

Pteridologische aantekeningen, 3
De eikvaren (*Polypodium vulgare* L. sensu lato) in Nederland

door

J. MEINDERS-GROENEVELD en S. SEGAL ¹⁾
(Hugo de Vries-laboratorium, Amsterdam)
(RIVON-mededeling no. 266)

De eikvaren (*Polypodium vulgare* L. sensu lato) is lange tijd beschouwd als de enige vertegenwoordiger in Europa van het ruim 1500 soorten, voornamelijk epifyten, tellende en overwegend tropische geslacht *Polypodium*. Het is dan ook waarschijnlijk dat *P. vulgare* zijn oorsprong in de tropen heeft gehad en ontstaan is uit epifytische voorouders. De eikvaren is de enige Europese varen die nogal eens als epifyt optreedt, in zeer veel gevallen op oude knotwilgen (*Salix alba*), maar ook op andere bomen, o.m. op beuken. Bepaalde daarvoor gunstige eigenschappen moeten hebben bewerkstelligd dat de eikvaren zich kon verspreiden over een groot deel van de aarde. Eikvarens treden op in ogenschijnlijk zeer verschillende milieu's: op voedsel- of kalkarme en -rijke grond en op rotsen, in allerlei typen van vegetaties zowel in het laagland als in de bergen.

Ondanks de schijnbaar simpele morfologie is de eikvaren vormenrijk; tal van systematici hebben zich dan ook beijverd infraspécifieke taxa te onderscheiden. De literatuur is belast met een groot aantal beschrijvingen van variëteiten en vormen

¹⁾ De British Council verleende de eerste auteur een subsidie voor een verblijf in Engeland. De auteurs zijn zeer dankbaar voor het contact met o.m. Prof. Dr. I. Manton en Dr. M. G. Shivas en de van hen ondervonden hulp.

die, naar onze mening, slechts zelden van werkelijke systematische waarde zijn. Dit geldt niet voor de var. *serratum* Willd., die in 1850 als aparte soort is beschreven: *P. australe* Fée, en in vele Europese flora's is opgenomen onder de ongeldige naam *P. serratum* (Willd.) Sauter [synoniemen: *P. vulgare* L. subsp. *serratum* (Willd.) Christ, subsp. *serratulum* Arcang., *P. cambricum* L., etc.]. Deze van *P. vulgare* afgescheiden „soort” heeft in Europa zijn hoofdverspreiding in het Middellandse Zeegebied, met uitstralingen langs de Atlantische kust tot in Zuid-Engeland en Ierland en langs de rivierstelsels van de Rhône en de Ticino tot in Zuid-Zwitserland (fig. 1). In Nederland komt *P. australe* niet voor, en de opgaven uit België en Luxemburg betreffen deze soort waarschijnlijk evenmin.

Het, ten dele experimentele, onderzoek dat in de jaren na de tweede wereldoorlog, vooral door MANTON (12) en haar medewerkster SHIVAS (22) over de Europese eikvarens is verricht, heeft de inzichten over de variabiliteit en de taxonomie bijzonder verdiept. Met moderne taxonomische methoden, waarbij vooral het cytologisch (sub-)microscopisch en biometrisch onderzoek als uitgangspunt diende, zijn problemen opgelost die met de klassieke morfologische methoden welhaast onoplosbaar leken.

Het cytologisch onderzoek bracht aan het licht dat in Europa drie cytologische „rassen” kunnen worden onderscheiden, waarvan de sporofyt (varenplant) respectievelijk de chromosoomgetallen ($2n$) 74, 148 en 222 hebben. Deze diploïde, tetraploïde en hexaploïde rassen zijn onderling wel kruisbaar, maar de nakomelingen blijken steeds volkomen steriel te zijn en vormen slechts geaborteerde sporen. Dergelijke hybriden werden niet alleen experimenteel verkregen, maar zijn ook in de natuur aangetroffen. De steriliteitsbarrières gaan gepaard met morfologische verschillen, hetgeen de genoemde auteurs ertoe bracht de drie karyotypen als „soorten” te waarderen.

P. australe is diploïd en wijkt in verschillende kenmerken af van de typische *P. vulgare*, die tetraploïd is. Manton en Shivas vonden een ander verschillenmerk dan de voordien in de literatuur genoemde, dat van grote diagnostische betekenis bleek te zijn. Het betreft hier een microscopisch kenmerk, namelijk de grootste diameter der sporen. Andere diagnostisch belangrijke kenmerken zouden zijn: verschillen in het aantal verdikte ringcellen van het sporangium en hun kleur, het al of niet voorkomen van vertakte haren tussen de sporangiën, de vorm en de stand van de bladveer, en de sporenhoopjes.

De hexaploïde *P. interjectum* is door SHIVAS (22) als een nieuwe soort beschreven ¹⁾. Verschillende morfologische kenmerken van *P. interjectum* zijn min of meer intermediair tussen die van *P. vulgare* en *P. australe*. Het is dan ook waarschijnlijk dat de beide laatste soorten bij de soortsvorming als stamouders zijn opgetreden. De triploïde bastaard van *P. vulgare* en *P. australe* is steriel, maar door chromosoomverdubbeling zou hieruit de allohexaploïd *P. interjectum* kunnen zijn ontstaan, die $3n$ paar bivalenten heeft en bijgevolg fertiel is. Het cytologische onderzoek van Manton en Shivas maakt deze hypothese zeer aannemelijk. Zij geven trouwens ook een geografisch argument: *P. interjectum* beslaat een areaal dat aansluit bij dat van

¹⁾ In 1958 was dezelfde naam ongeldig gepubliceerd door MANTON in Uppsala Univ. Årsskr. 1958, p. 108.

P. australe. *P. interjectum* komt niet alleen voor in gebieden waar *P. vulgare* en *P. australe* beide groeien, maar straalt bovendien van het mediterrane gebied uit tot ver in West- en Midden-Europa.

P. interjectum is waargenomen in West- en Midden-Europa en in Denemarken en Rusland tot nabij Kaliningrad (fig. 1).

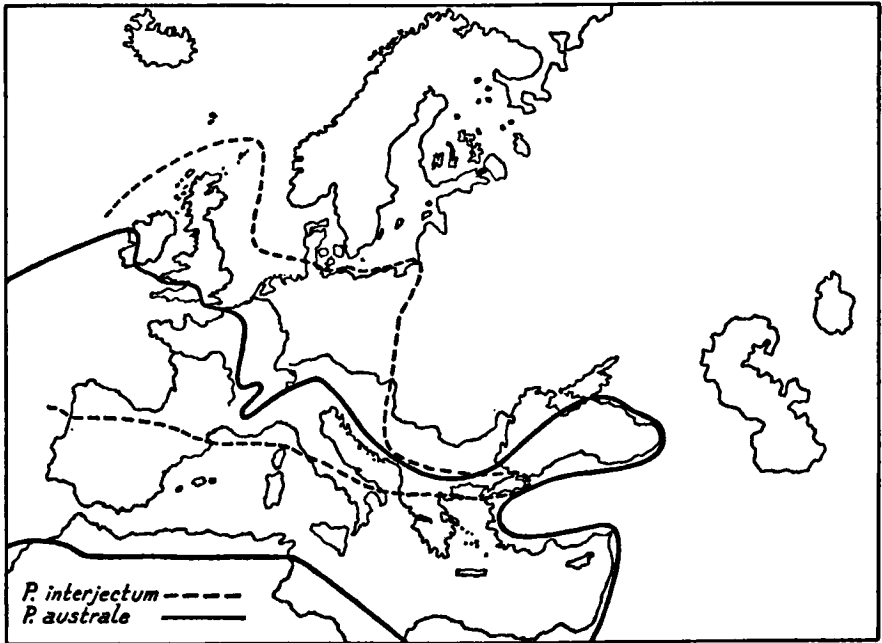


Fig. 1. Het verspreidingsgebied van *Polypodium interjectum* Shivas en *P. australe* Fée in Europa.
Distribution of *Polypodium interjectum* Shivas en *P. australe* Fée in Europe.

