniense* (E) $2n = 24$; *T. palustre* (P) $2n = 24$ (23, 25), 32 (31, 64); *T. proximum* (E) $2n = 24$; *T. rubicundum* (E) $2n = 24$ (26); *T. scanicum* (E) $2n = 24$; *T. silesiacum* (E) $2n = 24$ (23, 26), 32; *T. taeniatum* (E) $2n = 24$ (25); *T. tortilobum* (E) $2n = 24$ (25); *T. vansoestii* (E) $2n = 24, 32$. Van de sectie *Vulgaria* zijn chromosomen voor Nederland geteld door BOSCH (1979), FENGLER (1978), FENGLER & STERK (1978) en MOOREN (1981). De getallen worden in het hiernavolgende deel bij de *Vulgaria*-soorten vermeld.

Wanneer we de gegevens uit Nederland samenvatten, dan blijkt het volgende:

1. Sectie *Obliqua*: 1 soort, alleen triploïden ($2n = 24$) gevonden.
2. Sectie *Erythrosperma*: 23 soorten, waarvan 13 onderzocht, hiervan 9 soorten triploïd ($2n = 24$) en 4 soorten zowel triploïd ($2n = 24$) als tetraploïd ($2n = 32$).
3. Sectie *Palustria*: 10 soorten, waarvan 4 onderzocht; hiervan 2 soorten triploïd ($2n = 24$) en 2 soorten zowel triploïd ($2n = 24$) als tetraploïd ($2n = 32$).
4. Sectie *Spectabilia*: 9 soorten, waarvan 4 onderzocht; hiervan 2 soorten triploïd ($2n = 24$), 1 soort triploïd ($2n = 24$) en pentaploïd ($2n = 40$) en 1 soort hexaploïd ($2n = 48$).
5. Sectie *Vulgaria*: 153 soorten, waarvan 55 onderzocht; hiervan 54 soorten triploïd ($2n = 24$) en 1 soort diploïd ($2n = 16$).

Bij alle soorten, met uitzondering van *T. nordstedtii* ($2n = 48$) en *T. limburgense* ($2n = 16$), komen triploïde individuen voor. Er zijn geen morfologische verschillen aangetoond tussen de triploïden en de tetraploïden binnen één soort. Bij geen enkele soort zijn er uitsluitend tetraploïden gevonden.

Bij veel soorten komen ook aneuploïde getallen voor, die met één of enkele chromosomen naar boven of naar beneden van het triploïde ($2n = 24$) of tetraploïde getal ($2n = 32$) afwijken, b.v. $2n = 23$ of $2n = 25$. Dit kan belangrijke consequenties hebben, omdat verlies van één chromosoom kan leiden tot herstel van de sexualiteit, zoals is aangetoond door SØRENSEN & GUDJONSSON (1946) voor enkele *Vulgaria*-soorten. Bij deze hypotriploïden trad weer reductiedeling op, waarbij haploïde eicellen ontstonden, die door haploïde pollen werden bevrucht. Hieruit kwamen diploïde sexuele planten voort. Op het chromosoom dat verloren ging lagen kennelijk de reductiedeling-onderdrukkende genen; hierdoor kregen de normale meiosisgenen in deze hypotriploïden weer de overhand. Deze hypotriploïden konden door Sørensen & Gudjonsson morfologisch onderscheiden worden van de triploïden en Hagendijk, Van Soest & Zevenbergen sluiten niet uit, dat deze hypotriploïden ook in Nederland voorkomen; zie hiervoor het navolgende deel onder *T. dahlstedtii* en *T. polyodon*. Wanneer dit zo is, dan zou ook deze sexualiteit met de mogelijkheid van hybridisatie belangrijke consequenties kunnen hebben voor het ontstaan van nieuwe taxa in ons land. We zien hier het verschijnsel dat de reductiedeling bij een hypotriploïd ($2n = 23$) zodanig kan verlopen, dat hieruit functionele eicellen en zaadcellen ontstaan, die $n = 8$ of $n = 16$ chromosomen hebben, of een aantal dat er dichtbij ligt. De eicellen en zaadcellen met tussenliggende chromosoomgetallen zijn meestal abortief. We vinden dit ook bij, zoals reeds is besproken, facul-

tatief agamosperme triploïden.

Wel moet worden opgemerkt dat de hypotriploïden, die Sørensen & Gudjonsson in hun proeftuin vonden, zeer zelden voorkwamen en dat de planten duidelijk verminderd vitaal waren (SØRENSEN, 1958). Het staat niet zonder meer vast dat deze planten, die onder omstandigheden van concurrentie in de natuur weinig kansen hebben, kunnen bijdragen tot de vorming van een nieuwe variabiliteit, eventueel van nieuwe taxa; onmogelijk is het evenwel niet.

Wanneer wij de voortplanting en de ploëdiegraad van de sectie *Vulgaria* in West-Europa bezien, dan blijkt er een merkwaardige verdeling in sexualiteit en agamospermie en in de eraan gekoppelde ploëdiegraden te bestaan (DEN NIJS & STERK, 1980). We kunnen zeggen dat globaal langs de lijn Nantes – ten zuiden van Parijs – Stuttgart – Passau een overgangszone bestaat, die twee gebieden scheidt. Ten zuiden van deze zone vinden we diploïde seksuele populaties en gemengd diploïd/seksuele-triploïd/agamosperme populaties en ten noorden ervan triploïd/agamosperme populaties met slechts incidenteel diploïden (Engeland en Zweden, zie RICHARDS, 1972 en Nederland). Nederland valt dus in het voornamelijk triploïd/agamosperme gebied. Een verklaring voor deze plantengeografische verdeling van voortplantingssystemen en ploëdiegraden is er nog niet.

5. De fenotypische plasticiteit

Alle soorten, maar in het bijzonder die van de sectie *Vulgaria*, vertonen een grote fenotypische plasticiteit, met name in het blad. De variatie in bladvorm kan verschillende oorzaken hebben. Er is variatie samenhangend met de leeftijd van de plant, met het seizoen en met het milieu.

Juveniele planten hebben meestal weinig ingesneden bladeren (fig. 51a). Sommige soorten in graslanden houden in het eerste levensjaar, waarin ze vaak niet bloeien, deze praktisch ongesneden bladeren. Volwassen planten hebben in het voorjaar tijdens de bloei karakteristiek ingesneden bladeren (fig. 51b). Al aan het eind van de bloei (meestal half mei-eind mei) sterven deze bladeren en er verschijnen nieuwe spruiten. Deze spruiten vormen eerst niet- of weinig ingesneden bladeren (fig. 51d), de later gevormde bladeren worden steeds meer ingesneden (fig. 51c) tot tenslotte weer normaal ingesneden bladeren zijn gevormd (fig. 51b). Na de zomer gaat de vorming van ingesneden bladeren bij veel soorten door. Ook in de winter zijn de bladeren ingesneden, veelal is dan de bladsteel ten opzichte van de bladschijf sterker ontwikkeld dan in de rest van het jaar. In het voorjaar zijn de bladeren dan weer karakteristiek ingesneden. Niet alle soorten vertonen de beschreven seizoensvariatie even sterk. We vinden het vooral bij de secties *Vulgaria*, *Palustria* en *Spectabilia*; minder bij de sectie *Erythrosperma*.

