# Pteridologische aantekeningen, 2
# Dryopteris tavelii in Nederland

door

SAM SEGAL
(Hugo de Vries-laboratorium, Amsterdam)

Van *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott komen in Europa verwante vormen voor die tegenwoordig door de meeste floristen als zelfstandige soorten worden opgevat, te weten: *D. abbreviata* (Lamk. et DC.) Newm. en *D. borreri* Newm. Van *D. abbreviata* ligt het verspreidingsgebied voornamelijk in Zuid-Europa, met een uitloper langs de Atlantische kust tot in Zuid-Engeland en Ierland. *D. borreri* is thans in de meeste landen van West- en Midden-Europa bekend en komt ook, zij het zeldzaam, voor in België en Luxemburg (REICHLING, 10; LAWALRÉE, 5). In veel flora's is deze soort opgenomen onder de naam *D. paleacea* (Sw.) Hand.-Mazz. of als *D. paleacea* (Sw.) C. Chr.

Oorspronkelijk meende men dat *D. borreri*, evenals *D. filix-mas*, zeer vormenrijk zou zijn (VON TAVEL, 13; ROTHMALER 11), doch later kwam men tot het inzicht dat de zogenaamde variabiliteit van *D. borreri* voornamelijk is toe te schrijven aan de hybride van *D. borreri* en *D. filix-mas* (ROTHMALER, 12), welke de naam *D.* × *tavelii* Rothm. ontving.

*D. filix-mas* wordt in de botanische handboeken bijna altijd als hèt voorbeeld gebruikt voor de behandeling van de normale generatiewisseling bij de varens, en inderdaad is zulk een voortplantingscyclus bij de mannetjesvaren regel. Anders is het echter bij *D. borreri*, waar de voortplanting normaliter berust op apogamie.

Een apogame soort kan ook bastaarderen met een soort met normale generatiewisseling. En blijkbaar zijn *D. borreri* en *D. filix-mas* nauw verwant, de hybride treedt tenminste veelvuldig op. *D.* × *tavelii* is in vele gebieden van Europa veel algemener dan *D. borreri*. In België en Luxemburg zijn bij voorbeeld slechts enkele vindplaatsen bekend van *D. borreri*, maar vele tientallen van *D.* × *tavelii*.

Merkwaardig is nu dat, althans volgens de beschrijvingen in de literatuur, bij *D.* × *tavelii* de kenmerken van *D. borreri* duidelijk overheersen; vele kenmerken van *D. borreri* blijken dus dominant t.o.v. kenmerken van *D. filix-mas*. Dit is ook gebleken bij de kunstmatig tot stand gebrachte hybride (DOEPP, 1).

Als we het materiaal van *D.* × *tavelii* in het Rijksherbarium onderzoeken, blijken daarbij echter wel degelijk vormen voor te komen die in verhoudingsgewijs vele opzichten meer doen denken aan *D. filix-mas* dan aan *D. borreri*. We moeten hierbij rekening houden met eventuele verkeerde determinaties. Toch blijkt het mogelijk reeksen samen te stellen waarbij alle mogelijke overgangen van *D. borreri* naar *D. filix-mas* zijn aan te wijzen. Het is dan bijna een kwestie van smaak waar men de grens moet trekken. De meest critische botanici zullen het materiaal alleen dan als *D.* × *tavelii* willen beschouwen als relatief veel *D. borreri*-kenmerken domineren, als de apogamie kan worden aangetoond of de chromosoomgetallen kunnen worden bepaald. We vinden echter in het herbarium determinaties door botanici van naam als *D.* × *tavelii* van planten met relatief weinig *D. borreri*-kenmerken. Overigens is het niet uitgesloten dat apogamie ook zou kunnen optreden bij *D. filix-mas s.s.*, wat uit een waarneming van een plant in cultuur zou kunnen volgen (MANTON & WALKER, 6).