Het areaal van *P. vulgare* s.s. omvat vrijwel alle Europese landen. Deze soort ontbreekt, voor zover bekend, op de grote eilanden in de Middellandse Zee, waar *P. australe* een gewone verschijning is, en op Spitsbergen. *P. interjectum* heeft kennelijk betere vestigingsmogelijkheden in een gematigd klimaat gehad dan *P. australe*.

De karyologische verschillen tussen *P. vulgare* en *P. australe* zijn te groot om aannemelijk te maken dat de eerste zou zijn ontstaan uit de tweede door chromosom-verdubbeling. Beide soorten hebben hoogstwaarschijnlijk Europa door migratie van elders bereikt. In feite had ROTHMALER (16) deze drie taxa reeds in 1929 onderscheiden. Hij beschouwde *P. australe* als een afzonderlijke soort, en onderscheidde *P. vulgare* subsp. *vulgare* en *P. vulgare* subsp. *prionodes* (Aschers.) Rothm., maar het onderscheid tussen deze taxa is niet zo duidelijk omschreven of zelfs scherp omlijnd als bij Shivas, en zijn inzichten zijn niet algemeen aanvaard, terwijl die van Shivas door veel auteurs werden overgenomen. Later geven ROTHMALER & SCHNEIDER (18) nieuwe onderscheidingskenmerken: de vorm en lengte van de kafschubben van het rhizoom en de verhouding tussen de lengten van bladschijf en -steel van de veer.

De in de sleutel van Shivas opgegeven verschillenmerken, vooral die tussen *P. vulgare* en *P. australe*, waren voor een belangrijk deel reeds bekend vóór het werk van Manton en Shivas. Op het kenmerk van de aan- of afwezigheid van parafysen, bepaalde typen van vertakte haren tussen de sporangiën, was bijvoorbeeld reeds gewezen door MARTENS (13), van de aantallen ringcellen van het sporangium door FUTO (6) en van de kleur van deze cellen door FARQUET (5). Futo beschreef nog een ander verschillenmerk, namelijk het aantal vertakkingen van de zijnerfen. Al deze kenmerken zullen wij aan een kritische beschouwing onderwerpen.

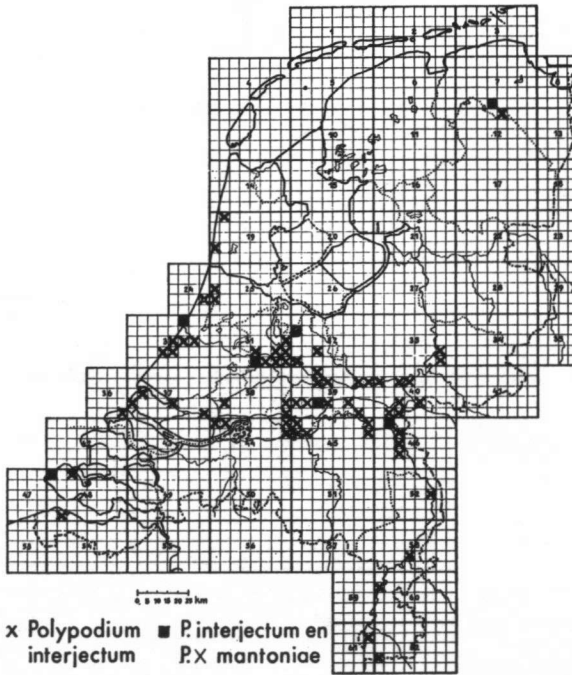


Fig. 2. Overzicht van de tot nu toe bekende vindplaatsen van *Polypodium interjectum* Shivas en *P. x mantoniae* Rothm. in Nederland.

Distribution of *Polypodium interjectum* Shivas and *P. x mantoniae* Rothm. in the Netherlands.

In Nederland komen, zoals blijkt uit onderzoek in het veld, uit cytologisch onderzoek en uit bestudering van herbariummateriaal, *P. vulgare* en *P. interjectum* voor en ook de steriele bastaard van beide is op enkele plaatsen gevonden. Deze is trouwens waarschijnlijk niet zeldzaam op gemeenschappelijke groeiplaatsen van de beide stamouders. Onder *P. interjectum* moeten onder meer de in de Flora Neerlandica (VAN OOSTSTROOM, 15) genoemde exemplaren van *P. vulgare* f. *prionodes* Aschers. gerekend worden. In Nederland is ongetwijfeld *P. vulgare* veel algemener dan *P. interjectum*. De laatste is tot nu toe voornamelijk gevonden in het Fluviatiele district en het Duindistrict (fig. 2) en het ziet er naar uit dat deze soort, zoals zoveel Nederlandse soorten met dit verspreidingsbeeld, in ons land is gemigreerd zowel langs de grote rivieren als langs de Atlantische kust (SEGAL, 19). Uit de verspreidingskaart

van *P. interjectum* in Zwitserland van VILLARET (26) blijkt dat deze soort, behalve in de stroomgebieden van de Rhône en de Ticino, waar ook *P. australe* optreedt, op vele plaatsen is gevonden in het stroomgebied van de Rijn. LENSKI (11) geeft vele vindplaatsen van *P. interjectum* in de stroomgebieden van de Rijn en de Weser. In België komt *P. interjectum*, volgens de door BECKERS (1) gegeven verspreidingskaart, voornamelijk voor in de stroomgebieden van de Maas en de Schelde en in het kustgebied. Dit zijn interessante aanwijzingen voor het goede begrip van de verspreiding van *P. interjectum* in Nederland. *P. vulgare* is in Nederland alleen zeldzaam in het Hafdistrict. In België is deze soort relatief zeldzaam in Vlaanderen. Wij zullen ons nu voornamelijk bezighouden met het onderzoek van *P. vulgare* en *P. interjectum* in Nederland en enige opmerkingen maken over de cytologie, morfologie en oecologie van beide soorten en de gegevens vergelijken met de literatuur.

Het chromosoomonderzoek leverde resultaten op die geheel overeenkomstig zijn met die van Manton en Shivas. Zowel mitotische (worteltoppen) als meiotische (jonge sporen) delingen werden onderzocht. Gevonden werden uitsluitend de volgende chromosoomgetallen (tabel 1; vgl. fig. 3):

	<i>bivalenten</i>	<i>univalenten</i>	<i>ploidie</i>	<i>fig. 3</i>
<i>P. vulgare</i>				
<i>Amerongen (2x)</i>	74	—	4n	a-b
<i>Beesd</i>	74	—	4n	c
<i>P. interjectum</i>				
<i>Nederlangbroek</i>	111	—	6n	d
<i>Overlangbroek</i>	111	—	6n	e
<i>P. x mantoniae</i>				
<i>Lage Vuursche (5x)</i>	74	37	5n	f-j

Tabel 1.

Behalve op de genoemde plaats werden steriele hybriden gevonden te Kerk-Avezaath, Domburg (Westhove) en in herbariummateriaal van Haren, Malden, Linschoten en Noordwijk.

Manton vermeldt de hybride van een Nederlandse knotwilg. De hybride is door ROTHMALER (16) *P. x mantoniae* genoemd. Het materiaal van deze hybride uit zijn herbarium (in het Herbarium Haussknecht te Jena) stamt van Mariendorf aan de Rijn, tussen Kleef en Xanten, dus niet ver van de Nederlandse grens. *P. interjectum* was in dit herbarium aanwezig van vindplaatsen in het Rijngebied bij Emmerik, Kleef en Xanten. In West-Duitsland is de hybride ook op een aantal andere plaatsen gevonden (ROTHMALER & SCHNEIDER, 18; LENSKI, 11 en MERGENTHALER & DAMBOLDT, 14), evenals in Hongarije (VIDA, 25). Beckers herkende tussen het materiaal uit België en Luxemburg geen hybriden.

