

Phyteuma nigrum F.W. Schmidt en P. spicatum L. in Nederland

E.J. Weeda (Stichting FLORON, p/a Rijksherbarium, Postbus 9514, 2300 RA Leiden)

Phyteuma nigrum F.W.Schmidt and P. spicatum L. in the Netherlands

Similarity and difference between *Phyteuma nigrum* and *P. spicatum* in the Netherlands have been investigated from morphological, geographical and ecological viewpoints. Data have been collected in lowland areas only (less than 50 m above sea-level). As to the morphology, 96 basal leaves from 10 populations of *P. nigrum* and 85 basal leaves from 9 populations of *P. spicatum* were sampled. (The term 'leaves' in the next sentences refers to these *basal* leaves only.) On the average, leaves of *P. nigrum* have a lower breadth/length quotient than those of *P. spicatum*, but there is a considerable overlap. Also, the leaf base of *P. nigrum* tends to be slightly less deeply cordate than that of *P. spicatum*, and truncate leaves were more frequent in the first-named taxon. But the average 'cordateness' ratios only show a small difference and a paramount overlap. Even if both features together are plotted for the investigated populations, 4 *P. nigrum* and 3 *P. spicatum* populations appear to be within the overlap range (fig. 2–5). Leaves of *P. nigrum* are normally crenate, those of *P. spicatum* are more often serrate than crenate. Incision is most often unequal – neither wholly simple nor distinctly double – in *P. nigrum*, while in *P. spicatum* doubly-serrate leaves are most common. However, none of these characteristics allows a sharp delimitation either (table 1). The corolla colour turns out to be the only feature completely distinctive between *P. nigrum* and *P. spicatum*.

From their geographical distribution it may be concluded that *P. nigrum* has arrived in the Netherlands later than *P. spicatum* (but certainly long enough ago to call it a native species). Although reaching here its NW distribution limit, the former is less rare than the latter, which extends further to the N and W. Often *P. nigrum* is considered a calcifuge mountain plant, but in the NW of its area neither qualification is correct. The few scattered localities of *P. spicatum* are situated in gaps in the distribution pattern of *P. nigrum*, with the exception of one station in Drenthe (fig. 6).

In the investigated area, both *P. nigrum* and *P. spicatum* are most often found in woodland, especially along brooks. Their ecological (dis)similarity has been investigated by means of vegetation analysis. The majority of accompanying species occur together with both *P. nigrum* and *P. spicatum*, and none of the differences in presence degree appeared to be significant (table 2). An ordination diagram (fig. 10) revealed one point of difference, however. While *P. nigrum* is repeatedly met within predominantly grassy vegetation types, only two such stations of *P. spicatum* exist.

It is concluded that of the two taxa, *P. nigrum* is better adapted to human interference. Where both species occur together, they hybridize readily. In the Netherlands, *P. spicatum* may have 'eclipsed' after the arrival of *P. nigrum*, surviving only in some areas where the latter taxon did not penetrate. As to the exceptional locality in Drenthe, where both taxa occur together, it is argued that at the beginning of the 20th century it was a piece of woodland containing only *P. spicatum*, and that after its conversion into grassland *P. nigrum* immigrated. In course of time *P. spicatum* might vanish by introgressive hybridization.

Because the corolla colour is the only consistently distinctive feature, it is suggested that the rank of subspecies is more appropriate to *P. nigrum* and *P. spicatum* than that of separate species. Therefore, for *P. nigrum* a new combination is introduced: *Phyteuma spicatum* L. subsp. *nigrum* (F.W. Schmidt) Weeda, comb. nov.

Inleiding

Het geslacht Rapunzel (*Phyteuma*) wordt in Nederland vertegenwoordigd door een tweetal taxa, de Zwartblauwe rapunzel (*P. nigrum*) en de Witte rapunzel (*P. spicatum*), waarvan de eerste in ons land zeldzaam en de tweede zeer zeldzaam is.¹ Sinds lang is de vraag in discussie of het hier om twee goed gescheiden soorten gaat.^{2,3} De bedoeling van dit artikel is, overeenkomst en verschil tussen beide zowel in morfologisch als in geografisch en oeco-

logisch opzicht na te gaan. Het veldwerk voor dit onderzoek vond in hoofdzaak plaats in de jaren 1979–1982 en beperkte zich tot laaglandgebieden (beneden 50 m zeehoogte). Weliswaar ligt een belangrijk deel van de Nederlandse groeiplaatsen van *Phyteuma nigrum* in heuvelachtige gebieden – in Zuid-Limburg en ten oosten en zuidoosten van Nijmegen – maar *P. spicatum* ontbreekt daar, zodat deze streken voor een vergelijking van beide niet in aanmerking komen. Wel zijn in het laagland enkele gebieden bezocht waar slechts één van beide soorten voorkomt (Oost-Gelderland⁴ respectievelijk Midden-Limburg). De meeste aandacht ging echter uit naar gebieden waar beide soorten aanwezig zijn: Noord-Brabant, Twente⁵ en Noord-Drenthe.