Indien verschillende vormen van *D.* × *tavelii* erfelijk constant zijn, en gezien de apogamie is er alle reden dit aan te nemen, is het noodzakelijk ons te bezinnen op het soortsbegrip. Men zou namelijk alle vormen als „kleine soorten" kunnen opvatten. Dit zou echter waarschijnlijk stuiten op onoverkomelijke praktische bezwaren; de onderscheiding zou niet meer mogelijk zijn met normaal morfologisch onderzoek. In elk geval gedraagt *D.* × *tavelii* zich als een afzonderlijke „soort" door de apogamie, en is het daarom niet noodzakelijk deze als hybride aan te duiden, wat dan ook hierna niet meer gebeurt. Uiteraard is de soort wel door hybridisatie ontstaan, en wel meer dan eens, vermoedelijk zelfs dikwijls.

Het meest volledige overzicht van de belangrijkste verschilkenmerken der besproken taxa geeft GAETZI (2). Deze zijn in onderstaand overzicht aangevuld met andere in de literatuur vermelde kenmerken, vooral van DOEPP (1), KNABEN (3) en REICHLING (10), en met enkele kenmerken die in de literatuur niet zijn vermeld.

*D. filix-mas* (L.) Schott (*fig.* 1, *a—b*).

B l a d e n langwerpig tot lancetvormig, aan beide uiteinden geleidelijk versmald, zacht, niet winterhard, aan de bovenzijde lichtgroen en dof, aan de onderzijde lichtgroen, zonder donkere vlek bij het aanhechtingspunt van de zijnerven aan de rachis; s e g m e n t e n 1 e o r d e (pinnae) scheef aangehecht, de onderste meestal alternerend, met het vlak van het blad een hoek van ten hoogste 30° vormend; b l a d s l i p p e n (pinnulae) naar de top versmald, afgerond, gezaagd tot gekarteld, met meestal convergerende zijranden; de basale slippen duidelijk langer dan de volgende; n e r v a t u u r onduidelijk, weinig doorschijnend, groen, meestal meer-

voudig gevorkt, met gebogen vertakkingen, onder zwak gootvormige inzinkingen van de bladslippen.

Kafschubben vrij veel op de steel en weinig tot vrij veel op de rachis, eirond tot lancetvormig, spits, strokleurig tot lichtbruin, op de zijnerven weinig kleine of ontbrekend.

Indusiën zacht, vrijwel vlak schotelvormig, bij rijpheid ineenschrompelend en uiteenvallend.

Sporen gewoonlijk normaal, met geringe verschillen in grootte.

Prothallium ongeveer niervormig, teer, alleen op de uiterste randen of op uitstekende cellen met eencellige papillen; epidermis-cellen relatief groot (lengte sluitcellen gem. > 60 μ); archegoniën aanwezig.

Voortplanting sexueel, wellicht zelden apogaam.

Chromosoomgetal van de sporophyt 164 (4n), van de gametophyt 82 (2n).

Eerste kiemblad weinig ingesneden, zeer eenvoudig van bouw.

*D. borreri* Newm. (*fig.* 1, *i*).

Bladen langwerpig tot breed lancetvormig, aan de top plotseling versmald met lange, uitgerekte spits, stevig tot leerachtig, winterhard, aan de bovenzijde donkergroen en glanzend, aan de onderzijde grijsgroen, met een zwarte vlek bij het aanhechtingspunt van de zijnerven aan de rachis; segmenten 1e orde (pinnae) loodrecht afstaand, de onderste meestal tegenoverstaand, met het vlak van het blad een hoek van ca. 45° vormend, meestal zeer dicht opeen, bij drogen elkaar soms overlappend; bladslippen (pinnulae) aan de top meestal plotseling scheef afgeknot of afgerond, vrijwel gaaf of zwak getand, met meestal evenwijdige en dikwijls naar achteren gebogen zijranden; de basale slippen evenwijdig aan de rachis en even lang als de volgende, de overige iets naar buiten gebogen, met brede basis zittend; nervatuur duidelijk afstekend, doorschijnend, kleurloos, meestal éénmaal gevorkt met vrijwel rechte en evenwijdige vertakkingen, gedeeltelijk onder diep gootvormige inzinkingen van de bladslippen.