Bij het Nederlandse materiaal van *P. x mantoniae* (fig. 4, e—h en k—l) was in enkele gevallen duidelijk sprake van heterosis (SEGAL, 20) en soms traden ook monstrositeiten op, bijvoorbeeld veren met een gevorkte top of gegaffelde bladsegmenten bij materiaal uit Domburg en Lage Vuursche. Reeds eerder werd erop gewezen dat monstrositeiten bij varens (en waarschijnlijk in het algemeen bij organismen) relatief vaak optreden bij hybriden (SEGAL, 21), of zeker bij gevallen van

introgressie die tot een verminderde fertiliteit leiden. In sommige gevallen lijken de hybriden meer op één der beide stamouders dan op de andere. De gelijkenis is waarschijnlijk het sterkst met de moederlijn (fig. 4, e en g). Op de plaatsen waar door ons steriele hybriden werden gevonden, was steeds sprake van „gestoorde” milieu's. In Lage Vuursche stond hij bijvoorbeeld tussen de stamouders op een beschaduwde greppelkant tussen een houtwal en een akker, en in Kerk-Avezaath op een muur met veel *Asplenium adiantum-nigrum* (!) en *A. trichomanes*, op een gedeelte dat regelmatig wordt schoongemaakt. Dergelijke gestoorde standplaatsen (de storing kan ook van natuurlijke aard zijn) zijn dikwijls geschikt voor de vestiging van hybriden en lijken van belang voor de soortvorming in veel meer gevallen (BERG & SEGAL, 3). De instabiliteit van het milieu speelt hierbij een grote rol. Op de wetenschappelijke betekenis van dergelijke milieu's is in een ander verband de aandacht gevestigd door VAN LEEUWEN (9).

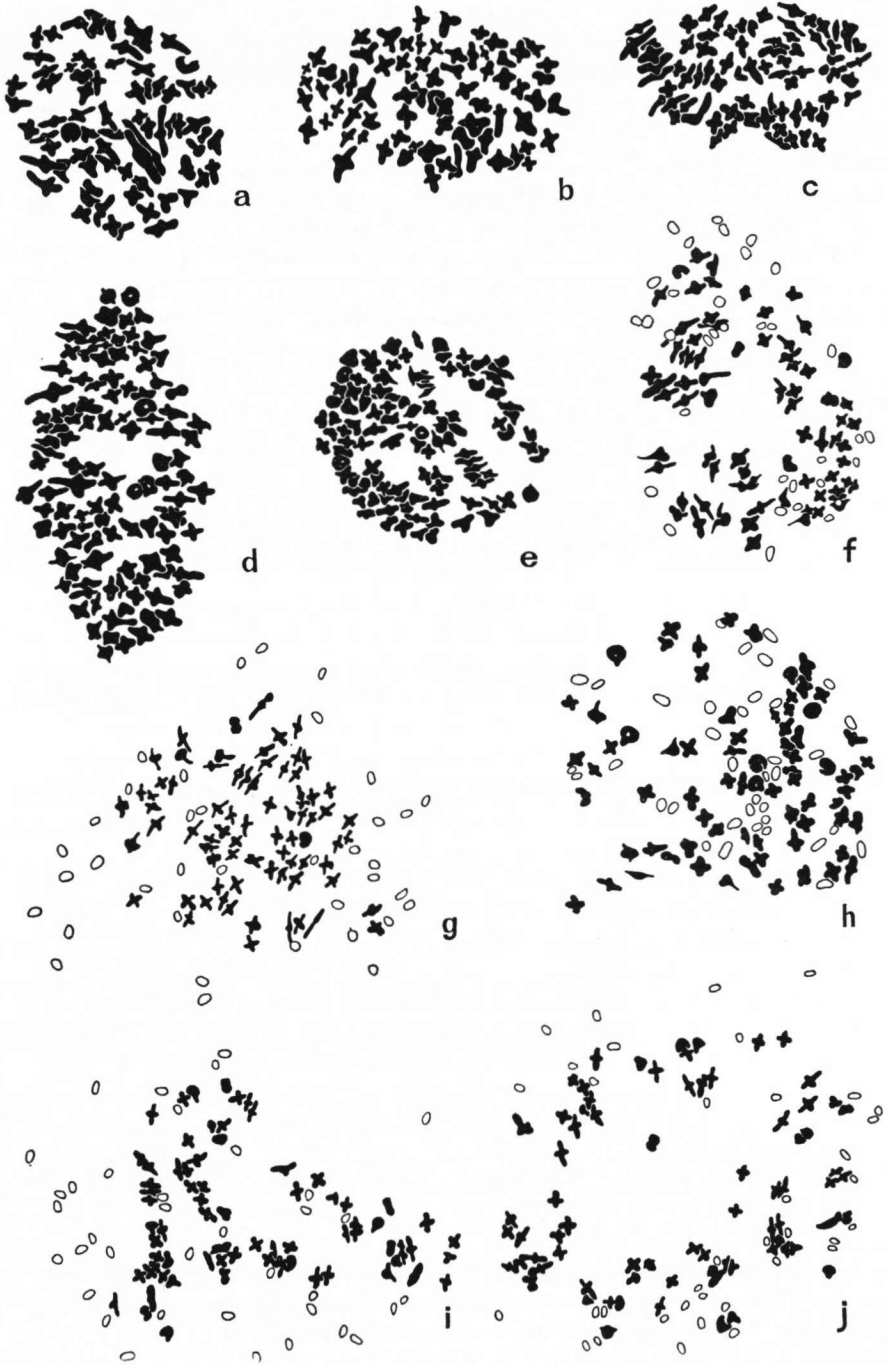
De door verschillende auteurs genoemde verschillenmerken kunnen wij slechts ten dele onderschrijven. LENSKI (11) deed een kritisch onderzoek met betrekking tot de door SHIVAS (22) en ROTHMALER & SCHNEIDER (18) gegeven kenmerken, waaruit de betrekkelijke waarde van vele kenmerken duidelijk naar voren kwam, maar onze resultaten stemmen toch slechts ten dele overeen met de hare en bovendien zijn wij geneigd aan de resultaten van statistisch onderzoek meer waarde toe te kennen dan zij doet. Veel overeenkomst bestaat tussen onze resultaten en die van BECKERS (1), die de eikvarens van België en Luxemburg onderzocht ¹⁾.

In vele gevallen is het mogelijk reeds aan de habitus *P. vulgare* (fig. 4, a en b) en *P. interjectum* (fig. 4, c en d) te onderscheiden: bij typische exemplaren zijn er verschillen in grootte, vorm en kleur. *P. interjectum* is dikwijls forser en de door Shivas gegeven verschillen in bladvorm gaan in grote trekken op. Bij *P. vulgare* is de veer vrijwel altijd in omtrek lancetvormig, met bladsegmenten die van onder af over een aanzienlijk deel van de veer nagenoeg gelijk van lengte blijven. Dat de bladen van *P. interjectum* in omtrek eirond tot driehoekig eirond zijn, gaat dikwijls op en ook zijn sommige van de bladsegmenten van het 3e tot 6e paar van onderen af dikwijls langer dan de overige, maar dat is lang niet altijd duidelijk. Volgens ROTHMALER (17) zijn de bladsegmenten bij *P. vulgare* afgerond aan de top met getande of gekartelde randen en zijn zij bij *P. interjectum* spits en aan de top lang uitgetrokken, met vaak scherp gezaagde rand. Ook dit gaat dikwijls op, maar niet altijd. Afgeronde of stompe toppen komen volgens onze ervaring voornamelijk voor bij *P. vulgare* (fig. 4, i), maar spitse bladsegmenten met gezaagde rand kunnen bij sommige vormen hiervan ook optreden. Bij *P. interjectum* is de top van de veer dikwijls langer uitgerekt en meer plotseling toegespitst dan bij *P. vulgare* (fig. 4, j). Volgens ROTHMALER &

¹⁾ Deze interessante publicatie verscheen nadat ons manuscript gereed en ingezonden was. De tekst moest nadien worden gewijzigd.