Morfologie

In de 14de druk van de Flora van Nederland werd door S.J. van Ooststroom onder *Phyteuma* de opmerking toegevoegd: “Overgangsvormen wat betreft bladvorm en insnijding van de bladrand komen voor. Of beide soorten goed gescheiden zijn, dan wel als vormen van één soort dienen te worden opgevat, moet nog nader worden onderzocht”.³ Onder zijn supervisie is het Nederlandse herbariummateriaal van de twee Rapunzels uitvoerig bestudeerd, eerst in 1954/55 door J.A.M. van der Vring en daarna in 1970/71 door M.G.C. van Staveren.⁶ Publicaties zijn uit deze onderzoeken echter niet voortgevloeid. Verder moeten Van Staverens resultaten met enige reserve worden beschouwd, omdat sommige herbarium-exemplaren die door hem tot *P. spicatum* zijn gerekend, tot *P. nigrum* blijken te behoren.

In de 19de-eeuwse Middeneuropese literatuur is heel wat discussie over de twee taxa en hun verschillen te vinden.² Sinds de verschijning van de monografie van R. Schulz⁷ wordt *P. nigrum* vrij algemeen als een goede soort naast *P. spicatum* onderscheiden. Schulz plaatst – binnen zijn sectie *Spicata* – zelfs *P. nigrum* in een andere serie dan *P. spicatum*. Dit omdat een drietal Zuideuropese soorten nauwer aan *P. spicatum* verwant worden geacht dan *P. nigrum*. In zijn evaluatie van verschillenmerken is de monograaf echter allerm minst van vooringenomenheid vrij te pleiten. In de praktijk blijken de taxa in veel kenmerken een zodanige plasticiteit te vertonen, dat de trajecten waarover ze variëren, elkaar voor een aanzienlijk deel overlappen. Herbariumexemplaren leveren voor de bestudering van zulke kenmerken een minder geschikt uitgangsmateriaal, aangezien verzamelaars dikwijls niet ‘willekeurig’ en onbevooroordeeld te werk gaan.⁸

De Flora Europaea⁹ sluit in haar behandeling van *P. spicatum* en verwanten grotendeels bij Schulz aan, zoals onder meer uit de rangschikking van de soorten blijkt. In de sleutel van het geslacht wordt belangrijke diagnostische betekenis toegekend aan de bebladering van de stengeltop. Bij *P. nigrum* zou de bladschijf van de bovenste stengelbladeren sterk gereduceerd, en het bovenste derde deel van de stengel gewoonlijk min of meer bladloos zijn. Merkwaardig is de vermelding in de Flora Europaea dat de stampers van *P. nigrum* in de regel 3 stempels zouden bezitten. Deze opvatting wordt door andere Flora’s niet gedeeld. Op het Nederlandse materiaal is zij ook zeker niet van toepassing: het normale aantal stempels bedraagt bij de hier voorkomende *P. nigrum* 2, evenals bij *P. spicatum*. Ons land wordt trouwens door de Flora Europaea buiten het areaal van *P. nigrum* gesloten! Tot welke andere soort de Nederlandse blauwbloemige Rapunzels dan wel zouden behoren, wordt echter niet duidelijk gemaakt. Noch de beschrijvingen van *P. nigrum* in diverse Middeneuropese Flora’s, noch de in het Rijksherbarium aanwezige exemplaren uit andere landen geven aanleiding te veronderstellen dat ‘onze’ Zwartblauwe rapunzel iets anders zou zijn dan de Middeneuropese *Phyteuma nigrum*.