Kafschubben zeer veel op de steel en de rachis, smal lancetvormig, geleidelijk haarvormig uitgetrokken, roodbruin tot bruinzwart, en weinige tot vrij veel kleine op de zijnerven aan de achterzijde van het blad.

Indusiën vrij stevig, met onder de sporangiën omgebogen rand, bij rijpheid de vorm behoudend en tenslotte inscheurend tegenover de aanhechtingsplaats.

Sporen ten dele groot, ten dele klein, ten dele abnormaal of mislukt.

Prothallium ongeveer niervormig tot veelhoekig, vrij stevig, op randen en bovenzijde met één- of meercellige haren; epidermis-cellen relatief klein (lengte sluitcellen gem. < 40 μ); archegoniën afwezig.

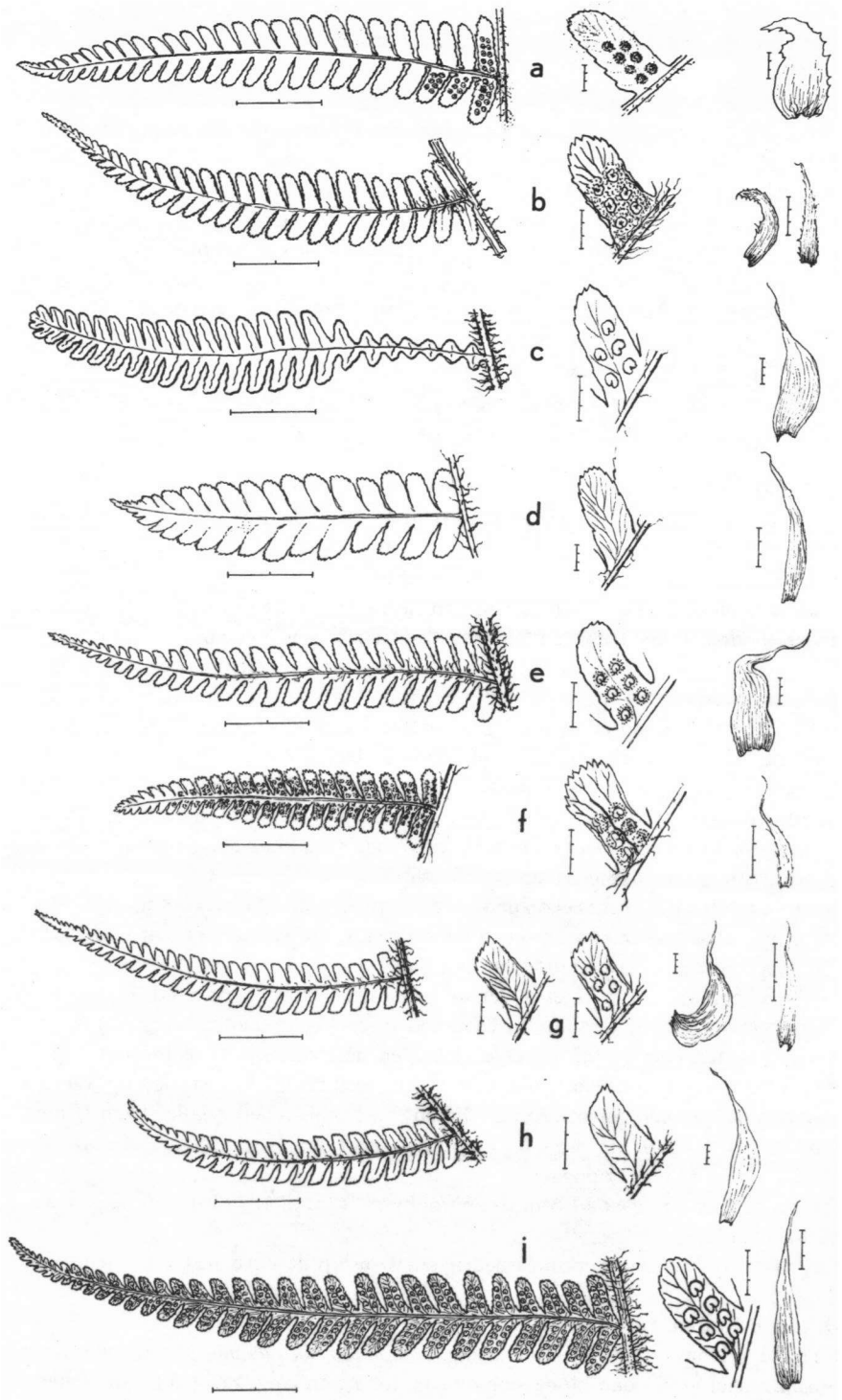
Voortplanting apogaam.

