

Pteridologische aantekeningen, 4

De bastaarden van het *Dryopteris spinulosa*-complex in Nederland

door

S. SEGAL

(Hugo de Vries-laboratorium, Amsterdam)

Tot het zogenaamde *Dryopteris spinulosa*-complex worden tegenwoordig in Europa zeven soorten gerekend, waarvan er drie in Nederland voorkomen, namelijk de kamvaren, *Dryopteris cristata* (L.) A. Gray, de smalle stekelvaren, *D. carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs [syn. onder meer *D. spinulosa* (O. F. Müller) Watt in oudere flora's] en de brede stekelvaren, *D. dilatata* (Hoffm.) A. Gray [syn. onder meer *D. austriaca* (Jacq.) Woyнар ex Sch. et Thell.]. De smalle en brede stekelvaren werden in veel Europese flora's lange tijd als ondersoorten van één soort opgevat, bijvoorbeeld als *D. austriaca* subsp. *spinulosa* en subsp. *dilatata* (syn. subsp. *austriaca*). Vrij recent is *D. dilatata* opgesplitst in twee soorten, de tetraploide *D. dilatata* sensu stricto en de diploide *D. assimilis* S. Walker, die in Noord-Europa en in het bergland van West- en Midden-Europa optreedt en niet in Nederland is te verwachten. Een andere recent beschreven soort is *D. maderensis* Alston van Madeira. Tot de vanouds bekende Europese soorten behoren dan verder de alpiene *D. villarii* (Bell.) Woyнар en de atlantische *D. aemula* (Ait.) O. Kuntze.

De drie Nederlandse soorten zijn gemakkelijk van elkaar te onderscheiden. De Flora Neerlandica (VAN OOSTSTROOM, 1948) geeft een goed overzicht van de kenmerken waarop enkele aanvullingen van ondergeschikt belang mogelijk zijn. Ook het voorkomen van de twee bastaarden, *D. carthusiana* × *D. cristata* en *D. carthusiana* × *D. dilatata* wordt in deze flora van enkele vindplaatsen vermeld. Laatstgenoemde hybride is naar de bekende Nederlandse florist A. de Wever genoemd, oorspronkelijk door Johan Jansen als *Aspidium* × *deweveri* (JANSEN, 1932) en later gecorrigeerd door Jansen en Wachter: *D.* × *deweveri* (Joh. Jansen) J. & W. De hybride was reeds in 1913 beschreven door ROSENDAHL (1913).

Theoretisch zou men een derde bastaard kunnen verwachten: *D. cristata* × *D. dilatata*. Het voorkomen van deze kruising is echter onwaarschijnlijk, omdat de beide soorten te sterk van elkaar verschillen.

Alle drie de Nederlandse soorten zijn tetraploid, met chromosoomgetallen $2n = 164$ (MANTON, 1951; en daarna verschillende andere onderzoekers, onder wie WALKER, 1955 en BRITTON, 1961). Daarbij is gebleken dat *D. cristata* en *D.*

De sporen van de stamouders verschillen vrij aanzienlijk (verg. CRANE, 1960). Omdat over deze kenmerken in de Nederlandse flora's niets wordt gezegd, volgt hier een korte beschrijving. Sporen van *Dryopteris* hebben meestal drie min of meer duidelijke lijsten op het perisporium, twee op het bovenzvlak dicht bij elkaar en één aan de basis. Daarnaast kunnen grote uitstulpingen en stekels voorkomen. De sporen van de kamvaren zijn groter dan die van de stekelvarens. Bij de kamvaren is de gemiddelde breedte ongeveer 48 μ , en de gemiddelde hoogte 32 μ , bij de stekelvarens zijn deze waarden respectievelijk 43 μ en 27 μ . Bij *D. cristata* zijn de sporen van vele kleine afgeronde uitstulpingen voorzien en met vele scherpe stekels bezet. De sporen van *D. dilatata* hebben bredere lijsten dan die van *D. carthusiana* en kleinere en scherpere stekels (respectievelijk 2 μ en 1 μ lang).