Er bestaat ook grote variatie in blad in verschillende milieutypen. Op beschaduwde plaatsen zijn de bladeren weinig en niet karakteristiek ingesneden. Ook planten in sterk droge en beweide milieus kunnen afwijkende bladeren geven. Voor determinatie, waarbij bladkenmerken vaak belangrijk zijn, is het dan ook nodig om planten te verzamelen in de bloeitijd, tot half mei; daarna veranderen de bladeren snel van vorm en verliezen hun diagnostische waarde. Ook dient men geen planten van beschaduwde en sterk beweidde plaatsen te verzamelen. Wil men toch niet te determineren planten van ongunsti-

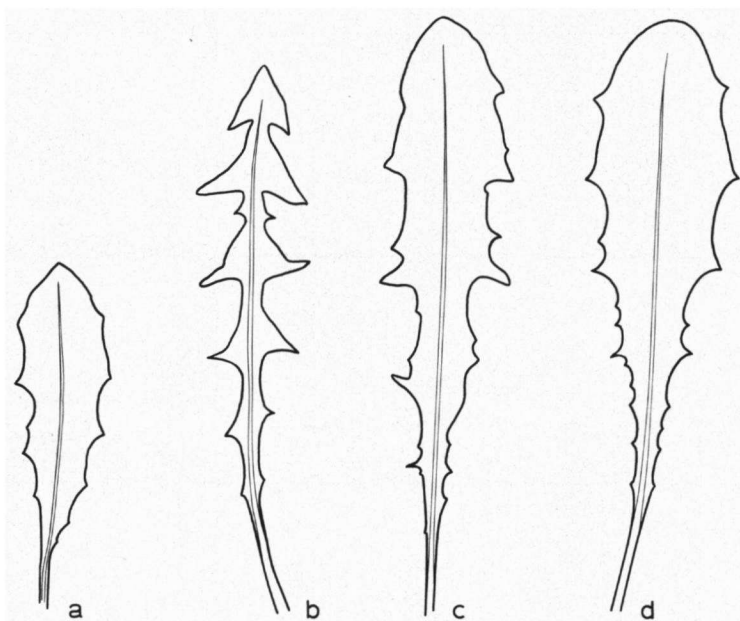


Fig. 51. Variatie in bladvorm bij *Taraxacum nordstedtii* (sect. *Specctabilia*); *a*: blad van juveniele plant; *b*: blad uit de bloeitijd (begin mei); *c*: blad uit de vruchttijd (begin juni); *d*: blad uit de zomer (augustus).

ge plaatsen op naam brengen, dan is het nodig om ze te kweken. Ten gevolge van de grote groeikracht geeft dit meestal weinig problemen. In de kas kan men „voorjaarsfenotypen” krijgen bij lage temperatuur (15°) en lange dag.

Samen met de seizoensvariatie in bladvorm gaat een variatie in aantal bladeren per plant. Het aantal bladeren is bij veel soorten in het voorjaar het grootst, na de bloei neemt het af, in de zomer is het het laagst en in het najaar neemt het weer toe en in het voorjaar is het weer maximaal. In sommige populaties in de duinen verliest 30% van de planten de bladeren geheel; ze leven dan ondergronds (*T. lacistophyllum*, IERSWAART & VROMAN, 1974). Ook bij *Vulgaria*-soorten in graslanden komt dit verschijnsel voor. Vermoedelijk is deze seizoensvariatie, met consequenties voor ademhaling, transpiratie en fotosynthese, in de duinen een aanpassing tegen droogte en in graslanden tegen concurrentie.

Niet alle kenmerken zijn even variabel. Zo zijn de kenmerken van de vrucht, de stijl en de stempel en het omwindsel relatief weinig variabel.

6. De bloeitijd

In HAGENDIJK, VAN SOEST & ZEVENBERGEN (1975) zijn gegevens te vinden over de bloeitijd van de soorten van de secties *Obliqua*, *Erythroperma*, *Palustria* en *Specctabi-*

123. COMPOSITAE, TARAXACUM

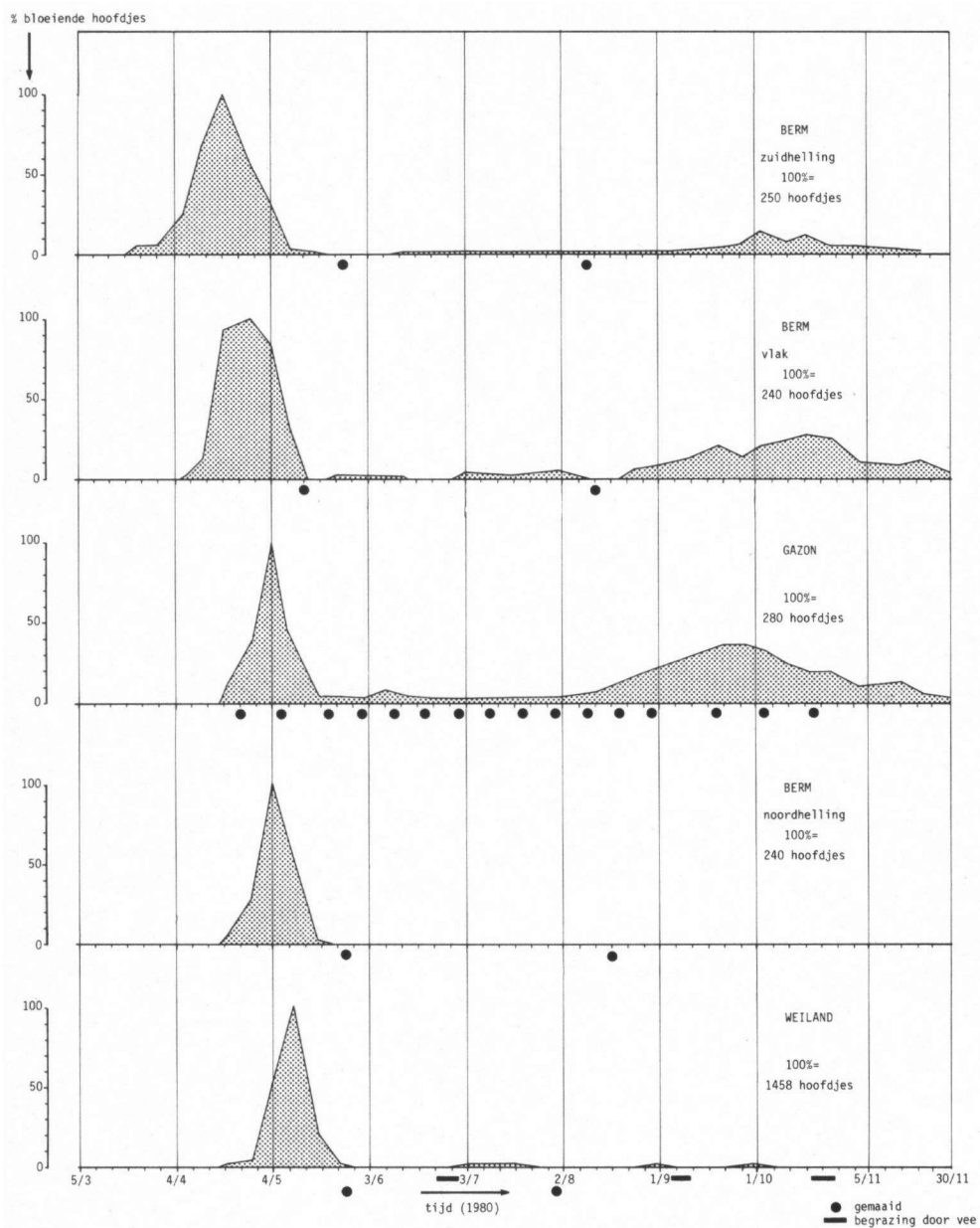


Fig. 52. De bloei van *Taraxacum*-populaties (sect. *Vulgaria*) in enkele biotopen.

lia. Volgens opgave bloeien de meeste soorten van de laatste week van april tot half mei. *T. obliquum* en *T. agaurum* bloeien 14 dagen later dan de meeste soorten, nl. de tweede helft van mei en *T. tortilobum* begint al in maart.