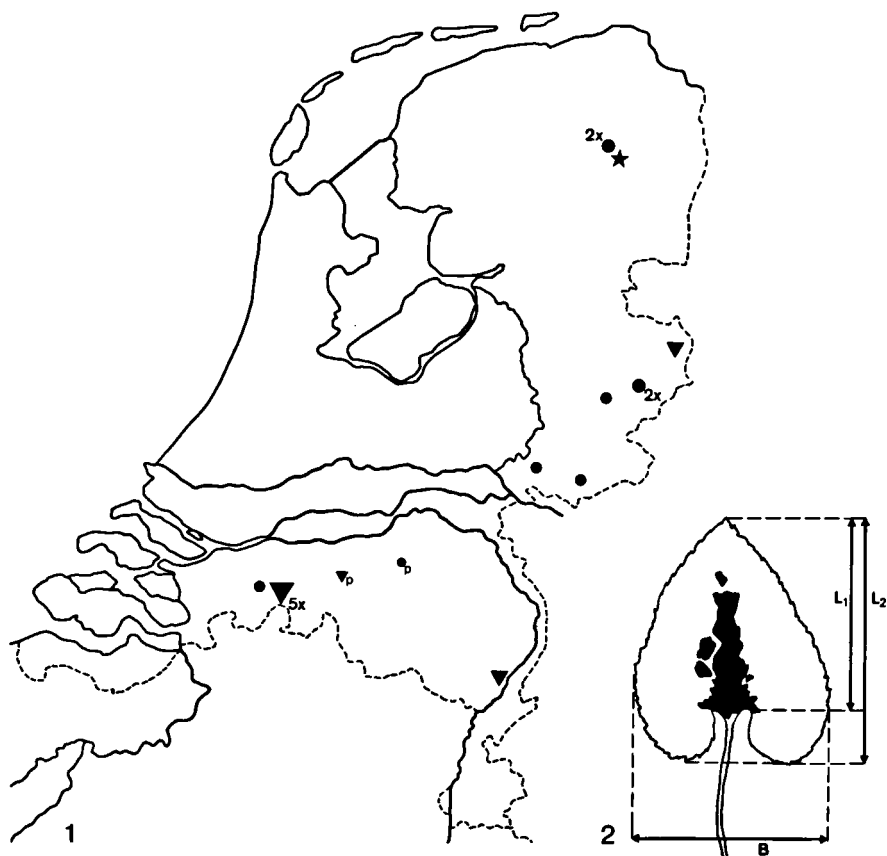


Fig. 1. Monsterpunten voor metingen aan grondstandige rapunzelbladeren (fig. 2–5 en tabel 1). ● = *P. nigrum*, ▼ = *P. spicatum*, ★ = beide soorten.

Langs de Drentse A zijn 2 (deel-)populaties van *P. nigrum* onderzocht, evenals langs de Boekelerbeek; bezuiden Breda is op een vijftal plekken *P. spicatum* bemonsterd. Met een p zijn populaties aangeduid waarvan minder dan 10 grondstandige bladeren beschikbaar waren.

Fig. 2. Parameters van grondstandige rapunzelbladeren, waarvan in fig. 3–5 verhoudingen zijn uitgezet.

Een evenwichtige benadering van de vraag naar het onderscheid tussen *P. nigrum* en *P. spicatum* geeft de recente studie van M. Kovanda.¹⁰ Deze auteur is uitgegaan van steekproeven uit populaties. De voornaamste verschillenmerken vindt hij in de vorm en insnijdingswijze van de grondstandige bladeren, de vorm van de bladvoet van de onderste stengelbladeren, en de bloemkleur.

Het enige kwalitatieve verschil tussen de Nederlandse populaties van *P. nigrum* en die van *P. spicatum* blijkt gelegen in de bloemkleur. Dit geldt ook voor de meeste andere gebieden waar beide soorten voorkomen. *Phyteuma spicatum* heeft een roomwitte, naar de top groenachtige bloemkroon. Bij *P. nigrum* is de kroon meestal donker violet, 'inktkleurig'; op beschaduwde plaatsen kan de kleur veel valser en tevens blauwer zijn. Binnen populaties