Een andere aanwijzing dat men met hybriden te doen zou kunnen hebben, heeft men als men afwijkende bladvormen aantreft. Monstruositeiten bij varens komen relatief veel voor bij hybriden (SEGAL, 1963; MEINDERS-GROENEVELD & SEGAL, 1967). De meest opvallende monstruositeiten zijn vertakkingen van de bladsteel, van de bladtop of van de bladslippen. Vormen met een gevorkte bladsteel en twee goed ontwikkelde bladschijven komen relatief zelden voor. Een andere vrij dikwijls optredende afwijking is onregelmatigheid in de grootte der bladsegmenten. Segmenten van de 1e of 2e orde zijn dan onregelmatig lang of kort, of soms bijna ontbrekend (fig. 1 en 2).

Meestal gaat dit gepaard met onregelmatigheden van de bladrand, deze lijkt vaak min of meer uitgevreten en is dikwijls onregelmatig getand. Zulke vormen zijn bij verschillende taxa beschreven als monstr. *erosa*, bijvoorbeeld bij *D. carthusiana* en *D. × deweveri* en ook bij *D. filix-mas*¹⁾. Het type-exemplaar van *D. × weveri* in het Rijksherbarium (uit Hatert) vertoont deze afwijking ook.

Het is waarschijnlijk, dat enkele in de Flora Neerlandica vermelde monstruositeiten van de normale soorten in werkelijkheid hybriden betreffen. Dit is niet voor alle materiaal met zekerheid vast te stellen, omdat een aantal bladen geen sporen dragen. Een exemplaar in het Rijksherbarium van *D. carthusiana* gedetermineerd als monstr. *erosa* van het Haagse Bos is zeker *D. × deweveri*. Dit geldt ook voor een exemplaar van *D. dilatata* monstr. *duplex* van Zeeland (in Noord-Brabant; als *D. austriaca* monstr. *geminata*).

Er is nog een kenmerk waardoor hybriden dikwijls in het veld te onderscheiden zijn van de stamouders, namelijk door de vaak onregelmatige plaatsing van de bladstelen aan de top van de wortelstok. Bij *Dryopteris*-soorten staan de bladen in een spiraal ingeplant aan de top van een wortelstok en zij vormen tezamen een rozet. Dit rozet is bij hybriden dikwijls „slordig”. Het is misschien wel aardig op de groeiwijze van dit rozet even in te gaan, omdat het hierbij gaat om een kenmerk dat niet duidelijk in de Nederlandse flora's is vermeld en dat mogelijkheden geeft voor herkenning van de soorten in alle jaargetijden, ook in de winter.

¹⁾ Het zou aanbevelenswaardig zijn monstruositeiten bij varens aan te duiden met een algeme. nomenclatuur voor alle soorten, zoals dat gebruikelijk is bij Carices. Auteursnamen en synoniemen worden dan overbodig. Vormen met een gevorkte bladsteel en twee goed ontwikkelde bladschijve waren bijvoorbeeld aan te duiden als monstr. *duplex*, vormen met een gegaffelde top als monstr. *furcata*, vormen met één of meer gegaffelde segmenten (meestal van de 1e orde) als monstr. *bifida* e vormen met segmenten die onregelmatig van grootte zijn als monstr. *erosa*.



Fig. 1. Segmenten 1e orde van a: *Dryopteris cristata* (L.) A. Gray (Weerribben); b—c: *D. × uliginosa* Kuntze ex Druce (Weerribben); d: *D. carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs (Weerribben); e: *D. × deweveri* (Joh. Jansen) J. & W. monstr. *erosa* (Type-exemplaar van Hatert); f: *D. dilatata* (Hoffm.) A. Gray (Plasmolen).