Voor de sectie *Vulgaria* wordt bij de meeste soorten geen bloeitijd opgegeven. Een goede indruk nu van de bloei van *Vulgaria*-microspecies geeft fig. 52. Het betreft waarnemingen in vijf biotopen in de omgeving van Abcoude in 1980 en wel: in een steile op het zuiden georiënteerde bermhelling van een rijksweg, in een vlakke wegberm van een rijksweg, in een gazon, in een op het noorden georiënteerde steile bermhelling van een rijksweg en in een agrarisch weiland. Telkens is per week van dezelfde oppervlakte het aantal bloemhoofdjes geteld. De curven van fig. 52 geven het verloop van de bloei in dat jaar; het hoogste aantal getelde hoofdjes in het voorjaar is op 100% gesteld. Op iedere oppervlakte komen enkele microspecies voor, die per oppervlak verschillen. Met stippen zijn de maadata aangegeven en de veebezetting met balkjes. Duidelijk blijkt dat het verloop van de bloei afhankelijk is van het milieu; de zuidhelling bloeit het eerst, al op 25 maart en het laaggelegen weiland het laatst. Er is een duidelijke hoofdbloeitijd in april-mei en in 3 biotopen is er een tweede bloeiperiode in september-oktober. In de tussentijd staat de bloei evenwel niet stil en worden er nog steeds, zij het met lage frequentie, bloeiende planten gevonden. In de zachte winter van 1980–1981 ging de bloei op de zuidhelling en het gazon ook in december en januari spaarzaam door. Opvallend is de continue bloei op het gazon met een intensieve nabloei; dit ondanks of liever dank zij de hoge maafrequentie. De hoofdjes geven in de maanden november en december over het algemeen geen kiemkrachtig zaad meer.

Op zonnige dagen in het voorjaar begint de bloei met het opengaan van de hoofdjes omstreeks 9.00 u. 's morgens. Het maximale aantal geopende hoofdjes wordt omstreeks 14.00 u. gevonden en daarna neemt het aantal af; omstreeks 20.00 uur zijn alle hoofdjes weer gesloten. Op zonnige, warme zomerdagen is het bloeigedrag wat anders dan in het voorjaar. De hoofdjes gaan dan omstreeks 8.00 uur open, omstreeks 10.30 uur zijn de meeste hoofdjes open en omstreeks 14.30 uur zijn de hoofdjes weer gesloten. Het gehele gebeuren is sterk afhankelijk van licht, temperatuur en vocht. Op sombere regenachtige dagen gaan de hoofdjes niet open en beneden de 3°C blijven, ook bij zonnig weer, de hoofdjes meestal ook gesloten.

7. Over de herkomst en de oecologie van de Nederlandse *Taraxacum*-flora

Wanneer we de literatuurgegevens over de herkomst van de Nederlandse secties en soorten van *Taraxacum* samenvatten, dan ontstaat het volgende fragmentaire en in sommige opzichten speculatieve beeld.

SECTIE VULGARIA

Deze sectie is met \pm 1200 beschreven soorten de grootste en vormenrijkste binnen *Taraxacum*. De *Vulgaria* komen van nature vnl. in de gematigde zone van Eurazië voor; door de mens zijn ze evenwel over alle continenten verspreid (DOLL, 1977; VAN SOEST, 1958). Het grootste deel der soorten is triploïd en agamosperm, behalve in Centraal-Europa, waar veel diploïde taxa voorkomen.

Voor Nederland worden tot nu toe 153 soorten opgegeven; dit is niet het totale aantal

soorten binnen onze landsgrenzen; waarschijnlijk zijn er nog meer. Volgens DOLL (1977) zouden de soorten van de sectie *Vulgaria* na de laatste ijstijd ontstaan zijn en wel uit *Spectabilia*-populaties, die over de ijsvrije vlakten vanuit het noorden naar het zuiden migreerden. Bij deze kolonisatie zouden door oecologische en geografische differentiatie de *Vulgaria* zijn ontstaan. Het is hierbij waarschijnlijk dat er ook hybridisaties hebben plaats gehad tussen *Spectabilia*-soorten en soorten van de noordelijke sectie *Boreigena*. Ook hybridisaties met reeds ontstane *Vulgaria* moeten niet uitgesloten worden geacht. De *Vulgaria* hebben zich postglaciaal snel over vrijwel geheel Europa verspreid met uitzondering van de meest noordelijke en meest zuidelijke delen. De *Vulgaria* behoren in deze zienswijze tot de jongste secties van *Taraxacum*.

RICHARDS (1972) heeft over de herkomst der *Vulgaria* een geheel andere theorie. Volgens deze auteur zouden de sexuele voorouders van de *Vulgaria* in Zuid-Europa de ijstijden in isolatie hebben overleefd. In deze periode werden geen isolatiemechanismen opgebouwd. Bij het stijgen van de temperatuur volgde migratie, waarbij de soorten met elkaar in contact kwamen en hybridiseerden. Er zou zich daarna een zeer grote diploïde sexuele hybridenzwerm noordwaarts in Europa hebben verplaatst, die ten slotte in contact kwam met triploïde agamosperme soorten van de oudere noordelijke secties *Ceratophora* en *Arctica*. Weer zou hybridisatie het gevolg zijn geweest en er ontstond zo een nieuwe grote hybridenzwerm, die nu als het ware bevroren werd op agamosperm triploïd niveau. Uit de enorme hoeveelheid genotypen werden door natuurlijke selectie de slecht aangepaste geëlimineerd. Door deze verarming werden de miljoenen genotypen gereduceerd tot enkele duizenden. Ieder van deze genotypen plantte zich asexueel, agamosperm, voort en vormde zo klonen. Deze klonen, die genetisch van elkaar geïsoleerd waren, vertoonden morfologische differentiatie en hadden zich oecologisch gespecialiseerd. Door taxonomen worden ze nu als microspecies onderscheiden.

De gedachte van door agamospermie bevroren hybridenzwermen, waaruit zich na natuurlijke selectie en adaptatie de microspecies van agamosperme groepen zouden hebben ontwikkeld, is niet nieuw. GUSTAFSSON bespreekt deze veronderstelling in 1947 en wijst haar als gedeeltelijk onjuist van de hand. Hij geeft uitvoerig aan dat ook binnen agamosperme groepen het ontstaan van nieuwe genetische variatie mogelijk is, o.m. door hybridisatie en polyploïdisatie van partieel sexuele vormen en door mutatie en autosegregatie (zie GUSTAFSSON, 1946). Hybriden tussen verschillende secties van *Taraxacum* zijn in Centraal-Europa in de natuur gevonden en zij zijn ook in de proeftuin gemaakt, zodat hybridisatie als bron van nieuwe variatie niet alleen meer theorie is (vgl. DEN NIJS & STERK, 1980). Sedert de ontdekking van het op uitgebreide schaal voorkomen van diploïdie en sexualiteit bij de *Vulgaria* in Midden-Europa, is het statische beeld van de bevroren hybridenzwerm voor een belangrijk deel wel van de baan. Zij is evenwel niet totaal van de baan, omdat het heel goed denkbaar is, dat in bepaalde delen van het areaal perioden van agamospermie afwisselen met perioden van gehele of gedeeltelijke sexualiteit en hybridisatie of dat agamosperme generaties afwisselen met sexuele, zodat er incidenteel hybridenzwermen optreden.

In Noordwest-Europa overheerst de agamospermie, maar wellicht zullen hier bij nader onderzoek wel de bovenaangeduide en door Gustafsson beschreven processen ook worden aangetoond, zij het op zeer bescheiden schaal. Zoals reeds eerder opgemerkt,

hebben SØRENSEN & GUDJONSSON (1946) bewezen, dat er terugkeer naar seksualiteit mogelijk is bij triploïde agamosperme soorten, wanneer er chromosoomverlies optreedt.