Fig. 3. Chromosoomgarnituur (meiose) bij *Polypodium vulgare* L. met 74 bivalenten (a—c), *P. interjectum* Shivas met 111 bivalenten (d—e) en *P. × mantoniae* Rothm. met 74 bivalenten en 37 univalenten (f—j). J. Meinders-Groeneveld.

Chromosome arrangement (meiosis) in *Polypodium vulgare* L. with 74 bivalents (a—c), *P. interjectum* Shivas with 111 bivalents (d—e) and *P. × mantoniae* Rothm. with 74 bivalents and 37 univalents (f—j). J. Meinders-Groeneveld.



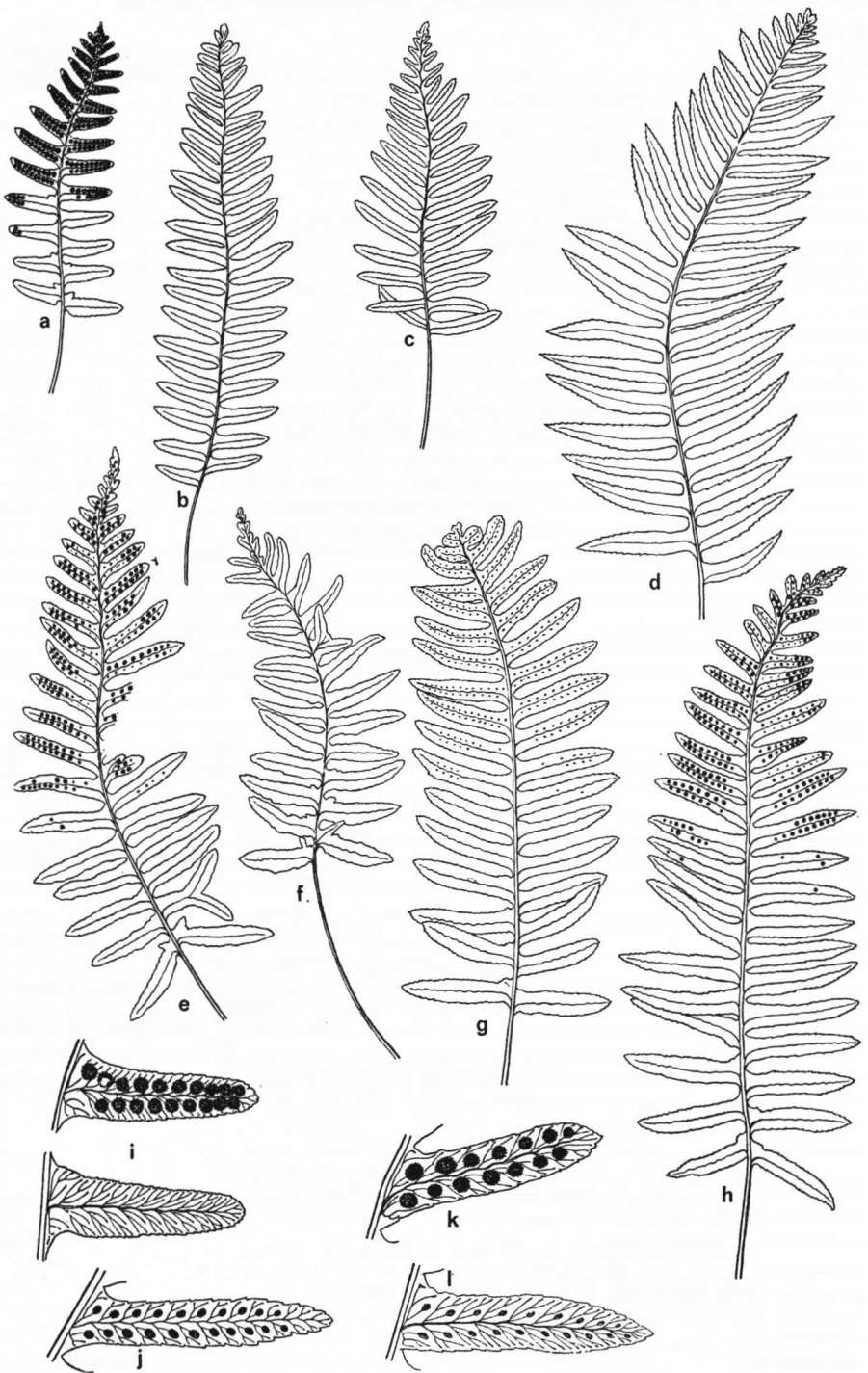
SCHNEIDER (18) zou bij *P. vulgare* de bladsteel van de veer veel korter zijn dan de bladschijf en bij *P. interjectum* ongeveer $\frac{1}{3}$ maal zo lang. Wij hebben dit niet kunnen bevestigen, ook niet aan het materiaal in Rothmalers herbarium. (In ROTHMALERS flora, 17, worden trouwens andere getallen genoemd). Ook BECKERS (1) vond ongeveer gelijke waarden voor beide soorten. De kleur van de veer is bij *P. interjectum* meestal geelachtig of grijsachtig groen, terwijl *P. vulgare* in de meeste gevallen heldergroen of donkergroen is, hetgeen waarschijnlijk het gevolg is van het feit dat deze soort vaak op meer beschutte en beschaduwde standplaatsen groeit.

Volgens FUTO (6) zou de nervatuur bruikbare kenmerken opleveren voor de onderscheiding van *P. vulgare* en *P. australe* en ook ROTHMALER & SCHNEIDER (18) leggen hierop sterk de nadruk („als Feldmerkmal besonders geeignet“). De primaire zijnerfen van de veer zouden bij *P. vulgare* 1 à 3 (—4) maal gevorkt zijn en bij *P. interjectum* meestal 3 (—4) maal. VALENTINE (24) nam dit over in de Flora Europaea. Reeds FARQUET (5), en later MARTENS (13) wezen op de onbruikbaarheid van dit kenmerk. Martens wees er terecht op dat de mate van fijnheid van de nervatuur slechts samenhangt met de grootte van de veer. Weliswaar is *P. interjectum* dikwijls forser dan *P. vulgare*, maar van beide komen zowel kleine als zeer grote exemplaren niet zelden voor. Merkwaardig is de vermelding van SHIVAS (22, 23) dat de onderste pinnae bij *P. vulgare* niet en bij *P. interjectum* wel naar voren gebogen zouden zijn. Ook dit kenmerk nam VALENTINE (24) over. Naar onze mening komt hier weinig of niets van uit (SEGAL, 20). Van beide soorten (en ook van *P. australe*) namen we veelvuldig vormen waar met nagenoeg vlakke veren en andere met veren met naar voren gebogen pinnae, zowel in Nederland als in Engeland, Duitsland, Oostenrijk, Zwitserland, Frankrijk en België. Het al of niet naar voren gebogen zijn van de onderste pinnae hangt voornamelijk af van de dichtheid van de populatie (of de vegetatie). Staan de veren dicht opeen, dan zijn tenminste de onderste bladsegmenten naar voren gebogen, en als ze zeer dicht opeen staan soms zelfs de meeste segmenten, zodat de beide bladhelften dan met elkaar een scherpe hoek maken.