De wortelstok van *D. cristata* kan zowel horizontaal als verticaal groeien, die van *D. carthusiana* groeit meestal ongeveer horizontaal, die van *D. dilatata* vrijwel altijd verticaal. Het bladrozet van laatstgenoemde soort is hierdoor symmetrisch, van de andere soorten min of meer asymmetrisch. Overigens is 's winters *D. dilatata* ook te onderscheiden door de donkerder bruin gekleurde jonge spruiten.

Tenslotte kunnen de hybriden opvallen door abnormale grootte: hybrid vigour (heterosis).

Naast deze kenmerken van hybriden wijzen allerlei kenmerken, die min of meer intermediair zijn tussen die van de stamouders, op hybridisatie, maar men moet steeds verdacht zijn op de grote variabiliteit van de soorten. De variabiliteit van de hybriden is hierdoor ook groot.

Behalve in VAN OOSTSTROOM (1948) vinden we vrij uitvoerige beschrijvingen van *D. × uliginosa* en *D. × deweveri* bij SORSA & WIDÉN (1968). JANSEN (1932) en MANTON (1951) geven beschrijvingen van laatstgenoemde hybride. We kunnen op

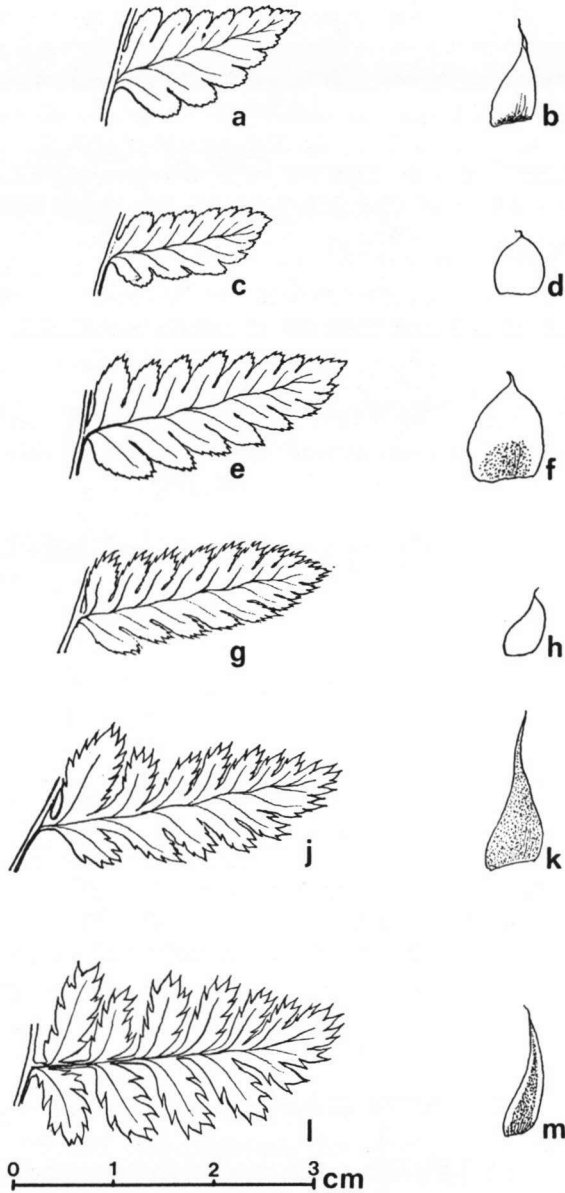


Fig. 2. Segmenten 2e orde en kafschubben van a—b: *Dryopteris cristata* (L.) A. Gray (Weerribben); c—f: *D. × uliginosa* Kuntze ex Druce (Weerribben); g—h: *D. carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs (Weerribben); j—k: *D. × deweveri* (Joh. Jansen) J. & W. monstr. *erosa* (Type-exemplaar van Hatert); l—m: *D. dilatata* (Hoffm.) A. Gray (Plasmolen).