De microspecies van de sectie *Vulgaria* vinden we vnl. in storingsmilieus, op de meest uiteenlopende vaak anthropogene habitats (LONDO, 1978; OOSTERVELD, 1978). Ze komen veel voor in vegetaties, die behoren tot het *Lolio-Plantaginion* en het *Agropyro-Rumicion crispi* en verder vinden we ze ook in het *Arrhenatherion elatioris* (WESTHOFF & DEN HELD, 1969). Sommige microspecies hebben voorkeur voor weinig bemeste of zilte of droge of vochtige biotopen (vgl. OOSTERVELD, 1978). *Vulgaria*-soorten kunnen zeer massaal optreden in sterk bemeste en beweide graslanden. Over de sectie *Vulgaria* bestaat dan ook zeer uitgebreide agrarisch georiënteerde literatuur. Hierin worden geen microspecies onderscheiden, maar er is meestal sprake van de grote soort „*T. officinale*”. Vermoedelijk zijn bij deze soort ook meestal de *Palustria*- en *Spectabiliasoorten* gerekend (KRUIJNE, DE VRIES & MOOI, 1967). In de cultuurgraslanden is het aantal plantesoorten per perceel sedert het op uitgebreide schaal gebruiken van kunstmest sterk afgenomen, van gemiddeld 30–40 soorten tot 10–15 soorten; opvallend is nu dat het aantal individuen (en microspecies?) van de *Vulgaria* daarentegen sterk is toegenomen. Per perceel kunnen wel tot 20 microspecies van *Taraxacum* voorkomen. Door het agrarisch beheer, hoge bemesting, sterke beweiding, ontwatering en inzaaien met bepaalde grasmengsels zijn veel graslanden tot onnatuurlijke biotopen geworden. In deze kunstmatige weilanden, die een grote oppervlakte binnen Nederland en in West-Europa innemen, heeft zich een grote vormenrijkdom van *Vulgaria*-microspecies ontwikkeld. Het zal o.m. gaan om microspecies, die vroeger zelden voorkwamen, b.v. op en rondom boerenerven en die nu een grote verspreiding hebben gekregen, maar vermoedelijk ook om microspecies, die recent ontstaan en geëvolueerd zijn. Veel van deze microspecies zullen het karakter van agro-ecotypen hebben, d.w.z. het zijn oecologische varianten, die alleen in de agrarische sfeer voorkomen en die aangepast zijn aan agrarisch beheer. Buiten de landbouwsfeer worden ze niet gevonden. Deze „agro-ecotypen” (microspecies) verdwijnen bij verschraling volgens een bepaald patroon, z.g. verdwijnsreeksen (OOSTERVELD, 1978).

Vóór de agrarische revolutie zullen *Vulgaria*-soorten veel minder talrijk geweest zijn en in de weilanden zullen, zeker ook als gevolg van minder goede waterbeheersing, vooral de *Vulgaria*-soorten met voorkeur voor vochtige voedselarme biotopen en *Palustria*- en *Spectabilia*-soorten aanwezig zijn geweest.

SECTIE PALUSTRIA

Deze sectie omvat ± 50 soorten en is verspreid in Europa. Het is evenals de *Vulgaria* een typische laaglandsectie, die waarschijnlijk ontstaan is in Zuidoost-Europa vóór of tijdens de laatste ijstijd (DOLL, 1977). Het merendeel der soorten is triploïd en tetraploïd; er zijn ook pentaploïde en aneuploïde taxa gevonden. Voor Nederland worden 10 soorten vermeld. Volgens MALECKA (1965, 1973) zijn de *Palustria* hooggedifferentieerde taxa, bestaande uit allo- en autoploïden en veel taxa zouden facultatief agamosperm zijn. Het zijn vooral vochtminnende soorten, die sterke beweiding en bemesting niet kunnen verdragen. Sommige soorten hebben voorkeur voor zilte standplaatsen (zie OOSTERVELD, 1978). In Nederland komen ze vooral voor in onbemeste hooilanden,

vaak op kleiige bodems in vegetaties van het Caricion davallianae en het Calthion palustris (WESTHOFF & DEN HELD, 1969); verder in het Cirsio-Molinietum en in zilte graslanden in het Junceto-Caricetum extensae (HAGENDIJK, VAN SOEST & ZEVENBERGEN, 1975). De Palustria zijn in ons land zeldzame soorten geworden, die meestal alleen nog in natuureservaten voorkomen.

SECTIE SPECTABILIA

Deze grote vormenrijke boreo-atlantische sectie omvat \pm 250 soorten en wordt vnl. in Noordwest-Europa gevonden; ze zou ontstaan zijn vóór de laatste ijstijd. In de sectie komen triploïden voor, maar ook veel tetraploïden en door dit laatste volgen ze de trend der arctische soorten, die veelal tetraploïd zijn (DOLL, 1977). Ook een hexaploïd is gevonden. Voor Nederland worden 9 soorten vermeld, die weinig karakteristiek voor de Spectabilia zijn.

Over de begrenzing van Spectabilia en Vulgaria bestaat geen eenstemmigheid. RICHARDS (1972) rekent *T. adamii* en *T. litorale* tot de Spectabilia, terwijl HAGENDIJK, VAN SOEST & ZEVENBERGEN (1975) deze soorten tot de Vulgaria rekenen. Het zijn in Nederland vochtminnende soorten van weinig of niet bemeste graslanden, vaak op zure, venige bodems; sommige soorten hebben voorkeur voor brakke milieus en andere komen voor in vegetaties van het Molinion coeruleae. Evenals de Palustria zijn de Spectabilia zeldzame soorten in Nederland geworden, die vrijwel alleen nog in natuureservaten voorkomen.

SECTIE ERYTHROSPERMA

Deze tamelijk grote sectie omvat \pm 120 soorten en is vnl. in Europa verspreid; door de mens is ze ook buiten Europa gebracht. De sectie zou in het Alpengebied zijn ontstaan en behoort evenals de Vulgaria tot de jongere secties van Taraxacum; ze zou vnl. postglaciaal van oorsprong zijn (DOLL, 1977; VAN SOEST, 1958). Veel soorten zijn triploïd, maar ook diploïde en tetraploïde komen voor. Vele taxa zijn naar schatting zeer jong, niet ouder dan \pm 500 jaar. Hiertoe behoren *T. proximum*, *T. disseminatum*, *T. scanicum* en *T. lacistophyllum*. Voor Nederland worden 23 soorten genoemd. Een groot deel van de Nederlandse Erythrosperma behoort tot de zeer jonge taxa.

Van de Erythrosperma vinden we veel soorten op droge, natuurlijke en half-natuurlijke standplaatsen in de duinen, op de zandgronden in oostelijk Nederland en op kalkrijke gronden in Zuid-Limburg. Vele soorten komen voor in het Galio-Koelerion (WESTHOFF & DEN HELD, 1969).

SECTIE OBLIQUA

Deze kleine sectie omvat totaal slechts 3 soorten met een verspreiding langs de kusten van de Noordzee en de Oostzee. Voor Nederland wordt één soort genoemd. Waarschijnlijk bestaan er nauwe relaties met de sectie Dissecta (*T. dissectum*). Vermoedelijk is *T. obliquum* afgeleid van *T. dissectum* uit de Pyreneeën in het postglaciaal. Zij zou in het subboreaal het huidige areaal in West-Europa bereikt hebben (DOLL, 1977).

T. obliquum is triploïd. De soort is gekenmerkt door het voorkomen in droge open, natuurlijke standplaatsen in duinen in het Taraxaco-Galietum maritimi (WESTHOFF & DEN HELD, 1969).

Samenvattend blijkt dat de *Taraxacum*-secties naar plaats en tijd – alsook naar voorouders (DOLL, 1977) – een zeer verschillende herkomst hebben. Ook oecologisch zijn de secties min of meer duidelijk verschillend. Van de autoecologie van de meeste soorten is niets bekend.