Bij het onderzoek bleek dat alleen bij *P. interjectum* de sori dicht bij de rand dan bij de middennerf geplaatst kunnen zijn. Bij *P. vulgare* liggen zij meestal dicht bij de middennerf, maar dat geldt in sommige gevallen ook voor *P. interjectum*. Een ligging ongeveer midden tussen de rand en de middennerf komt bij beide soorten vrij vaak voor. De sori zijn, volgens FARQUET (5), bij *P. vulgare* meestal groter dan bij *P. interjectum*. Dat is ook onze ervaring. De vorm van de jonge sori is karakteristiek; deze is bij *P. interjectum* meestal elliptisch tot eirond en bij *P. vulgare* meestal

Fig. 4. *Polypodium vulgare* L.: Oosterend-Terschelling (a), Veenklooster (b); *P. interjectum* Shivas: Nederlangbroek (c), Beesd (d); *P. × mantoniae* Rothm.: Lage Vuursche, met gegaffelde bladsegmenten, vermoedelijk *P. vulgare* ♀ × *P. interjectum* ♂ (e), Domburg, met gegaffeld bladsegment (f), Domburg, vermoedelijk *P. interjectum* ♀ × *P. vulgare* ♂ (g), Lage Vuursche (h). Bladsegment van *Polypodium vulgare*: van blad a (i); van *P. interjectum*: van blad c (j); van *P. × mantoniae*: van blad e (k), van blad g (l).

Polypodium vulgare L.: Oosterend-Terschelling (a), Veenklooster (b); *P. interjectum* Shivas: Nederlangbroek (c), Beesd (d); *P. × mantoniae* Rothm.: Lage Vuursche, with bifurcate leaf segments, presumably *P. vulgare* ♀ × *P. interjectum* ♂ (e), Domburg, with bifurcate leaf segment (f), Domburg, presumably *P. interjectum* ♀ × *P. vulgare* ♂ (g), Lage Vuursche (h). Leaf segments of *Polypodium vulgare*: from leaf a (i); of *P. interjectum*: from leaf c (j); of *P. × mantoniae*: from leaf e (k), from leaf g (l).



cirkelrond (maar ook wel eens breed elliptisch). Ook is er een vrij duidelijk kleurverschil als gevolg van de kleur van de verdikte annuluscellen der sporangia, die de kleur van de open sori (indusia ontbreken) bepalen. De rijpe sori van *P. vulgare* zijn meestal donkerder gekleurd dan die van *P. interjectum*, een roodachtig bruin, terwijl de kleur bij *P. interjectum* meer oker- tot ietwat oranjekeurig is. Tussen de uitersten bestaan echter alle overgangen die denkbaar zijn, maar zulke overgangen zijn relatief gering in aantal. Overigens is de kleur afhankelijk van het ontwikkelingsstadium der sporangia; daarom mogen alleen rijpe sori vergeleken worden. Dat LENSKI (11) aan de kleur geen diagnostische waarde toekent, is misschien hieraan te wijten. De kleur is zelfs een kenmerk dat gebruikt kan worden om de hybride te onderkennen; de rijpe sori hiervan worden niet donkerbruin, maar blijven licht grijsbruin.

BENOIT (2) noemt als verschillenmerk de grootte van de buurcellen der huidmondjes; deze zijn volgens hem bij *P. vulgare* 43—58(—61) μ en bij *P. interjectum* 58—71(—73) μ . Ook mat hij verschillen in de breedte van de annulus. Deze bedraagt resp. (60—)67—75(—80) μ en (72—)76—86(—88) μ . De sporangia van *P. interjectum* zijn dikker dan die van *P. vulgare*, zoals ook BECKERS (1) constateerde. Dit hangt samen met de verschillen in grootte der sporen. Op de verschillen in het aantal cellen van de annulus wees reeds FUTO (6) en op de verschillen in grootte en kleur van deze cellen FARQUET (5). In de literatuur worden de volgende aantallen annuluscellen per sporangium genoemd (tabel 2):

	Futo(4) Farquet(3)	Shivas(20)	Rothmaler & Schneider(16)	Rothm(15)	Valentine (22)	Lenski(9)	Beckers(1)
<i>P. vulgare</i>	10-16	10-14(-17), gem. 12	(9) 10-13(-15)	11-16	10-15(20)	(3-)11-15(-20)	(9-) 11-15(-17), gem. 12-13
<i>P. interjectum</i>	-	6-10, gem. 9	(8) 9-11(-12)	9-12	7-10	(3-)6-13(-17)	(4-) 5-11(-13), gem. 7 & 9

Tabel 2:

Eigen onderzoek gaf resultaten die het meest overeenkomen met die van Shivas en Beckers (vgl. fig. 6, c), maar bij *P. vulgare* werden soms ook hogere aantallen gevonden, tot 23 toe. Deze hogere waarden bleken bij ons materiaal iets vaker op te treden dan bij dat van Shivas. De hogere waarden van Rothmaler bij *P. interjectum* zijn waarschijnlijk het gevolg van een te gering aantal waarnemingen. Lenski vond een aanzienlijk grotere mate van overlapping in dit kenmerk. Dit kunnen wij niet verklaren. Zij beschreef een nieuw verschillenmerk dat vrijwel constant zou zijn, namelijk de vorm en het aantal van de „basaalcellen” van het sporangium, dat zijn de onverdikte cellen gelegen tussen de annulus en de steel van het sporangium. Bij *P. interjectum* zijn dit er 2—4 en bij *P. vulgare* meestal 1 (zelden 2), welke kleiner is dan die bij *P. interjectum*. Te verwachten is dat dit kenmerk samenhangt met het aantal ringcellen, zodat het verwonderlijk is dat Lenski hierin zoveel minder duidelijke verschillen ziet. Dit verschillenmerk wordt ook beschreven door BECKERS (1). De basaalcel bij *P. vulgare* is volgens hem ongeveer even groot als de ringcel, of kleiner als er twee basaalcellen zijn. De afstand van de sporangiumsteel tot de annulus bedraagt (0—)20—28(—33) μ en bij *P. interjectum* (45—)60—150(—165) μ . Martens wees op het voorkomen van parafysen tussen de sporangiën bij *P. australe*, terwijl deze bij *P. vulgare* zouden ontbreken. Parafysen zijn vertakte haren met opgezwollen

kliercellen aan het einde der vertakkingen, die enigszins donker zijn gekleurd door een tannine-achtige stof. Volgens SHIVAS (22) zouden deze karakteristiek zijn voor *P. australe* en dus ook ontbreken bij *P. interjectum*. Parafysen zijn door ons echter ook waargenomen bij *P. interjectum* (verg. SEGAL, 20) en eveneens door LENSKI (10, 11). Ze zijn echter lang niet altijd te vinden en veel minder sterk ontwikkeld dan bij *P. australe* d.w.z. ze zijn veel kleiner en weinig vertakt. Soms bestaan ze uit slechts een gering aantal cellen. Deze parafysen doen enigszins denken aan die in de jonge sori van *P. australe* (fig. 5). VALENTINE (24) gebruikt het al of niet voorkomen van parafysen in de sleutel van de Flora Europaea ter onderscheiding van *P. australe* en de beide andere soorten en dat is niet geheel terecht. Jammer genoeg is het tweede sleutelkenmerk dat hij noemt, de vorm van de kafschubben, ook niet goed bruikbaar. SHIVAS (22) hecht veel waarde aan de grootte der sporen als diagnostisch kenmerk. Zij mat de lengte der sporen en vond de volgende waarden, die wij vergelijken met het Nederlandse materiaal (tabel 3):

		<i>sporenlengte in μ</i>	
		<i>Shivas</i>	<i>eigen onderzoek</i>
<i>P. vulgare</i>	<i>minimum</i>	45	45
	<i>maximum</i>	81	88
	<i>gemiddelde</i>	61	62
<i>P. interjectum</i>	<i>minimum</i>	63	60
	<i>maximum</i>	99	100
	<i>gemiddelde</i>	79	75

Tabel 3.