grond van de literatuurgegevens en eigen waarnemingen de hybriden als volgt beschrijven:

Dryopteris carthusiana × *D. cristata* = *D. × uliginosa* Kuntze ex Druce

Wortelstok horizontaal of min of meer opstijgend. Bladrozet veelal onregelmatig aconcentrisch en slordig. Bladen in vorm ongeveer intermediair tussen de stamouders, meestal 2 maal geveerd. Bovenste segmenten 1e orde dikwijls gedraaid ten opzichte van het bladvlak en schuin naar boven gericht als bij *D. cristata*. Onderste segmenten 1e orde meestal ongelijkzijdig driehoekig met langere basale segmenten 2e orde dan bij *D. cristata*. Tanden spitsler dan bij *D. cristata*. Meestal 10—20 paar segmenten 1e orde per bladschijf (gemiddeld minder dan bij *D. carthusiana*) en gemiddeld 7—10 paar segmenten 2e orde aan de onderste pinnae¹⁾ (gemiddeld meer dan bij *D. cristata* en minder dan bij *D. carthusiana*). De basale segmenten 2e orde zijn doorgaans met een klein deel van de basis aangehecht aan de zijnerf (bij *D. cristata* zijn ze met de gehele basis aangehecht, bij *D. carthusiana* met versmalde voet of soms kort gesteeld). Kafscheiben in vorm ongeveer intermediair tussen de stamouders, met een wat donkerder gekleurd deel in het midden aan de basis, maar onduidelijker en kleiner dan bij *D. cristata*. Sorilichtgekleurd, veelal strogeel, met sporangiën meestal met weinig verdikte annuluscellen en met geaborteerde sporen.

Dryopteris carthusiana × *D. dilatata* = *D. × deweveri* (Joh. Jansen) J. & W.

Wortelstok meestal min of meer opstijgend, bovengronds dicht met schubben bedekt, ongeveer als bij *D. dilatata* (bij *D. carthusiana* weinig of geen schubben). Bladrozet meestal onregelmatig aconcentrisch en slordig. Bladen in vorm ongeveer intermediair tussen de stamouders, onderaan 2 tot 3 maal geveerd, met weinig achterover gebogen of vlakke top, meestal smaller dan bij *D. dilatata* en iets lichter van kleur, met ongeveer vlakke segmenten (bij *D. dilatata* randen vaak naar achteren gebogen). Het onderste basale segment 2e orde van de onderste pinnae meestal korter dan de helft van de pinnae (bij *D. carthusiana* ongeveer even lang of iets langer dan de helft). Bladsteel en onderzijde van het blad dikwijls met korte gesteelde klieren (als bij *D. dilatata*). Kafscheiben vaak ten dele ongeveer eenkleurig (als bij *D. carthusiana*) en ten dele zwak verdonkerd in het midden (meestal zwakker dan bij *D. dilatata*). Indusiën dikwijls met klierharen langs de rand, als bij *D. dilatata*. Sorilichtgekleurd, veelal strogeel, met sporangiën meestal met weinig verdikte annuluscellen en met geaborteerde sporen.

Het bleek in een aantal gevallen mogelijk vormen te onderscheiden die meer op één van de beide stamouders leken dan op de andere. Vooral bij *D. × uliginosa* zijn er vormen te onderscheiden die nu eens meer lijken op *D. cristata*, dan weer op *D. carthusiana*. Maar soms vindt men zulke verschillende bladen aan één plant.