Chromosoomgetal van de sporophyt 82 (2n) of 123 (3n), van de gametophyt 82 of 123.

Eerste kiemblad sterk ingesneden, enigszins op de normale bladen gelijkend.

*D. tavelii* Rothm. (*fig.* 1, *c—h*).

Bladen langwerpig tot lancetvormig, *aan de top dikwijls min of meer plotseling versmald*, veelal *groter* dan bij de stamouders, tot 1,5 m lang, zacht tot min of meer


a
b
c
d
e
f
g
h
i

leerachtig, winterhard, aan de bovenzijde meestal donkergroen en *glanzend*, aan de onderzijde meestal *grijsgroen*, gewoonlijk met *een donkere tot zwarte vlek* bij het aanhechtingspunt van de zijnerven aan de rachis; segmenten 1e orde (pinnae) meestal loodrecht afstaand, de onderste meestal ongeveer tegenoverstaand, met het vlak van het blad een hoek van *30°—45°* vormend, dikwijls dicht opeen; bladslippen (pinnulae) aan de top gewoonlijk stomp afgerond, vrijwel gaaf tot zwak getand, met *meestal evenwijdige* en veelal naar achteren gebogen *zijranden*; *de basale slippen* evenwijdig aan de rachis en *meestal even lang als of weinig langer dan de volgende*, de overige dikwijls iets naar buiten gebogen; nervatuur *meestal tamelijk duidelijk, enigszins doorschijnend*, meestal meervoudig gevorkt met weinig gebogen vertakkingen, dikwijls gedeeltelijk onder ondiep tot diep gootvormige inzinkingen van de bladslippen.

Kafschubben veel tot zeer veel op de steel en de rachis, lancetvormig, spits, *oranjebruin tot donkerbruin*, en dikwijls enkele kleine op de zijnerven aan de achterzijde van het blad.

Indusiën vrij zacht tot vrij stevig, *met onder de sporangiën omgebogen rand, bij rijpheid naar boven terugbuigend en daarna ongeveer hun vorm behoudend.*

Sporen voor zover kiemkrachtig, gewoonlijk groot, *groter* dan bij de voorgaande soorten, daarnaast vele kleine en ook abnormale of mislukte.

Prothallium: vorm enz. niet met zekerheid bekend; epidermis-cellen relatief groot (lengte sluitcellen 50—60 μ); archegoniën afwezig.

Voortplanting apogaam.

Chromosoomgetal van de sporophyt 164 (4n) of 205 (5n), van de gametophyt 164 of 205.

Eerste kiemblad sterk gedeeld, enigszins op de normale bladen gelijkend.

In bovenstaand overzicht zijn bij *D. tavelii* die kenmerken cursief gedrukt, die m.i. in de eerste plaats doorslaggevend zijn voor het onderscheid met *D. filix-mas*. Het is wel waarschijnlijk dat een aantal der onder *D. tavelii* genoemde kenmerken in werkelijkheid sterker overgangen kunnen vertonen in de richting van *D. filix-mas* (fig. 1, c—e).