		<i>sporenbreedte in μ</i>
<i>P. vulgare</i>	<i>minimum</i>	27
	<i>maximum</i>	60
	<i>gemiddelde</i>	40
<i>P. interjectum</i>	<i>minimum</i>	35
	<i>maximum</i>	70
	<i>gemiddelde</i>	50

Tabel 4.

De resultaten van BECKERS (1) stemmen goed overeen met die van ons, maar de spreiding is bij het onderzochte Nederlandse materiaal aanzienlijk groter. De sculptuur van de sporen is, volgens Beckers, bij *P. vulgare* minder duidelijk dan bij *P. interjectum*. Frekwentiehogrammen van de sporenlengten en -breedten zijn uitgezet in fig. 6, a en b. In het Nederlandse materiaal werden steeds 20 sporen per preparaat onderzocht. Op deze wijze had ook het talrijke materiaal van andere kenmerken biometrisch.

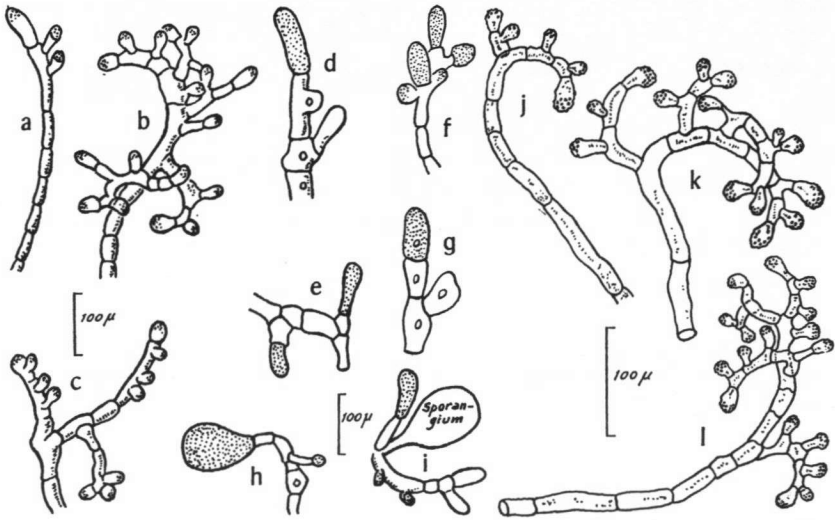


Fig. 5. Parafysen van *Polypodium interjectum* (a—i); van *P. australe* Fée (naar Martens) (j—l)
Paraphyses of *Polypodium interjectum* (a—i); of *P. australe* Fée (after Martens) (j—l).

verwerkt kunnen worden, maar dat valt buiten het kader van dit artikel. De resultaten stemmen vrij goed overeen met die van Shivas, maar de spreiding was iets groter en de toppen liggen dichter bij elkaar. Bij *P. vulgare* ligt de grootste dichtheid tussen 55 en 75 μ , bij *P. interjectum* tussen 65 en 88 μ . Het is nauwelijks een verrassing dat ook de breedte van de sporen dergelijke verschillen opleverde (tabel 4).

De sporenbreedte is door Shivas niet gemeten. De verschillen zijn mathematisch significant.

Volgens ROTHMALER (16, 17) vertonen de beide soorten verschillen in de kafschubben van het rhizoom. Deze zouden bij *P. vulgare* lancetvormig en 0,10—0,30 cm lang zijn, bij *P. interjectum* eirond, zeer breed aan de basis, en van 2 tot 5 mm lang. Volgens ROTHMALER & SCHNEIDER (18) zijn de kafschubben van het rhizoom 3—7 mm lang en lancetvormig bij *P. vulgare*, 3—6 mm lang en eirond bij *P. interjectum* en 5—11 mm lang en lijn-lancetvormig bij *P. australe*. Waarschijnlijk naar aanleiding hiervan schrijft VALENTINE (24) dat de kafschubben bij *P. vulgare* en *P. interjectum* 3—6 mm lang zijn en bij *P. australe* 5—11 mm. Wij zijn met Lenski van mening dat de lengten van de kafschubben elkaar veel meer overlappen dan beide auteurs suggereren. Bij onderzoek van veel materiaal blijkt inderdaad dat ze bij *P. interjectum* iets groter zijn (meestal 4—5 mm) dan bij *P. vulgare* (meestal omstreeks 4 mm). Overigens is dit kenmerk in veel gevallen niet te hanteren, omdat de kafschubben zeer kwetsbaar zijn. In herbariummateriaal zijn ze, zo al rhizomen zijn verzameld, dikwijls afgebroken.

Verschillen in periodiciteit hebben wij ook geconstateerd. Bij *P. vulgare* zijn de sporen gewoonlijk iets vroeger in de zomer rijp dan bij *P. interjectum*.

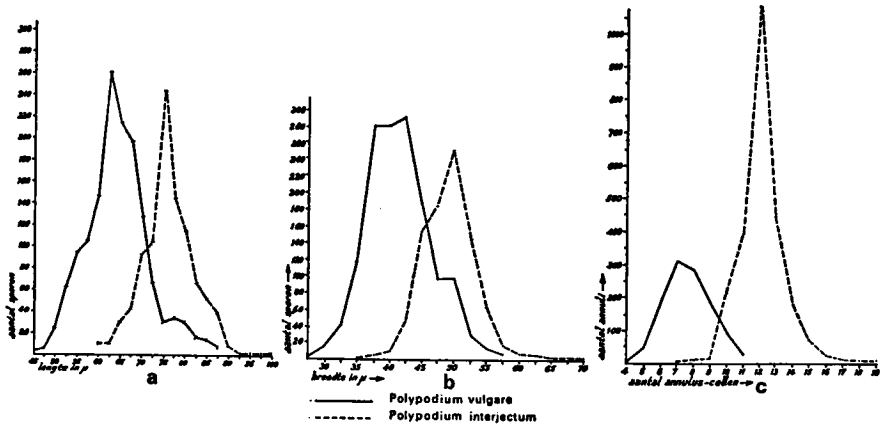


Fig. 6. Frekwentiehogrammen van de lengte (a) en de breedte (b) van de sporen en van het aantal annuluscellen (c) van Nederlandse exemplaren van *Polypodium vulgare* L. en *P. interjectum* Shivas.

Frequency histograms of the lengths (a) and breadths (b) of the spores and the number of indurated sporangium cells (c) of Dutch specimens of *Polypodium vulgare* L. and *P. interjectum* Shivas.

BECKERS (1) kon, met statistische methoden, twee „subpopulaties” binnen *P. interjectum* onderscheiden, welke verschillen in een aantal kwantitatieve sporangium- en sporekenmerken. Zo zou bij subpopulatie 1 het aantal annuluscellen gemiddeld 7 en bij subpopulatie 2 gemiddeld 9 bedragen en de sporen zouden gemiddeld resp. 66—74 μ en 76—84 μ lang zijn. Onze gegevens van het Nederlandse materiaal geven voor geen der kenmerken aanleiding tot tweetoppigheid in de frekwentiekurven.

Uit dit alles moge wel duidelijk zijn geworden dat *P. vulgare* en *P. interjectum* weliswaar in een groot aantal kenmerken verschillen, maar dat vrijwel alle kenmerken overlappen. In de weinige gevallen dat men er met morfologische kenmerken niet uit kan komen en niet met een hybride te doen heeft, moet het cytologisch onderzoek uitkomst bieden. Dit zal slechts zelden noodzakelijk zijn. Maar wel dient men bij de determinatie een syndroom van kenmerken te beschouwen. Dit betekent dat men een determinatiesleutel met weinig diagnostische kenmerken moet wantrouwen.