8. Plantengeografische aspecten

Bij de bespreking van enkele plantengeografische aspecten van de Nederlandse *Taraxaca* zullen we ons in hoofdzaak beperken tot de sectie *Vulgaria*. Een gedetailleerde plantengeografische analyse in Westeupees verband is nog niet mogelijk, omdat er over veel Nederlandse taxa nog geen gedetailleerde verspreidingsgegevens bekend zijn; bovendien is de *Taraxacum*-flora van de ons omringende landen nog onvoldoende onderzocht, met name die van West-Duitsland, België en Frankrijk. Wanneer we de verspreidingsgegevens van de *Vulgaria*-soorten uit de hiernavolgende *Taraxacum*-bewerking overzien, dan blijkt dat veel soorten een verspreiding hebben in het gebied dat Zuid-Scandinavië, Denemarken, Noordwest-Duitsland, Nederland, België, Zuid-Engeland en Noord-Frankrijk omvat. Weinige soorten gaan noordelijker en een klein aantal gaat zuidelijker en wel tot in Zwitserland. Een voorbeeld hiervan toont het areaal van *T. hamatiforme* (Fig. 53).

Dit gebied is vnl. atlantisch van karakter. Er is een zeer grote variatie in areaalgrootte. Sommige soorten omvatten het gehele boven genoemde gebied, andere een kleiner deel en sommige soorten zijn slechts van één of enkele vindplaatsen bekend.

De meeste soorten zullen in het postglaciaal Nederland zijn binnengekomen, bij vele soorten zal dit met natuurlijke verspreidingsmiddelen zijn gebeurd. Immigratie door menselijk transport zal evenwel ook zeer belangrijk zijn geweest en dat zal het zeker nog zijn, gezien het intensieve verkeer met het buitenland; dit geldt speciaal voor de soorten uit de vnl. anthropogene habitats.

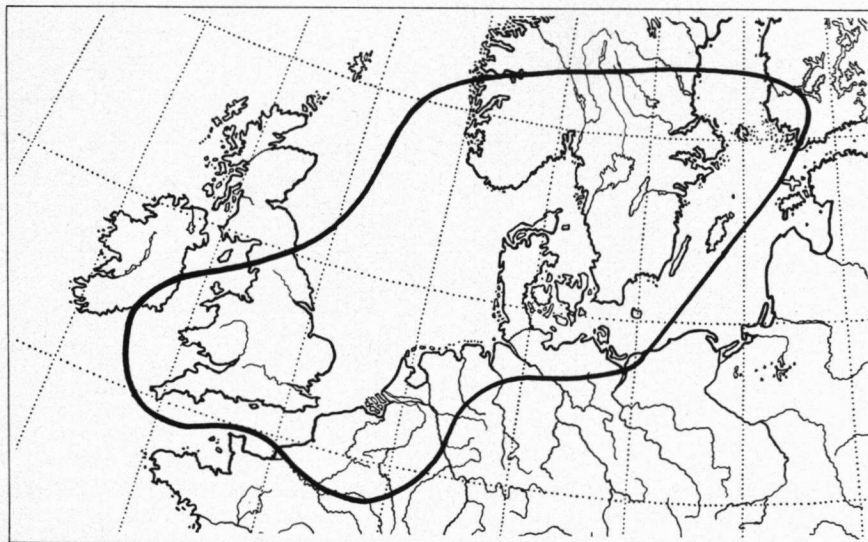


Fig. 53. De verspreiding van *Taraxacum hamatiforme* (sect. *Vulgaria*) naar VAN SOEST, HAGENDIJK & ZEVENBERGEN (1968).

123. COMPOSITAE, TARAXACUM

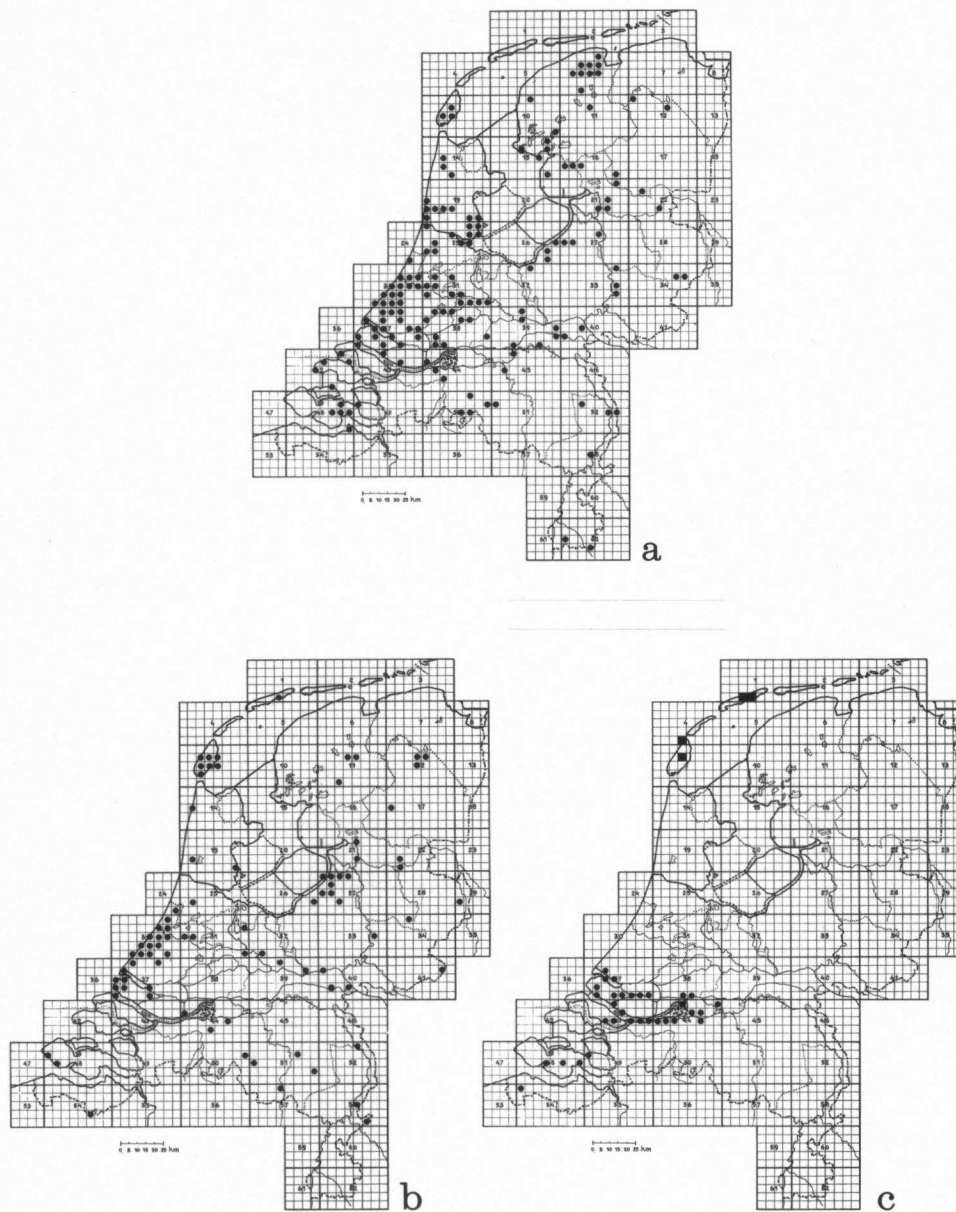
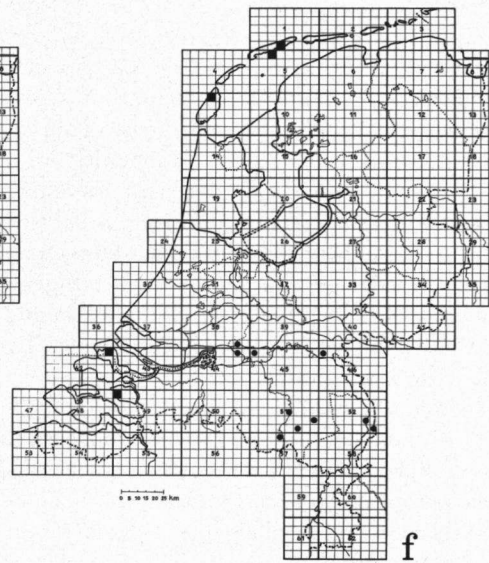
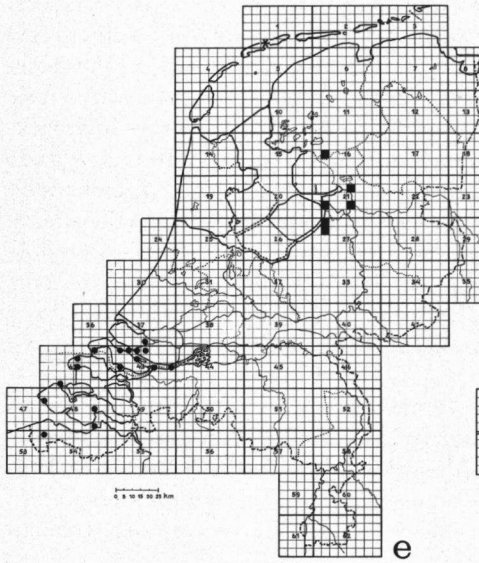
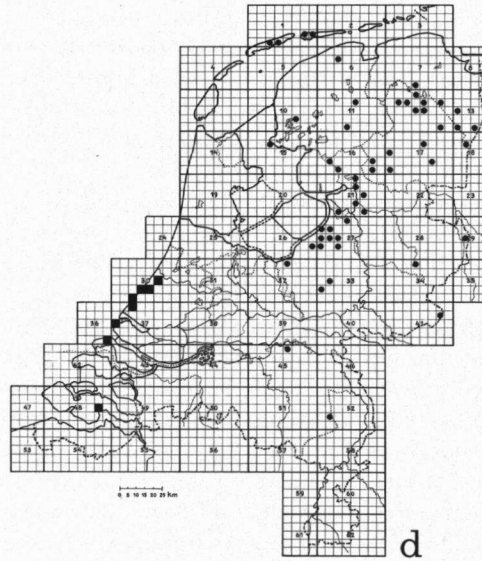