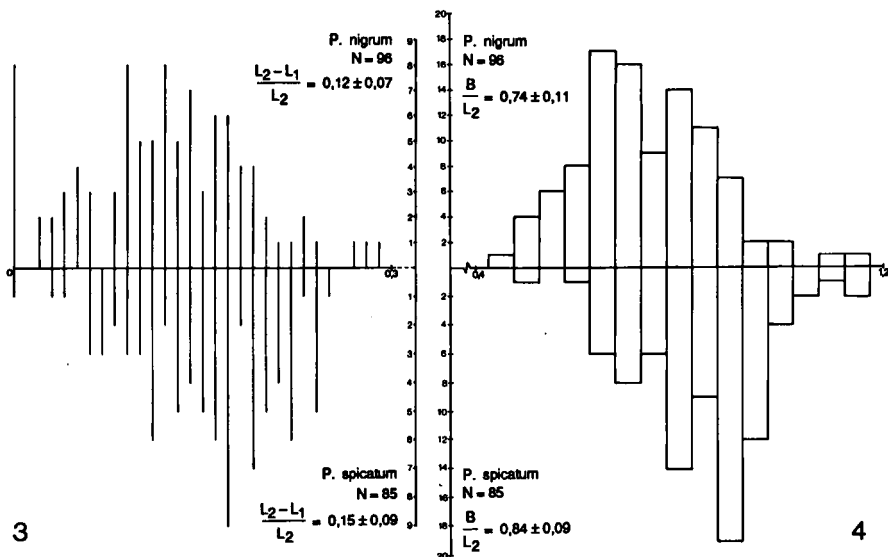


Fig. 3. Hartvormigheid $[(L_2-L_1)/L_2]$ van grondstandige rapunzelbladeren (vergelijk fig. 2). Om het verschil in aantallen monsters van de twee taxa te compenseren, is de Y-as naar onder met een factor 96/85 'uitgerekt'.

Fig. 4. Breedte-lengte-verhouding (B/L_2) van grondstandige rapunzelbladeren (vergelijk fig. 2). Y-as: zie onder fig. 3.

van *P. nigrum* vindt men soms een enkel exemplaar met bijna zuiver witte bloemen. In Nederland zijn dergelijke planten onder meer bekend van Taarlo in Noord-Drenthe. Tot verwarring hoeven ze geen aanleiding te geven (althans voor wie beide Rapunzels kent), aangezien hun bloemkleur veel witter is dan de romige tint van de bloemen van *P. spicatum*. Op een andere plek in Noord-Drenthe, waar beide Rapunzels voorkomen, werd tijdens het onderzoek een exemplaar aangetroffen dat in bloemkleur tussen de twee taxa in stond; deze plant en het desbetreffende terrein komen verderop nader ter sprake. Volledigheidshalve moet erop worden gewezen dat uit het zuidelijke deel van het areaal van *P. spicatum* een blauwbloemige(!) vorm van deze soort wordt vermeld.^{7 9}

Om een beeld te krijgen van de mate waarin de bladkenmerken van *P. nigrum* en *P. spicatum* overlapping vertonen, zijn steekproefsgewijs de grondstandige bladeren van een aantal Nederlandse Rapunzelpopulaties onderzocht. Hierbij zijn alle nog bestaande groeiplaatsen van *P. spicatum* bezocht, met dien verstande dat het enige gebied met een concentratie van vindplaatsen (bezuiden Breda) door een vijftal (deel)populaties is vertegenwoordigd. Van *P. nigrum* werden populaties in vergelijkbare gebieden bemonsterd (fig. 1). Per populatie werden zo mogelijk aan 10 exemplaren metingen verricht; in twee gevallen bleken echter minder dan 10 planten in het bezit van intacte grondstandige bladeren. In totaal werden 96 bladeren van *P. nigrum* en 85 van *P. spicatum* onderzocht. Bepaald werden de breedte-lengte-verhouding en de hartvormigheid, uitgedrukt in de quotiënten B/L_2 en $(L_2-L_1)/L_2$ (zie fig. 2). De waarden voor $(L_2-L_1)/L_2$ zijn op honderdsten nauwkeurig berekend en uitgezet (fig. 3). De B/L_2 -verhouding is eveneens in honderdsten berekend, maar ter verkrijging van een overzichtelijk diagram afgerond op veelvouden van 0,05 (fig. 4). Vooral wat