Veel van de genoemde kenmerken zijn aan het herbariummateriaal niet meer te controleren. De meest zekere determinatie geschiedt aan de hand van vers materiaal. De zwarte of donkere vlek bij het aanhechtingspunt van de zijnerven aan de rachis is bijvoorbeeld na ongeveer een maand in het herbarium verdwenen. Dikwijls kan men een donkere vlek hier nog waarnemen door ter plaatse de opperhuid met een naald weg te krassen.

*D. borreri* wordt voor Nederland vermeld door VAN OOSTSTROOM (7). Het betreft hier een eenmalige vondst op het landgoed Het Loo bij Apeldoorn, waarvan in

Fig. 1. Bladsegmenten 1e orde, bladslippen en kafschubben van a: *Dryopteris filix-mas*, Staelduin, leg. Kern, 1938; b: *id.*, Vaals, leg. De Wever, 1929; c: *D. tavelii*, Winterswijk, leg. Van Ooststroom, 1949; d: *id.*, Moniat (België), leg. De Langhe, 1956; e: *id.*, St. Job-in-'t Goor (België), leg. De Ruyver, 1955; f: *id.*, Geulem, leg. De Wever, 1929; g: *id.*, Apeldoorn, leg. Kok Ankersmit, 1874; h: *id.*, Krapoel, leg. Segal, 1961; i: *D. borreri*, Cranou (Bretagne), leg. Segal, 1962. De schaal bij de bladsegmenten 1e orde geeft cm, die bij de bladslippen en kafschubben mm aan.

het Rijksherbarium verscheidene bladen aanwezig zijn, alle verzameld door H. J. Kok Ankersmit in 1874 (fig. 1, g). Volgens de auteur zou het hier vermoedelijk een verwilderde sierplant betreffen. Deze veronderstelling lag voor de hand omdat geen andere exemplaren van *D. borreri* in het Nederlandse herbariummateriaal konden worden herkend, *D. borreri* en *D. tavelii* toentertijd (1948) nog niet uit België en Luxemburg bekend waren en omdat *D. borreri* (evenals *D. tavelii* en *D. filix-mas*) nogal eens in tuinen gekweekt wordt. LAWALRÉE (4) determineerde deze planten echter als *D. tavelii*, terecht, en merkte op dat het hier wellicht autochthoon materiaal betrof. Het is wel duidelijk dat voor het optreden van *D. tavelii* het voorkomen ter plaatse van *D. borreri* volstrekt geen voorwaarde hoeft te zijn, zoals sommige auteurs betogen. *D. tavelii* is, vooral langs de areaalgrenzen van *D. borreri*, bepaald algemener dan de laatste, en kan blijkbaar ook optreden ver buiten die areaalgrenzen.

Tijdens een excursie in het Schweibergerbos (Zuid-Limburg) in juli 1961 vond ik enige planten die zonder twijfel kunnen worden gerekend tot *D. tavelii* (fig. 1, h). Reichling [1]) (Luxemburg) bevestigde deze determinatie. De planten groeiden in een vochtig eiken-berkenbos nabij een stroompje, tezamen met *Vaccinium myrtillus*, *Hedera helix*, *Lysimachia nemorum*, *Oxalis acetosella*, *Lonicera periclymenum*, *Dryopteris filix-mas*, *D. dilatata*, *Athyrium filix-femina* en andere soorten. Volgens REICHLING (10) komen *D. borreri* en *D. tavelii* vooral voor op zwak zure tot neutro-basische grond (pH 5,5—7,5), en zijn karakteristiek voor het Acero-Fraxinetum, een vegetatietype (of een groep van verwante typen) van steile boshellingen langs beken en rivieren. Volgens PUGH (9) ontbreekt *D. borreri* (en bedoeld is hier waarschijnlijk eveneens *D. tavelii*) in Groot-Brittannië op basische grond, en groeit deze meestal op vochtigere en schaduwrijkere standplaatsen dan *D. filix-mas*. Volgens GAETZI (2) komen *D. borreri* en *D. tavelii* voor in vochtige sparrenbossen in Zwitserland en volgens eigen waarnemingen in Frankrijk en Zuid-Duitsland ook in vochtige beukenbossen, maar toch vooral in het door Reichling beschreven milieu. In ieder geval kunnen we concluderen dat *D. borreri* en *D. tavelii* meestal voorkomen op vochtige bosgrond en dat *D. filix-mas* vermoedelijk relatief vaker is aan te treffen op meer basische grond.