Fig. 54. De verspreiding van enkele *Taraxacum*-soorten in Nederland naar gegevens van H. A. Zevenbergen (Rijswijk); a: *T. sellandii*; b: *T. raunkiaeri*; c: *T. multicolorans* (●), *T. texelense* (■); d: *T. atactum* (●), *T. ordinatum* (■); e: *T. beestinkii* (●), *T. flevoense* (■), *T. westhoffii* (★); f: *T. brabanticum* (●), *T. wijtmamae* (■). *T. westhoffii* behoort tot de sect. *Erythrosperma*, alle overige behoren tot de sect. *Vulgaria*.

123. COMPOSITAE, TARAXACUM



Sommige soorten komen in het gehele land algemeen voor, zoals *T. sellandii*, die een ruime oecologische tolerantie heeft met een voorkeur voor wegbermen en begraasde weilanden (fig. 54a). Ook buiten Nederland is de soort ruim verspreid en wel van Zuid-Scandinavië tot Midden-Frankrijk. Het betreft hier een relatief oude soort, die mede door zijn grote oecologische tolerantie in anthropogene habitats zijn ruime verbreiding heeft gekregen.

Een andere ruim verspreide soort is *T. raunkiaeri* (fig. 54b). Deze soort heeft een beperktere oecologische tolerantie dan *T. sellandii*; we vinden deze soort bij voorkeur op zandgrond. Buiten Nederland komt *T. raunkiaeri* voor van Denemarken en Noordwest-Duitsland tot in Midden-Frankrijk en in Zuid-Engeland.

Tegenover deze algemene soorten met een groot areaal staan de endemische meer kieskeurige soorten met een klein areaal zoals *T. texelense* (fig. 54c) en *T. flevoense* (fig. 54e). Beide soorten hebben vrij specifieke levenseisen: *T. texelense* is beperkt tot min of meer zilte gronden en *T. flevoense* tot vochtige graslanden behorende tot het *Calthion* en tot hooiweiden van het *Fritillario-Alopecuretum pratensis*. Het is waarschijnlijk, dat hun areaal zo klein is, omdat ze recent zijn ontstaan. Een andere mogelijkheid is dat ze nog verder in en buiten Nederland voorkomen, maar door hun zeldzaamheid nog niet zijn gevonden. Het is niet waarschijnlijk dat hun areaal een relict is van een vroeger veel groter areaal.

Sommige jonge soorten breiden hun areaal in Nederland nog steeds uit; een voorbeeld hiervan is *T. agaurum* (*Erythrosperma*), die voorkomt in het Duindistrict van Noordwijk tot Voorne en die zich naar het noorden en zuiden uitbreidt (HAGENDIJK, VAN SOEST & ZEVENBERGEN, 1975). Een extreem voorbeeld van een zeer klein endemisch areaal is *T. westhoffii* (*Erythrosperma*), die slechts op één plaats op Terschelling is gevonden en wel in een vochtig karrespoor in een duinvallei ten zuiden van de Koe-gelwieck (fig. 54e). Ook systematisch staat deze soort geïsoleerd. De bladvorm en de omwindselblaadjes lijken op die van *Palustria*-soorten, ook de oecologie wijst in de richting van de *Palustria*, de knobbeltjes op de buitenste omwindselblaadjes en de rode kleur van de vruchtjes zijn echter kenmerken van de *Erythrosperma*. Wellicht is *T. westhoffii* door hybridisatie van een *Palustria*- met een *Erythrosperma*-soort ontstaan. De hybride heeft zich niet verder kunnen uitbreiden en is vermoedelijk weer uitgestorven, in ieder geval is ze niet meer teruggevonden. *T. westhoffii* is niet de enige soort met kenmerken, die tussen de *Palustria* en *Erythrosperma* instaan. In Europa zijn er vier bekend; ze zijn verenigd in de z.g. *Taraxacum langeanum*-groep (NORDENSTAM & VAN SOEST, 1974).

Sommige soorten lijken zeldzaam, omdat ze pas zeer recent beschreven zijn, zoals *T. wijtmaniae*, die in 1978 is gepubliceerd (fig. 54f); waarschijnlijk is deze soort echter niet zeldzaam in het Deltagebied en het Waddengebied. Van de 153 Nederlandse *Vulgaria*-soorten worden er 25 alleen voor ons land opgegeven; 15 soorten hiervan zijn zeldzaam; 7 zijn vrij algemeen, 1 soort is algemeen en van 2 zijn er geen opgaven van zeldzaamheid.

Sommige soorten hebben karakteristieke arealen in Nederland; enkele hiervan worden genoemd.

T. atactum (fig. 54d) komt vnl. in Noord-Nederland voor; deze soort treffen we verder aan in Noordwest-Duitsland en Zuid-Denemarken (SAHLIN & VAN SOEST, 1970).

T. ordinatum (fig. 54d) vinden we in het Duindistrict ten zuiden van Wassenaar tot in Zeeland, bij voorkeur aan de binnenduinrand op het zand; buiten Nederland is de soort in Engeland gevonden.

T. multicolorans (fig. 54c) vinden we in Zuidwest-Nederland, daarbuiten waarschijnlijk niet. De soort is algemeen op zeelei, zeldzamer op rivierlei. We treffen haar aan op dijken en in graslanden (HAGENDIJK, VAN SOEST & ZEVENBERGEN, 1972).

T. beeftinkii (fig. 54e) is vrij algemeen in het Deltagebied, daarbuiten is ze nog niet gevonden. De soort komt voor op laag gelegen, iets ziltige graslanden (HAGENDIJK, VAN SOEST & ZEVENBERGEN, 1972).

T. brabanticum (fig. 54f) is een zeldzame soort van vochtige graslanden behorende tot het *Calthion*. We vinden *T. brabanticum* in oostelijk Noord-Brabant en in Midden- en Noord-Limburg, buiten Nederland nog bij Aken.