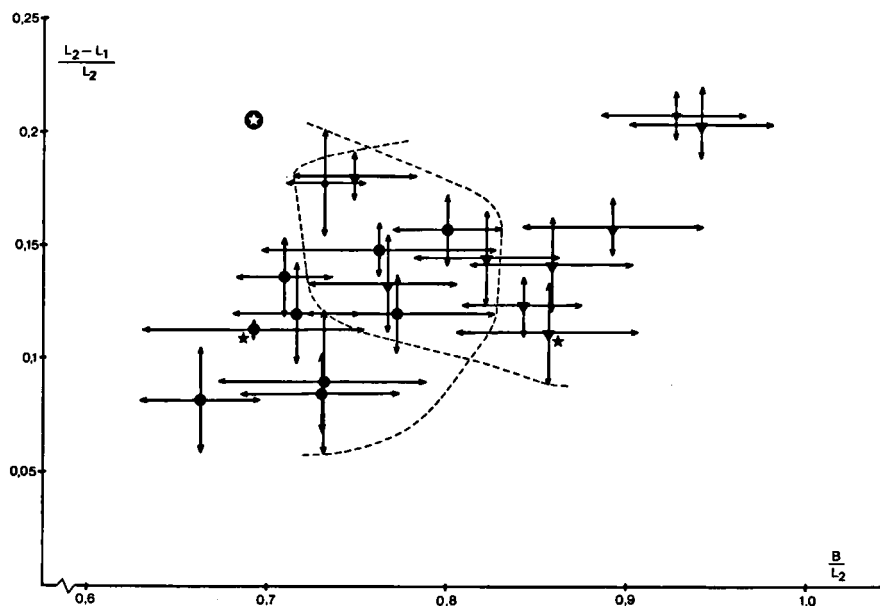


Fig. 5. Hartvormigheid $[(L_2-L_1)/L_2]$ en breedte-lengte-verhouding (B/L_2) van grondstandige bladeren van 10 populaties van *Phyteuma nigrum* (●) en 9 van *P. spicatum* (▼) tegen elkaar uitgezet. De pijlen geven de standaardafwijkingen aan. Tussen de onderbroken lijnen het 'standaard'-gebied van overlapping. De populaties waarvan minder dan 10 bladeren zijn onderzocht, zijn met kleinere tekens aangegeven. De sterretjes (★) markeren de populaties van beide taxa op hun gemeenschappelijke groeiplaats in Noord-Drenthe; het in bloemkleur intermediaire exemplaar (bastard?) is met ⊙ weergegeven. Zie verder fig. 1 en 2 en de tekst.

de hartvormigheid van de bladeren betreft, valt de grote overlapping tussen beide taxa op: voor *P. nigrum* werd voor $(L_2-L_1)/L_2$ de waarde $0,12 \pm 0,07$ gevonden, voor *P. spicatum* $0,15 \pm 0,09$. Wel komen bij *P. nigrum* vaker afgeknotte grondstandige bladeren voor (index 0). De breedte-lengte-verhouding toont iets meer verschil, maar ook hier is de overlapping groot: voor *P. nigrum* bedraagt B/L_2 $0,74 \pm 0,11$, voor *P. spicatum* $0,84 \pm 0,09$.

In fig. 5 zijn hartvormigheid en breedte-lengte-verhouding tegen elkaar uitgezet, waarbij de gemiddelden en de standaardafwijkingen per populatie zijn bepaald. Weliswaar blijkt aldus een gedeeltelijke scheiding van beide taxa mogelijk, maar 4 van de 10 populaties van *P. nigrum* en 3 van de 9 van *P. spicatum* vallen geheel of grotendeels binnen het overlappinggebied.

Als kwalitatief bladkenmerk is het insnijdingspatroon van de bladrand onderzocht (tabel 1). Bladeren van *P. nigrum* blijken doorgaans gekarteld, terwijl *P. spicatum* vaker gezaagde dan gekartelde bladeren heeft. Bij *P. nigrum* komt soms een zuiver enkelvoudige en haast nooit een duidelijk dubbele karteling voor. De meeste exemplaren vertonen echter een min of meer ongelijkmatige karteling die tussen enkele en dubbele insnijding in staat. Bij *P. spicatum* is een dubbele zaagtanding of karteling gewoon en een enkelvoudige zeer uitzonderlijk, maar ook hier komen vaak 'twijfelgevallen' voor. Zwarte bladvlekken tenslotte blijken bij *P. spicatum* naar verhouding wat vaker op te treden dan bij *P. nigrum*, maar bij beide worden ze slechts bij een minderheid van de planten aangetroffen. Het al dan niet

Tabel 1. Bladinsnijding en optreden van vlekken bij grondstandige bladeren van *Phyteuma nigrum* en *P. spicatum*. Monsterpunten: zie fig. 1.

	<i>P. nigrum</i> N = 96	<i>P. spicatum</i> N = 85
insnijdingsvorm:		
gezaagd	6 %	62 %
gekarteld	94 %	38 %
insnijdingspatroon:		
gelijkmatig enkel gezaagd/gekarteld	20 %	1 %
ongelijk gezaagd/gekarteld (intermediair tussen enkel en dubbel)	75 %	32 %
duidelijk dubbel gezaagd/gekarteld	5 %	67 %
zwarte vlekken in centrum blad	9 %	21 %

hartvormig zijn van de onderste stengelbladeren – door Kovanda¹⁰ als onderscheid genoemd – is niet systematisch nagegaan. Wel is het Nederlandse herbariummateriaal hierop doorgezien, wat de indruk gaf dat beide Rapunzels in dit kenmerk evenzeer overlapping vertonen als in andere bladkenmerken. Evenmin biedt de – door de Flora Europaea opgevoerde – bebladering van de stengeltop veel houvast. Het gevolg is dat losse, oude herbariumexemplaren, waarvan de bloemkleur niet meer is na te gaan, dikwijls niet op naam zijn te brengen; zeker niet als ze onvolledig zijn ingezameld. Inderdaad blijft van enige 19de-eeuwse vindplaatsen onbekend of er Zwartblauwe dan wel Witte rapunzel heeft gestaan (fig. 6).