Bij het doornemen van het Nederlandse materiaal uit het Rijksherbarium kwam nog een exemplaar van *D. tavelii* naar voren, verzameld te Geulem in 1929 door A. de Wever en gedetermineerd als *Aspidium filix-mas* var. *subintegra* Döll (fig. 1, f). Onderzoek van het herbarium van De Wever in het Natuurhistorisch Museum te Maastricht leverde veel meer materiaal van dezelfde vindplaats. Daarbij was een enkele veer die sterk aan *D. borreri* deed denken, maar volgens Reichling toch tot *D. tavelii* moet worden gerekend. Deze veer viel onder meer op door de kleine afmetingen en de dicht op elkaar staande pinnae en doet denken aan een door POELT (8) beschreven vorm uit Beieren die hij voor *D. borreri* houdt. Het voorkomen van *D. borreri* in Nederland is niet uitgesloten, maar gezien de grote zeldzaamheid in de nabuurlanden toch vrij onwaarschijnlijk. De Wever verzamelde het materiaal in „hellingbossen langs de Geul" en het materiaal van Het Loo werd verzameld „bij de sprengen"; in deze beide gevallen betrof het waarschijnlijk vindplaatsen met enigszins het karakter van een bronbos.

[1]) Voor zijn welwillende medewerking betuig ik Dr. L. Reichling gaarne mijn hartelijke dank.

Naast het materiaal uit Apeldoorn, Geulem en het Schweiberger bos werden nog in het herbarium exemplaren aangetroffen die vermoedelijk tot *D. filix-mas* zijn te brengen, maar enige kenmerken vertonen van *D. tavelii* (*borreri*). Merkwaardigerwijs bleek achteraf bij het beschouwen der etiketten dat dit materiaal gedeeltelijk afkomstig is van standplaatsen die overeenkomen met de bovengenoemde. Deze vormen zijn afkomstig van Arnhem (bronbos) en vindplaatsen in Zuid-Limburg: Eiserbos, Eggelerpoel bij Sittard, Ubachsberg en het Malensbos bij Vaals. Of toch niet zal blijken dat dergelijk materiaal ontstaan is uit *D. tavelii*, bij voorbeeld na bastaardering met *D. filix-mas*, blijft voorlopig een open vraag. Reichling determineerde de planten alle als *D. filix-mas*.

Een extra aantekening verdient tenslotte materiaal uit het herbarium van Van Ooststroom, verzameld te Winterswijk, in een bos ten Zuiden van de steengroeve, in 1949, dat opvalt door monstruositeiten in de bladvorm (fig. 1, c). Dit materiaal is door Lawalrée kortelings gedetermineerd als *D. tavelii*. Overigens lijken ook deze planten in vele opzichten op *D. filix-mas*. Met dit materiaal is iets merkwaardigs aan de hand: de planten zijn volkomen steriel. Het ligt m.i. voor de hand te vermoeden dat het hier gaat om een (tenminste secundaire) bastaard: *D. tavelii* × *D. filix-mas*, die niet als zodanig bekend is.

Doepp (1) geeft getallen over de kiemkracht der sporen bij de besproken soorten: *D. filix-mas* 85—95 %, *D. borreri* 73 % en *D. tavelii* 16—41 %. Het valt op dat de percentages van *D. filix-mas* en *D. borreri* in hogere mate constant zijn dan die van *D. tavelii*, van welke de kiemkracht duidelijk geringer is. Wellicht zou de variatie bij *D. tavelii* een argument kunnen zijn voor het optreden van secundaire bastaarden, en is de onderste grens in feite 0 %, namelijk bij het optreden van steriliteit zoals bij het materiaal uit Winterswijk. Het optreden van monstruositeiten bij steriele bastaarden is overigens een algemeen verschijnsel.