9. Zijn paardebloemesoorten wel goede soorten?

Wanneer we over paardebloemesoorten spreken, dan bedoelen we in dit verband de soorten, die in Noord-Europa en ook in ons land voorkomen en die zich asexueel, agamosperm, voortplanten. Het is niet de bedoeling het algemene probleem van de classificatie en systematiek van agamosperme taxa te behandelen. Over deze vraagstukken bestaat een uitvoerige literatuur, waarnaar wordt verwezen (DOLL, 1972). We willen volstaan met enkele opmerkingen.

Bij *Taraxacum*-soorten die zich agamosperm voortplanten, is de nakomelingschap genetisch identiek aan de moederplant (behoudens mutaties). Er ontstaan op deze wijze agamosperme afstammingsreeksen, die in feite klonen zijn. Zeer waarschijnlijk bestaan de soorten van *Taraxacum* uit één kloon of een mengsel van klonen. In de praktijk nu blijkt dat deze klonen of mengsels van klonen morfologisch vaak van elkaar te onderscheiden zijn en dat zij een eigen oecologische preferentie en tolerantie hebben (althans daarvoor zijn veel aanwijzingen: VAN LOENHOUD & DUYS, 1981). Bovendien is van doorslaggevende betekenis, dat de soorten genetisch van elkaar geïsoleerd zijn. Deze eigenschappen vormen de biologische achtergrond voor het onderscheiden van taxonomische soorten. Omdat deze soorten meestal een smal variatietraject hebben, worden ze vaak *microspecies* (kleine soorten) genoemd. Het is een algemene karakteristiek van agamosperme taxa (*microspecies*) in het plantenrijk dat ze talrijk zijn en veel op elkaar lijken; dit is dus niet een speciaal kenmerk van de taxa van *Taraxacum*.

Voor het verkrijgen van een goed inzicht in de *microspecies* van *Taraxacum*, nog een enkele opmerking over de biologische soort. Wanneer er genetische isolatiemechanismen tussen populaties bestaan, dan behoren deze populaties tot verschillende biospecies. Dit is evolutionair van groot belang, omdat deze populaties door hun genetische isolatie in de evolutie dan hun eigen weg gaan. Biologische soorten vinden we bij z.g. biparentale voortplanting, waarbij de voortplanting plaats vindt via twee ouders. Door meiose en bevruchting (via kruisbestuiving) komt dan de genenuitwisseling tot stand.

Bij uniparentale voortplanting, waarbij één ouder nakomelingen voortbrengt, zoals bij obligate zelfbestuiving en obligate agamospermie, is er géén genenuitwisseling en de nakomelingschappen van individuele ouders zijn genetisch van elkaar geïsoleerd.

Obligaat agamosperme taxa, zoals de Taraxaca in Noord-Europa meestal zijn, vormen dan ook door het ontbreken van genenuitwisseling geen biologische soorten.

Biologisch zijn biparentale soorten en uniparentale soorten geheel verschillende systemen; beide vormen ze echter wel taxonomische soorten. GRANT (1971) heeft uniparentale en biparentale soorten verenigd in z.g. evolutionaire soorten.

Wanneer we ons afvragen of de Taraxacum-species wel goede taxonomische soorten zijn en geschikt voor algemeen bruikbaar wetenschappelijk onderzoek, dan hangt het antwoord vnl. af van de praktische herkenbaarheid der soorten, aangenomen dat de eerder genoemde biologische achtergrond der soorten gezond is. Met name is de vraag belangrijk of de soorten morfologisch voldoende van elkaar af te grenzen zijn, waardoor identificatie met een determinatietabel, eventueel ondersteund met een vergelijkingscollectie van herbariumplanten, mogelijk is. Tot nu toe zijn er twee typen van Taraxacum-soorten in de literatuur bekend. De oudste zijn de grote z.g. Linneaanse soorten, o.m. onderscheiden door HANDEL-MAZZETTI (1907). Deze soorten omvatten meestal een aantal microsoorten, soms zelfs wel een gehele sectie, zoals *T. vulgare* Schrank. Ze zijn echter zeer heterogeen, hebben soms 2–3 chromosoomgetallen en omvatten oecologisch en morfologisch zeer verschillende groepen. Deze soorten worden door de meeste auteurs niet als goede soorten beschouwd.

Naast deze grote soorten zijn er de al vaak genoemde kleine of microsoorten, die nu door veel taxonomen worden gebruikt. Deze soorten hebben als nadeel dat ze zoveel op elkaar lijken, dat meestal alleen specialisten met zekerheid de planten kunnen identificeren. Dit geldt althans voor veel van deze soorten, met name van de sectie *Vulgaria*. In de sectie *Erythrosperma* zijn de taxonomische moeilijkheden minder groot dan in de andere Nederlandse secties. Het antwoord op de vraag of de microsoorten van *Taraxacum* wel goede taxonomische soorten zijn, zal genuanceerd moeten worden beantwoord. Van belang hierbij is, dat er gradaties bestaan in herkenbaarheid der microsoorten. Sommige soorten zijn goed herkenbaar, b.v. *T. obliquum* en *T. adamii*; de meeste echter vertonen onderling zeer grote overeenkomsten en zijn eerst herkenbaar nadat men zich goed in de groep heeft ingewerkt.

In het algemeen zullen we moeten zeggen, dat de *Taraxacum*-soorten voor een algemeen bruikbare classificatie niet geschikt zijn. RICHARDS (1972) schat dat met zijn „*Taraxacum*flora of the British Isles” botanici zonder speciale *Taraxacum*-kennis 80% van de planten op naam kunnen brengen. Voor Nederland zal dit optimistische percentage zeker niet hoger liggen. Essentieel bij determinaties van paardebloemen is een goed referentieherbarium. We zullen verder bij identificatie nog met een ander probleem rekening moeten houden en wel dat een bepaald percentage der planten uit de natuur niet op naam te brengen is, ook niet door specialisten. Hagendijk, Van Soest & Zevenbergen noemen hiervoor in de hierna volgende inleiding tot hun bewerking van de *Vulgaria* een aantal oorzaken, waarnaar wordt verwezen. Als mogelijke oorzaak van classificatiemoeilijkheden moet, gezien de recente ontdekking van sexuele planten, zeker ook hybridisatie worden genoemd.

De enige manier om niet te determineren paardebloemen uit bij voorbeeld sterk begraasde weilanden of van beschaduwde plaatsen toch op naam te brengen is ze te kweken en dit is dan ook een werkwijze, die door veel taraxacologen is gevolgd. Voor specialisten zijn vele microspecies, die worden genoemd in de *Flora Neerlandica*, gezien

de vele morfologische studies die zijn verricht en het uitgebreide kweekwerk dat is gedaan, goede soorten, in die zin dat ze morfologisch herkenbaar zijn en dat ze constant zijn in de tijd. Voorzichtigheid blijft evenwel geboden met betrekking tot het laatste punt. Onvoldoende is nog onderzocht in hoeverre de geconstateerde sexualiteit in de agamosperme populaties voorkomt. Ook wanneer deze met lage frequentie aanwezig is, dan kan dit ten gevolge van hybridisatie toch grote gevolgen hebben voor de identiteit der microspecies en het ontstaan van nieuwe varianten en taxa. Hierbij komt dat van veel *Vulgaria*-soorten het aantal exemplaren, dat in de Nederlandse herbaria aanwezig is, nog betrekkelijk klein is, waardoor de variatie per microsoort voor ons land nog onvoldoende bekend is. Nader onderzoek aan meer exemplaren zou kunnen uitwijzen dat de verschillen tussen sommige soorten gaan vervagen, waardoor ze in één taxon geassocieerd moeten worden. Het is ook niet onwaarschijnlijk, dat in een aantal gevallen standplaatsmodificaties als aparte soorten beschreven zijn. Nader onderzoek blijft dan ook noodzakelijk. Voor *Taraxacum* geldt nog de bijzondere moeilijkheid, dat microspecies moeilijk in goed te definiëren groepen samen te vatten zijn; dit is een gevolg van hun reticulate (netvormige) verwantschappen.

Het is dan ook nog vrijwel niet mogelijk om tussen de microspecies en de sectie een taxonomisch niveau in te voegen, of om microspecies te classificeren als subspecies van meer omvattende species.