Waarschijnlijk is *P. interjectum* een „jonge” soort. De enorme variabiliteit van *P. vulgare* is ook van betekenis voor het begrip van de vormenrijkdom van *P. interjectum*. Of de laatste een mono- of polyfyletische oorsprong heeft, is nog niet duidelijk. Voor vele jonge soorten geldt, dat de variabiliteit groot is en de onderscheiding van verwante soorten moeilijk kan zijn (vergelijk bij voorbeeld soorten van het geslacht *Dactylorhiza*), zodat men i.h.a. niet mag volstaan met determinatie op weinig kenmerken. Het proces van de speciatie is immers nog in volle gang.

Tenslotte enige opmerkingen over de oecologie van beide soorten. In vele flora's wordt vermeld dat *P. australe* kalkminnend is, *P. vulgare* daarentegen kalkmijdend (b.v. HEGI, 7; ROTHMALER, 16, 17). Het eerste is waarschijnlijk waar, het tweede echter in genedele. Het *Polypodium serrati* is een gemeenschap, die in Zuid-Europa inder-

daad voornamelijk voorkomt op beschutte, humeuze, vaak steile kalkrotshellingen, in het bijzonder indien deze op het noorden zijn geëxponeerd. VILLARET (26) vermeldt ook een vondst van *P. australe* in een knotwilg (*Salix alba*) in Zwitserland, en de soort is verder vrij algemeen op oude, ongeveer op het noorden geëxponeerde kalkmuren in Zuid-Europa en zeldzaam op overeenkomstige standplaatsen in het eu-atlantische deel van West-Europa. Vegetatievormend, zoals in het Polypodium *serrati* van de rotshellingen, is de soort daar vrijwel nooit. *P. vulgare* kennen we in Nederland vooral van bossen op zandgrond (o.m. *Querco-Betuletum*), van groeiplaatsen tussen het kreupelhout, vooral in eikenhakhout, van duinvegetaties, b.v. zeer fraai in het Polypodio-Empetretum van de Waddeneilanden, van houtwallen en greppels, van de kanten van holle wegen, van groeiplaatsen tussen boomstronken, in boomspleten, op knotbomen, en ook van muren en elders van rotsen. Deze soort groeit inderdaad dikwijls in een kalkarm milieu, maar dat is geen vaste regel. De groeiplaatsen langs holle wegen in Zuid-Limburg en, nog extremer, de talrijke groeiplaatsen op oude muren die met kalkspecie zijn gevoegd, en trouwens ook het hier en daar voorkomen van de soort in spletten van kalkrotsen, in Zuid-Europa niet zelden tezamen met *P. australe*, wijst erop dat *P. vulgare* in elk geval niet kalkmijdend kan zijn (of dat dit hoogstens geldt voor eventuele oecotypen). Een der mooist ontwikkelde *P. vulgare*-vegetaties is die van muurkronen, zoals die weleens in Nederland, maar veel algemener tenminste in België, Noord- en Midden-Frankrijk, West-Duitsland en Zuid-Engeland voorkomen. In al deze gevallen blijkt ook *P. vulgare* een duidelijke voorkeur te hebben voor op het noorden geëxponeerde standplaatsen. (Dit kan natuurlijk ook NO of NW of, althans in Nederland, O of eventueel W zijn. In elk geval komt de soort vrijwel niet voor op de op het zuiden geëxponeerde standplaatsen, tenzij die beschut en beschaduwd zijn). *P. vulgare* groeit graag op enigszins humeus substraat en treedt dus zelden als pionier op.

Van *P. interjectum* kennen we momenteel in Nederland groeiplaatsen van struwelen in de kalkrijke duinen en bossen van de binnenduinstrand, van greppels, holle wegen, muren en bomen (vooral knotwilgen), en buiten Nederland ook van rotsen, rotsige boshellingen en hout- en steenwallen. Dit zou erop kunnen wijzen dat deze soort in het algemeen iets hogere eisen stelt aan de voedselrijkdom van het substraat dan *P. vulgare* en misschien moet ook de humusontwikkeling in een wat verder gevorderd stadium zijn. Veel gegevens zijn ons hierover nog niet bekend. Het aantal ons ter beschikking staande gegevens betreffende substraat en gewasanalysen is thans nog te gering om conclusies te rechtvaardigen.

Wel willen we nog even ingaan op het voorkomen van *P. interjectum* op knotwilgen. Op vele plaatsen in het gebied van de grote rivieren en hun zijtakken zijn *Salix alba*-knotwilgen met een goed ontwikkelde epifyten-vegetatie van hogere planten een gewoon verschijnsel. Dikwijls vinden we daarbij de eikvaren, en in het merendeel der gevallen hebben we te doen met *P. interjectum*, soms echter met beide soorten. Merkwaardigerwijs komen sommige plantesoorten, in combinatie met *P. interjectum*, juist betrekkelijk vaak voor op knotwilgen. Dit betreft in de eerste plaats *Solanum dulcamara*, welke gevonden werd op 49 van de 79 onderzochte knotwilgen met eikvaren, op 10 plaatsen in Nederland, en voor *Galeopsis tetrahit* (op 45 van de bomen), en *Poa trivialis* (op 33 van de bomen). Hierop volgen *Chamaenerion angustifolium* (= *Epilobium angustifolium*) (op 18), *Sambucus nigra* (op 16), *Valeriana*

officinalis (op 15), *Symphytum officinale* (op 13), *Urtica dioica* (op 12), *Stellaria media* en *Dactylis glomerata* (op 10), *Rubus idaeus* (op 9), *Angelica sylvestris* en *Galium aparine* (op 8), *Polypodium vulgare* en *Angelica sylvestris* (op 7), *Geranium robertianum* en *Holcus mollis* (op 6 van de bomen) en voorts 22 andere soorten met lagere presentie. Deze waarnemingen werden gedaan te Nederlangbroek, Overlangbroek en Amerongen (Utrecht), Duiven, Culemborg, Beesd, ten zuiden van Asperen, bij Herwijnen en Gameren (Gelderland) en bij St. Agatha (N.-Brabant). Opvallend is het aandeel van de nitrofiële soorten en van soorten die ook in aan het Filipendulion verwante „Hochstauden“-vegetaties met een goed ontwikkelde humuslaag voorkomen.

Waarschijnlijk speelt hierbij niet alleen de ingewaaide humus een rol, maar ook het nestelen van vogels en vogelbemesting. De vogels zullen wel mede verantwoordelijk zijn voor de vestiging van planten als *Solanum dulcamara*, *Sambucus nigra*, *Rubus*-soorten en andere bessendragende struiken zoals *Sorbus aucuparia*, *Viburnum opulus* en *Ribes uva-crispi*. Het is denkbaar dat de nitrificatie van het milieu een gunstige factor is voor de vestiging van *Polypodium interjectum* en dat de beschutting door ruwe humus en afgestorven loof 's winters tegen koude eveneens gunstig werkt. Een diepgaander oecologisch onderzoek is hier nog geboden.