Voor het oplossen van de problemen rond de verwantschapsbetrekkingen van het *D. filix-mas*-complex is nog veel onderzoek noodzakelijk. Voor dit onderzoek zou ik gaarne de hulp willen inroepen van een ieder die materiaal zou willen verzamelen, liefst levende planten, uit binnen- en buitenland [1]).

[1]) Porti worden gaarne vergoed. Ook materiaal van *D. abbreviata* is welkom.

**Literatuur**


1. W. Doepp, Experimentell erzeugte Bastarde zwischen Dryopteris Filix-mas (L.) Schott und D. paleacea (Sw.) C. Chr. Planta 46, 1955, p. 70—91.
2. W. Gaetzi, Über den heutigen Stand der Dryopterisforschung. Ber. Tätigk. St. Gall. Naturw. Ges. 77, 1960, p. 1—73.
3. G. Knaben, Kromosomtall og Generasjonsveksel hos Dryopteris paleacea (Sw.) C. Chr. i Norge. Blyttia 1948 (2), p. 17—32.
4. A. Lawalrée, Notes sur diverses plantes vasculaires indigènes en Belgique. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 88, 1956, p. 49—58.
5. ——, Dryopteris borreri Newman en Belgique. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 90, 1957, p. 25—27.
6. I. Manton & S. Walker, Induced apogamy in Dryopteris dilatata (Hoffm.) A. Gray and D. filix-mas (L.) Schott emend. and its significance for the interpretation of the two species. Ann. of Bot., N.S. 18, 1954, p. 377—383.
7. S. J. van Ooststroom, Polypodiaceae, in Flora Neerlandica, Pteridophyta, Gymnospermae, 1948. p. 51—53.

8. J. Poelt, Dryopteris borreri in Bavaria. Amer. Fern Journ. 50, 1960, p. 114—117.
9. J. P. Pugh, The distribution of Dryopteris borreri Newm. in the British Isles. Watsonia 3, 1953, p. 57—65.
10. L. Reichling, Dryopteris paleacea (Sw.) Handel-Mazzetti et Dryopteris × tavelii Rothmaler au Grand-Duché de Luxembourg et en Belgique. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 86, 1953, p. 39—57.
11. W. Rothmaler, Über Dryopteris paleacea (Sw.) Hand.-Mazz. Boissiera 7, 1943, p. 166—181.
12. ——, Der Formenkreis von Dryopteris paleacea (Sw.) Hand.-Mazz. Candollea 10, 1945, p. 91—101.
13. F. von Tavel, Dryopteris borreri Newm. und ihr Formenkreis. Verhandl. Schweiz. Naturf. Ges. 118, 1937, p. 153—154.

## Summary

*Dryopteris tavelii* Rothm. (fig. 1, c—h) has been found in the Netherlands in several localities. The morphological characters are enumerated and compared with those of *D. filix-mas* (L.) Schott (fig. 1, a—b) and *D. borreri* Newm. (fig. 1, i). *D. tavelii* showing a considerable variation in its characters, the rather current opinion that all its forms resemble habitually *D. borreri* much more than *D. filix-mas*, is erroneous. The possible occurrence of secondary hybridization (*D. tavelii* ♂ × *D. filix-mas* ♀) must not be excluded. Not all forms of the hybrid-swarm reproduce apogamously, a quite sterile form, with relatively many characters of *D. filix-mas*, having been found at Winterswijk. *D. borreri* has never been recorded from the Netherlands.

*Correctie bij Pteridologische aantekeningen, 1*:

In Gorteria 1 (6), p. 58, 3e alinea, regel 8—10, leze men: Sporen van *A. ruta-muraria* zijn ongeveer 50—51 μ lang, van *A. adiantum-nigrum* (s.s.) ongeveer 44 μ en van de bastaard meestal kleiner dan 27 μ.