Dryopteris × uliginosa wordt in de Flora Neerlandica vermeld van 4 vindplaatsen, alle in West-Nederland: aan de Die tussen Limmen en Akersloot, bij Jisp, bij Noordwijkerhout en bij Maasdam. In het Rijksherbarium ligt ook een exemplaar van Plasmolen. Een exemplaar in het Rijksherbarium onder de naam *D. spinulosa*, verzameld in 1857 door Van der Sande Lacoste in Oud-Diemen, is

¹⁾ Pinna = segment 1e orde.

volgens mij ook *D. × uliginosa* (dit exemplaar heeft geen sporen). Door mij werd deze hybride verder gevonden in Nieuwkoop, in het Naardermeer, bij Tienhoven, in de Lindevallei bij Wolvega, op een zevental plaatsen in het plassengebied van Noordwest-Overijssel (De Wieden en De Weerribben), in Ommen en in Meppen.

In al deze gevallen werd *D. × uliginosa* gevonden in verwaarloosde veenmosrietlanden of in veenmosvegetaties tussen de stamouders, met soorten als *Sphagnum palustre*, *S. subnitens* en *S. apiculatum*. Zulke vegetaties zijn beschreven als Pallavicinio-Sphagnetum Meltzer in WESTHOFF & DEN HELD (1969) en als Dryopterideteto-Sphagnetum door SEGAL (1966). Ik trof de soort steeds aan in situaties waar sprake was van plotselinge veranderingen in het beheer of van sterke veranderingen in het milieu over kleine afstanden. Die beheersveranderingen betroffen vooral branden, veenmos trekken, opslag van hooi of riet en ophouden van rietsnijden. Steile en min of meer onnatuurlijke milieugradiënten betroffen plaatsen met invloed van kunstmest (langs legakkers in veengebieden) of bemesting door vogels (meeuwenkolonies).

DE WEVER (1932) vermeldde het voorkomen van *D. × uliginosa* in het Gangelterbruch op een plaats die ontwaterd was en waar kalk was gestrooid.

Dryopteris × uliginosa is stellig geen algemene verschijning en komt lang niet altijd voor op plaatsen waar de stamouders beide staan. De opmerking in de Engelse flora van CLAPHAM c.s. (1962): „usually to be found where *Dryopteris cristata* occurs”, lijkt mij bepaald onjuist. *D. cristata* is in verschillende andere vegetatietypen aan te treffen, waarin *D. × uliginosa* waarschijnlijk niet of zelden voorkomt. Vermoedelijk is de kans op succes bij het zoeken naar deze kruising vooral groot op plaatsen met een sterke storingsinvloed (vergelijk MEINDERS-GROENEVELD & SEGAL, 1967). Ook in Engeland en Polen werd *D. × uliginosa* op dergelijke standplaatsen gevonden.

Dryopteris × deweveri is een veel algemenere verschijning dan *D. × uliginosa* en op veel plaatsen te verwachten waar de stamouders beide voorkomen (SEGAL, 1962). Wel schijnt ook deze vorm een zekere voorkeur te vertonen voor plaatsen met een storingsinvloed. De Flora Neerlandica vermeldt hem van Hatert en Malden. Ik trof *D. × deweveri* aan op een aantal plaatsen in elzenbossen in de veengebieden van West-Nederland, Friesland en Noordwest-Overijssel, maar ook op Terschelling (tussen Hoorn en Oosterend) en in een dennenbos in Bilthoven. In elzenbos waren het dikwijls plaatsen die gedraineerd waren of plaatsen met een sterke invloed van vogelbemesting op relatief voedselarm veen, zoals in kooibossen. Dit zijn elzenbossen van een speciaal type met veel varens, waarin ook *Dryopteris filix-mas* en *Athyrium filix-femina* kunnen optreden (in een vroeger rapport aangeduid als Dryopteris-Alnetum. Ook WALKER (1955) noemt standplaatsen die geleidelijk ontwaterd worden. Maar stellig is *D. × deweveri* te verwachten in vele milieutypen, waar ik niet heb gekeken.

Literatuur

- BALLARD, F., 1960. The correct name for the hybrid *Dryopteris cristata × spinulosa*. Am. Fern J. 50, p. 105—106.
BRITTON, D., 1961. The problems of variation in North American *Dryopteris*. Am. Fern J. 51, p. 23—30.