De overlapping in alle kenmerken, met uitzondering van de bloemkleur, betekent dat er geen morfologische argumenten zijn om de twee taxa als soorten naast elkaar te handhaven. Daarbij komt dat ze vrijelijk met elkaar bastaarden. Nu is uit Kovanda's onderzoek gebleken dat in het geslacht *Phyteuma* ook tussen minder overeenkomstige soorten nauwelijks steriliteitsbarrières bestaan. De meeste bastaarden zijn echter alleen bekend als resultaat van kruisingsexperimenten, terwijl *P. nigrum* × *spicatum* in bepaalde gebieden regelmatig in het wild ontstaat.^{2 10} Verdere aanwijzingen dat *P. nigrum* en *P. spicatum* zich althans in Nederland niet als 'goede' soorten gedragen, komen in het vervolg ter sprake.

Voorkomen

Phyteuma behoort tot de weinige plantengeslachten waarvan het areaal zich geheel tot Europa beperkt.¹¹ Op een paar uitzonderingen na hebben de afzonderlijke soorten een nog veel kleiner verspreidingsgebied: de meeste zijn endemen van Midden- en/of Zuideuropese gebergten, waarbij het zwaartepunt in de Alpen ligt.⁷ Noordwaarts overschrijdt geen enkele soort de grenzen van de loofbosgordel.

Ook *P. nigrum* heeft een beperkt areaal: Midden-Europa benoorden de Alpen, en daarvan in hoofdzaak de gebergten. De natuurlijke verspreidingsgrens loopt door Noordoost-Frankrijk, Midden-België¹², Zuid- en Oost-Nederland (fig. 6), Noord- en Oost-Duitsland¹³ en het westen van Tsjechoslowakije.¹⁰ Beoosten haar natuurlijke areaal treedt zij her en der als adventief op, wat dikwijls aan invoering met graszaad is toe te schrijven. Dergelijke opgaven zijn bekend uit Zweden¹⁷, Oost-Duitsland en Polen¹⁸, oostelijker delen van Tsjechoslowakije¹⁰, en uit Rusland (omgeving van Moskou¹¹). Van verscheidene groeiplaatsen in deze landen wordt vermeld dat de plant er standhoudt. Blijkbaar zijn er in de oostelijke helft van Europa allerlei streken die zij niet op eigen kracht heeft kunnen berei-

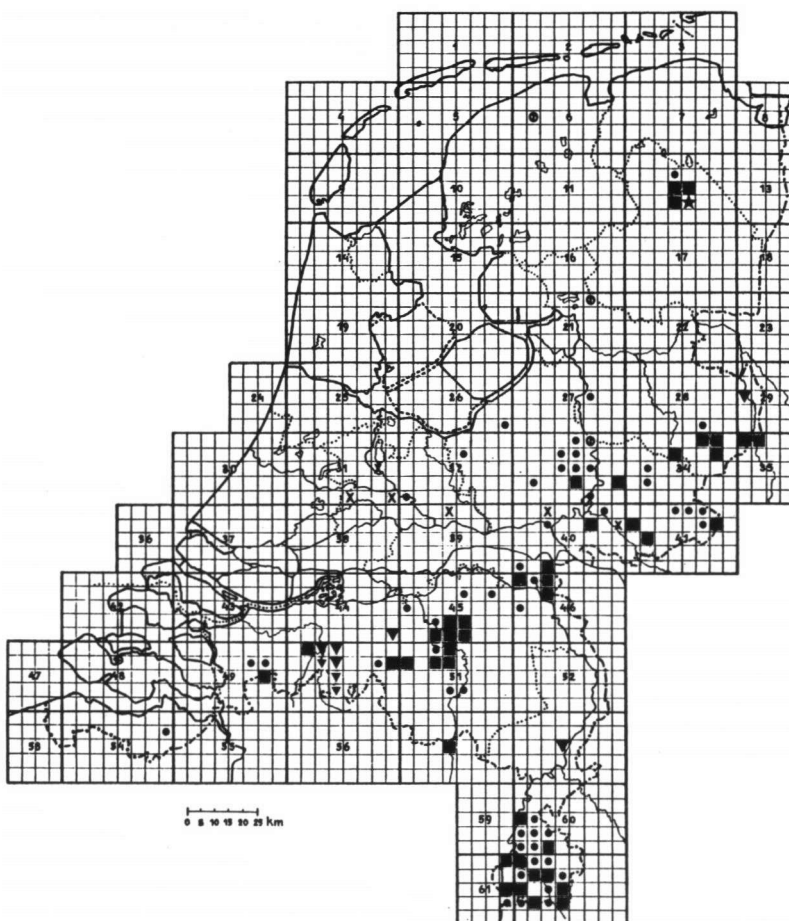


Fig. 6. De verspreiding van *Phyteuma nigrum* F.W. Schmidt en *P. spicatum* L. in Nederland. Beschikbaarstelling recente inventarisatiegegevens: Werkgroep Florakartering Drenthe, J.M.A. Cools (Noord-Brabant), J.H.P. Cortenraad (Limburg).