Literatuur

1. B. BECKERS, Bijdrage tot de biosystematiek van *Polypodium* L. in België en het Groothertogdom Luxemburg. Bull. Jard. Bot. État Bruxelles 36, 1966, p. 353—382.
2. P. M. BENOIT, Some recent work in Wales on the *Polypodium vulgare* aggregate. Brit. Fern Gaz. 9, 1966, p. 277—282.
3. C. C. BERG & S. SEGAL, De pinksterbloem in Nederland. Gorteria 3, 1966, p. 77—86.
4. J. BRAUN-BLANQUET, Pflanzensoziologie, ed. 3. Wien, 1964.
5. P. FARQUET, Matériaux pour servir à la connaissance du *Polypodium vulgare* et de ses sous-espèces. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 42, 1933, p. 484—506.
6. M. FUTO, *Polypodium vulgare* L. and *P. vulgare* subsp. *serratum* Willd. Hedwigia 44, 1904—5, p. 106—111.
7. G. HEGI, Illustrierte Flora von Mittel-Europa, Bd. I, ed. 2. München, 1935.
8. J. HOLUB, Miscellanea ad floram Českoslovacam pertinentia (1—17). Acta Horti Bot. Prag. 1963, p. 47—59.
9. CHR. G. VAN LEEUWEN, Het verband tussen natuurlijke en anthropogene landschapsvormen, bezien vanuit de betrekkingen in grensmilieus. Gorteria 2, 1965, p. 93—105.
10. I. LENSKI, Nachweis von Paraphysentragenden Polypodien in Deutschland. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 75, 1962, p. 189—192.
11. —, Merkmalsprüfung an den europäischen Zytotypen von *Polypodium vulgare* L. s. lat. Flora 154, 1964, p. 245—266.
12. I. MANTON, Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta. Cambridge, 1951.
13. P. MARTENS, Les paraphyses de *Polypodium vulgare* et de la sous-espèce *serratum*. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 82, 1950, p. 225—262.
14. O. MERGENTHALER & J. DAMBOLDT, Die bayerischen Tüpfelfarne. Ber. Bayer. Bot. Ges. 35, 1962, p. 85—86.
15. S. J. VAN OOSTSTROOM, Polypodiaceae, in Flora Neerlandica, Pteridophyta, Gymnospermae, 1948, p. 39—75.
16. W. ROTHMALER, Die Pteridophyten Thüringens. Mitt. Thüring. Bot. Ges. 42, 1929, p. 484—506.
17. —, Exkursionsflora von Deutschland. Kritischer Ergänzungsband, Gefäßpflanzen, Berlin, 1963 (p. 9).
18. — & U. SCHNEIDER, Die Gattung *Polypodium* in Europa. Die Kulturpflanze, Beih. 3, 1962, p. 234—248.

19. S. SEGAL, De floristiek van oude muren. *Gorteria* 1, 1962, p. 71—74.
20. —, Mededelingen over kritische varens in Nederland. Samenvatting voordr. *Comm. Florist. Onderz. Ned. v. d. Kon. Ned. Bot. Ver.*, 1962. Stencil.
21. —, Pteridologische aantekeningen, 2. *Dryopteris tavelii* in Nederland. *Gorteria* 1, 1963, p. 121—128.
22. M. G. SHIVAS, Contributions to the cytology and taxonomy of species of *Polypodium* in Europe and America. I. Cytology. II. Taxonomy. *Journ. Linn. Soc. London, Bot.* 58, 1961, p. 13—25; 27—38.
23. —, The *Polypodium vulgare* complex. *Brit. Fern Gaz.* 9, 1962, p. 65—70.
24. D. H. VALENTINE, Polypodiaceae, in T. G. Tutin, c.s. (red.), *Flora Europaea*, I. Lycopodiaceae to Platanaceae, Cambridge, 1964 (p. 23).
25. G. VIDA, The biosystematics of the Hungarian *Polypodium vulgare* s.l. *Acta Bot. Sci. Hung. Suppl.* 5, 1963, p. 323—331.
26. P. VILLARET, Le *Polypodium vulgare* L. ssp. *serratum* (Willd.) Christ en Suisse. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.* 67, 1960, p. 323—331.
27. E. C. WALLACE, Plant records. *Proc. Bot. Soc. Brit. Isles* 5, 1964, p. 234—240.

Summary

Pteridological Notes, 3

The genus *Polypodium* in the Netherlands

Both *Polypodium vulgare* L. (sensu stricto) and *P. interjectum* Shivas occur in the Netherlands. Most of the differential characters reported in the literature overlap one another rather broadly, so that it is often necessary to use a 'syndrome' of characters for the naming of individual specimens. The results obtained by the present authors do not correspond with those of SHIVAS (22), ROTHMALER & SCHNEIDER (18), or LENSKI (11) in every respect. The two forms appear to differ in the following features:

P. vulgare: Frond lanceolate in outline with the lower pairs of pinnae approximately of equal length along a considerable portion of the frond blade, and the apical part often gradually attenuate. Pinnae with a rounded, obtuse or occasionally acute apex and hardly incised to dentate or serrate margins. Colour of foliage bright or dark green, rarely greyish-green. Sori usually situated closer to the midrib than to the margin or approximately half-way between them. Immature sori orbicular, rarely broadly elliptic, frequently reddish brown. Number of indurated annulus cells 10—15 (—23), mean number 12 per sporangium, about 70 μ broad; number of basal cells 1 (sometimes 2); these cells relatively small. Paraphyses absent. Spores (45—) 55—75(—88) μ long and 27—60 μ broad, upon the average 62 by 40 μ . Scales of the ramentum of the rhizome usually somewhat smaller than those of *P. interjectum* (but fragile in both species and hence in herbarium specimens not so completely preserved as to provide a reliable diagnostic character). As a rule spores maturing earlier than those of *P. interjectum*. Chromosome number: $n=74$ or $2n=148$.

P. interjectum: Frond narrowly ovate to triangular-ovate in outline, with some of the lower pairs of pinnae distinctly longer than the more distal ones, and frequently

rather abruptly narrowed into a long-attenuate apex. Pinnae with acuminate apex and usually serrate margins. Colour of foliage nearly always greyish-green. Sori usually closer to the margin than to the midrib, occasionally half-way between them, frequently somewhat smaller than those of *P. vulgare*. Immature sori elliptic, usually ochreous, more or less suffused with orange, in colour. Number of indurated annulus cells 6—11 (mean number 9), about 80 μ broad, number of basal cells 2—4; these cells relatively large. Paraphyses absent or sometimes small, unbranched or only somewhat branched paraphyses present. Spores (60—)65—88(—100) μ long and 35—70 μ broad, upon the average 75 by 50 μ . Scales of ramentum of rhizome upon the whole somewhat longer and broader than those of *P. vulgare*. Spores usually maturing 2 to 4 weeks later than those of *P. vulgare*. Chromosome number: $n=111$ or $2n=222$.

Supposed differences in the ratio between the lengths of the frond petiole and the frond blade, in the degree of branching of the leaf veins, and in the position of the lowermost pinnae in respect of the plane of the frond blade, do not hold.

The sterile hybrid, *P. × mantoniae* Rothm., was recorded in several localities. In a few cases it was found growing among the parent species in habitats disturbed by human activities. Such habitats seem to be particularly suitable for the settlement of hybrid specimens and thus provide a site for possible introgression. In some instances heterosis was manifest and monstrosities were also encountered. In our opinion morphological malformations are of a relatively more frequent occurrence among hybrids or among forms with reduced fertility due to introgression.

P. vulgare is often found in more acid environments but is not calcifugous. It also occurs on calcareous rocks and limestone walls (or walls built with lime mortar).

P. interjectum presumably has somewhat higher requirements as far as the degree of trophism is concerned. In the Netherlands it occasionally grows on pollard willows (*Salix alba*), in a characteristic combination of species including, e.g. *Solanum dulcamara*, *Galeopsis tetrahit*, and *Poa trivialis*, and with a strikingly high proportion of berry-producing shrubs, birds being most probably responsible for the high nitrogen content of this particular habitat which can be deduced from the presence of a considerable number of nitrophilous species.

P. vulgare is common throughout a large part of the Netherlands, whereas *P. interjectum* is chiefly found in the calcareous dunes and in the fluvial district of the lower regions of the rivers Rhine and Meuse.