- CLAPHAM, A. R., T. G. TUTIN & E. F. WARBURG, 1962. Flora of the British Isles, 2nd ed. Cambridge.
- CRANE, F. W., 1960. A key to American Dryopteris species based on characters of the perispore. Am. Fern. J. 50, p. 270—275.
- JANSEN, J. 1932. *Aspidium spinulosum* Sw. Ned. Kruidk. Arch. 42 p. 289—300.
- KLOOS, A. W., 1934. Aanwinsten van de Nederlandse flora 1933, no. 2, *Dryopteris uliginosum* Newm. Ned. Kruidk. Arch. 44, p. 110—111.
- MANTON, I., 1951. Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta. Cambridge.
- MEINDERS-GROENEVELD, J. & S. SEGAL, 1967. Pteridologische aantekeningen, 3. De eikvaren (*Polypodium vulgare* L. sensu lato) in Nederland. Gorteria 3, p. 183—199.
- OOSTSTROOM, S. J. VAN, 1948. Polypodiaceae. In: Flora Neerlandica I, p. 39—75.
- ROSENDAHL, H. V., 1913. Bidrag till Sveriges ormbunksflora II. Svensk Bot. Tidskrift 7, p. 276—297.
- ROTHMALER, W. et al., 1963. Exkursionsflora von Deutschland, IV. Kritischer Ergänzungsband Gefäßpflanzen. Berlin.
- SEGAL, S., 1962. Mededelingen over kritische varens in Nederland. Samenvatting voordr. Comm. Florist. Ond. Ned. van de Kon. Ned. Bot. Ver. Stencil.
- , 1963. Pteridologische aantekeningen, 2. *Dryopteris tavellii* in Nederland. Gorteria 1, p. 121—128.
- , 1966. Ecological studies of peat-bog vegetation in the north-western part of the province of Overijssel. Wentia 15, p. 109—141.
- SORSA, V. & C.-J. WIDÉN, 1968. The *Dryopteris spinulosa* complex in Finland. A cytological and chromatographic study of some hybrids. Hereditas 60, p. 273—293.
- WALKER, S., 1955. Cytogenic studies in the *Dryopteris spinulosa* complex, I. *Watsonia* 3, p. 193—208.
- WESTHOFF, V. & A. J. DEN HELD, 1969. Plantengemeenschappen in Nederland. Zutphen.
- WEVER, A. DE, 1932. *Aspidium spinulosum* × *cristatum*. Natuurhist. Maandbl. Limburg 18, p. 114—115.

Summary

Hybrids of the *Dryopteris spinulosa* complex in the Netherlands

Dryopteris × *uliginosa* Kuntze ex Druce (= *D. carthusiana* × *D. cristata*) and *D.* × *deweverti* (Joh. Jansen) J. & W. (= *D. carthusiana* × *D. dilatata*) have been recorded from several places in the Netherlands.

Fern hybrids, generally speaking, can be recognised by the absence of indurated annulus cells (magnifying glass) and by the presence of abortive spores. Often hybrids tend to show, apart from intermediate characters, monstrosities in leaf shape (especially bifurcations), irregular growth of the crown of leaves sprouting from the rhizome, and hybrid vigour. The diagnostic characters of the hybrids are enumerated. Main characters in *D.* × *uliginosa* are: the connection of the basal leaf segments of the 2nd order, which are usually attached with a small part of the blade to a lateral vein; and the presence of a small, dark-centred part at the base of the scale.

D. × *deweverti* can be recognised by scales which are partly pale brown and partly show a dark-centred part (usually not so dark as in *D. dilatata*).

Both hybrids were often found in habitats disturbed by human activities or with considerable environmental changes over short distances. *D.* × *uliginosa* was found in habitats with *Sphagnum* species, *D.* × *deweverti* in drained woodlands or in elder carr strongly influenced by birds.