- / ▼ = atlasblok waarin *P. nigrum*/*P. spicatum* in de periode 1975–1988 is aangetroffen
- / ▼ = atlasblok waarin *P. nigrum*/*P. spicatum* alleen vóór 1975 is aangetroffen
- ★ = de gemeenschappelijke groeiplaats van beide taxa
- ⊙ = 19de-eeuwse groeiplaatsen van *Phyteuma* waarvan niet meer is na te gaan of er *P. nigrum* dan wel *P. spicatum* heeft gestaan
- x = introducties van *P. nigrum*

ken, maar waar zij goede levensvoorwaarden vindt. De afwezigheid van de plant op de Britse eilanden doet vermoeden dat zij in onze streken pas is doorgedrongen nadat de verbinding tussen Engeland en het vasteland verbroken was.

Gewoonlijk wordt *P. nigrum* als een kalkmijdende plant beschouwd.^{7 10} Voor het noordwesten van haar areaal is deze kwalificatie zeker niet terecht. Voor Zuid-Limburg schetst A. de Wever in zijn manuscript-aantekeningen¹⁴ uitvoerig verspreiding, standplaats en begeleidende vegetatie van deze soort. Als substraat vermeldt hij zowel kalkarme als

kalkrijke leem- en lössbodems. Ook bij Bentheim staat *P. nigrum* op kalkrijke afzettingen en wel op Wealden-mergel.¹⁵ Een ander verschijnsel dat in hoofdzaak in het noordwesten van het areaal schijnt op te treden, is het afdalen van *P. nigrum* in de laagvlakte. De areaal-uitlopers in het Nederlandse laagland volgen in veel gevallen de loop van beken. In westelijk Noord-Brabant, Twente en Noord-Drenthe is de plant zelfs een exclusieve beekbegeleider (groeiplaatsen aan greppelkanten in deze gebieden staan met beekstelsels in verband). Het Noorddrentse deelareaaltje – tegenwoordig een van de voornaamste bolwerken van *P. nigrum* binnen ons land – vormt een merkwaardig geïsoleerde voorpost.¹⁶

Phyteuma spicatum heeft van alle *Phyteuma*-soorten verreweg het grootste areaal. Zuidwaarts komt zij tot in Noord-Spanje en het noorden van de Balkan voor, noordwaarts tot in Zuid-Engeland en Zuid-Noorwegen. De laatstgenoemde twee gebieden, waar haar voorkomen als natuurlijk wordt beschouwd¹⁹, moet zij hebben bereikt voordat de zeespiegelrijzing de laatste landbruggen van Midden-Europa naar Engeland en Scandinavië teloor deed gaan. Tegenwoordig maakt het noordelijke deel van het areaal een sterk verbrokkelde indruk: *P. spicatum* lijkt hier op de terugtocht te zijn. Dit geldt ook voor Nederland, waar deze soort buiten haar 'landelijke hoofdverspreidingsgebied' bezuiden Breda slechts van een viertal ver uiteen liggende plekken bekend is. Opmerkelijk is dat de vindplaatsen – op de Noorddrentse na – min of meer duidelijk corresponderen met hiaten in het verspreidingspatroon van *P. nigrum* (fig. 6), iets waarop nog nader zal worden ingegaan.²⁰ Evenals *P. nigrum* is *P. spicatum* in West-Brabant een typische beekbegeleider; dit geldt ook voor de geïsoleerde vindplaatsen in Midden-Limburg en Noord-Drenthe, maar op de Twentse vindplaatsen²¹ en bij Udenhout ligt het verband met een beek niet zo duidelijk. Ten noordoosten van haar natuurlijke areaalgrens is de soort hier en daar met graszaad geïntroduceerd, onder meer in Zweden¹⁷, wat het beeld van areaalafbrokkeling enigszins compenseert.