Tenslotte een opmerking over de infraspecificke variatie. Uit de literatuur (o.m. DOLL, 1972; HAGENDIJK, VAN SOEST & ZEVENBERGEN, 1975) blijkt dat ook deze bij *Taraxacum* voorkomt. Het is van belang hierbij te bedenken dat niet iedere levensvatbare mutatie, die bij een microsoort voorkomt, de oorzaak is van het ontstaan van een nieuwe microsoort. Evenals bij seksuele soorten vinden we ook bij agamosperme soorten een infraspecificke variatie, die vnl. oecologisch en geografisch is bepaald.

Literatuur

- BOSCH, W. B., 1979. Chromosoomtellingen en vruchtmorfologie bij *Taraxacum*. Intern rapp. Hugo de Vries-lab. 78, Amsterdam.
- CANDOLLE, A. P. DE, 1838. *Prodromus systematis naturalis Regni Vegetabilis* 7, p. 145–150.
- DOLL, R., 1972. Die apomiktische Art und ihre Beziehung zur Evolution. In W. Vent, *Widerspiegelung der Binnenstruktur und Dynamik der Art in der Botanik. Symp. Arb.gem. Phytotax. Biol. Ges. D.D.R.*, p. 161–174.
- , 1973. Revision der sect. *Erythrosperma* Dahlst. emend. Lind. f. der Gattung *Taraxacum* Zinn. *Fedd. Rep.* 84, p. 1–180.
- , 1974. Die Gattung *Taraxacum*. Lutherstadt.
- , 1977. Grundriss der Evolution der Gattung *Taraxacum* Zinn. Thesis. Berlin.
- FAEGRI, K. & L. VAN DER PIJL, 1979. *Principles of pollination ecology*. Oxford.
- FENGLER, A. G., 1978. Een biosystematische studie aan *Taraxacum*-soorten in graslanden op Terschelling. Intern rapp. Hugo de Vries-lab. 61, Amsterdam.
- & A. A. STERK, 1978. *Taraxacum wijtmaniae*, spec. nov. *Gorteria* 9, p. 170–174.
- GRANT, V., 1971. *Plant speciation*. London.
- GUSTAFSSON, A., 1946. Apomixis in higher plants, I. The mechanism of apomixis. *Act. Univ. Lund. N.S.* 42, p. 1–66.

- , 1947. Apomixis in higher plants. II. The causal aspects of apomixis. Act. Univ. Lund. N.S. 43, p. 71–179.
- HAGENDIJK, A., P. OOSTERVELD & H. A. ZEVENBERGEN, 1978. *Taraxacum vansoestii*, spec. nov. Gorteria 9, p. 166–170.
- , J. L. VAN SOEST & H. A. ZEVENBERGEN, 1972. Neue *Taraxacum*-arten der Niederlande. Act. Bot. Neerl. 21, p. 491–511.
- , — & —, 1975. *Taraxacum* (behalve sectie *Vulgaria*). Flora Neerl. IV (9), p. 1–52.
- HANDEL-MAZZETTI, H. VON, 1907. Monographie der Gattung *Taraxacum*. Wien.
- HEUKELS-WACHTER, 1934. Geïllustreerde Schooflora voor Nederland, ed. 11. Groningen.
- HOU-LIU, S. Y., 1963. The chromosome counts of some *Taraxacum* species. Act. Bot. Neerl. 12, p. 76–83.
- IETSWAART, J. H. & M. VROMAN, 1974. Seizoensveranderingen bij bladeren van *Taraxacum*. Gorteria 7, p. 33–41.
- KRUIJNE, A. A., D. M. DE VRIES & H. MOOI, 1976. Bijdrage tot de oecologie van de Nederlandse graslandplanten. Versl. landbouwk. onderz. 696. Wageningen.
- LINNAEUS, C., 1753. *Species Plantarum*. Stockholm.
- LOENHOUD, P. J. VAN & H. DUYTS, 1981. A comparative study of the germination ecology of some microspecies of *Taraxacum* Wigg. Act. Bot. Neerl. 30, p. 161–182.
- LONDO, G., 1978. Over het gedrag in ruimte en tijd van *Taraxacum* en *Plantago*. Gorteria 9, p. 174–178.
- MALECKA, J., 1965. Embryological studies in *Taraxacum palustre*. Act. Biol. Crac. 8, p. 223–235.
- , 1973. Problems of the mode of reproduction in microspecies of *Taraxacum* section *Palustria* Dt. Act. Biol. Crac. 16, p. 37–84.
- MOOREN, J., 1981. Over de *Taraxacum*-flora van Nederlandse graslanden. Intern rapp. Hugo de Vries-lab., Amsterdam, in druk.
- NORDENSTAM, S. & J. L. VAN SOEST, 1974. *Taraxacum leporinum*, spec. nov. Bot. Not. 127, p. 490–492.
- NIJS, J. C. M. DEN & A. A. STERK, 1980. Cytogeographical studies of *Taraxacum* sect. *Taraxacum* (= sect. *Vulgaria*) in Central Europe. Bot. Jahrb. Syst. 101, p. 527–554.
- , — & H. VAN DER HAMMEN, 1978. Cytological and ecological notes on the *Taraxacum* sections *Erythrosperma* and *Obliqua* of the coastal area of the Netherlands. Act. Bot. Neerl. 27, p. 287–305.
- OOSTERVELD, P., 1978. De indicatiewaarde van het genus *Taraxacum* voor het beheer van graslanden. Gorteria 9, p. 188–193.
- RICHARDS, A. J., 1972. The *Taraxacum* flora of the British Isles. *Watsonia* 9, Suppl., p. 1–141.
- , 1973. The origin of *Taraxacum* agamospecies. Bot. Journ. Linn. Soc. 66, p. 189–211.
- & P. D. SELL, 1976. *Taraxacum* Wigg., in T. G. Tutin c.s., *Flora Europaea* 4, p. 332–343. Cambridge.
- RUTISHAUSER, A., 1967. Fortpflanzungsmodus und Meiose apomiktischer Blütenpflanzen. *Protoplasma* VI, F3.
- SAHLIN, C. I. & J. L. VAN SOEST, 1970. *Taraxacum atactum*, spec. nov. Act. Bot. Neerl. 19, p. 197–200.
- SOEST, J. L. VAN, 1939. Het geslacht *Taraxacum* in Nederland I. Ned. Kruidk. Arch. 49, p. 213–237.
- , 1942. Het geslacht *Taraxacum* in Nederland II. Ned. Kruidk. Arch. 52, p. 215–236.
- , 1955. *Taraxacum Sectio Vulgaria* Dt. in Nederland I. Act. Bot. Neerl. 4, p. 82–107.
- , 1958. The phytogeography of *Taraxacum* with special reference to Europe. *Blumea* Suppl. 4, p. 60–67.
- , 1965. *Taraxacum* Sect. *Palustria* Dt. Act. Bot. Neerl. 14, p. 1–53.
- , A. HAGENDIJK & H. ZEVENBERGEN, 1968. *Taraxacum kernianum*, spec. nov. Gorteria 4, p. 123–126.

123. COMPOSITAE, TARAXACUM

- SØRENSEN, TH., 1958. Sexual Chromosome-Aberrants in Triploid Apomictic Taraxaca. Bot. Tidskr. 54, p. 1–22.
- & G. GUDJONSSON, 1946. Spontaneous chromosome aberrants in apomictic Taraxaca. Kgl. Dansk Vid. Selsk. Biol. Skr. 4 (2), p. 1–48.
- VOGELENZANG, L., 1978. Bibliografie (van J. L. van Soest). Gorteria 9, p. 120–127.
- VUYCK, L., 1902. Prodrromus Florae Batavae I, 2e ed. Nijmegen.
- WESTHOFF, V. & A. J. DEN HELD, 1969. Plantengemeenschappen in Nederland. Zutphen.