Voor Nederland veronderstellen auteurs als Vuyck en Heukels eveneens dat *P. spicatum* en/of *P. nigrum* op de meeste plaatsen met graszaden is ingevoerd.²² Deze opvatting berust op onkunde en studeerkamergeleerdheid: wie met de Oost- en Zuidnederlandse groeiplaatsen in bossen en langs beken vertrouwd is, zal niet gauw op het idee van aanvoer met graszaad komen. Slechts in één geval ligt het min of meer voor de hand een dergelijke wijze van invoering aan te nemen, namelijk op de vloeivelden aan de Belgisch-Nederlandse grens bij Bergeijk, waar *P. nigrum* mogelijk net als haar familieleden *Campanula patula* en *C. rhomboidalis* met graszaad uit bergstreken is ingevoerd.²³ Voor het overige loopt de ontdekkingsgeschiedenis van de twee soorten in diverse delen van ons land goeddeels parallel met de botanische exploratie van de desbetreffende gebieden (fig. 7 en 8). Afgezien van een paar plaatsen waar Rapunzels zijn aangeplant²¹, is slechts op één vindplaats de vestiging waarschijnlijk van recente datum. Dit betreft de groeiplaats van *P. spicatum* bij Udenhout, gelegen in een terrein dat tevoren goed was doorzocht. Of de plant deze plek zonder tussenkomst van de mens heeft bereikt, is een open vraag. Elders in noordelijk Midden-Brabant zijn in de laatste decennia nogal wat schijnbaar 'nieuwe' vindplaatsen van *P. nigrum* ontdekt, maar hier betreft het veelal populaties van geringe omvang²⁴, waarvan het bestaan pas dank zij intensief speurwerk aan het licht kwam. Bij gebrek aan nadere gegevens is de enige Zeeuwse vondst van *P. nigrum* moeilijk te beoordelen.²⁵

Zowel *P. nigrum* als *P. spicatum* gaat in ons land sterk en gestadig verder achteruit. Van de eerder gepubliceerde verspreidingskaartjes¹ is deze achteruitgang niet voor alle streken voldoende duidelijk af te lezen, vandaar dat in fig. 5 de datumgrens is verlegd naar 1974/75. Overigens maakt ook dit kaartje nog niet de achteruitgang van het aantal populaties, res-

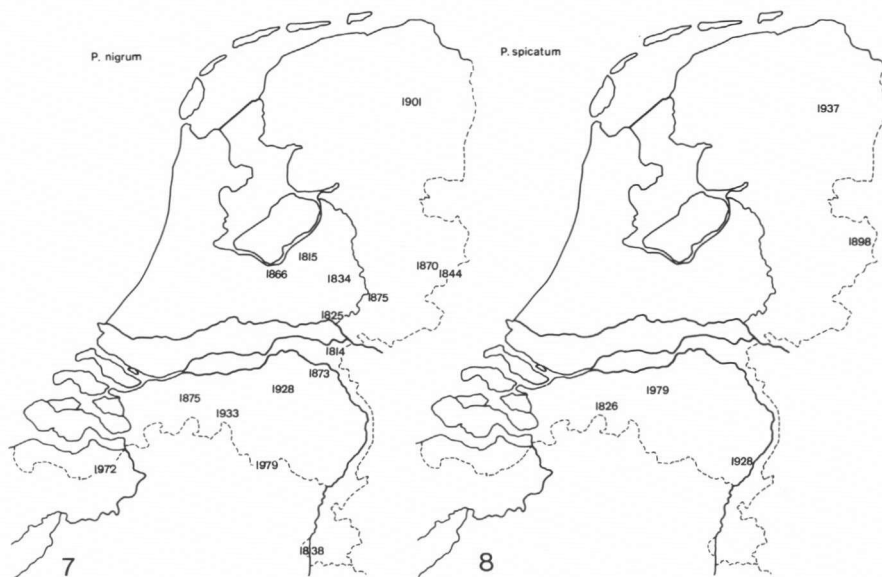


Fig. 7. Oudste vondsten/meldingen van *Phyteuma nigrum* in diverse delen van Nederland.

Fig. 8. Oudste vondsten/meldingen van *Phyteuma spicatum*.

pectievelijk van hun omvang zichtbaar. Zo kende A. de Wever¹⁴ uit Zuid-Limburg vele tientallen groeiplaatsen van *P. nigrum*; daarvan zijn nu nog slechts zo'n vijftien plekken over.²⁶ In Twente kwam de plant aan het begin van de 20ste eeuw langs de Glanerbeek over een lengte van 4 km zeer algemeen voor.²⁷ Driekwart eeuw later resteerden hiervan nog drie kleine deelpopulaties met gezamenlijk hoogstens enkele tientallen exemplaren. Van de populaties die in 1979 in de nabijheid van andere Twentse beken werden aangetroffen, was een drietal toentertijd nog van aanzienlijke omvang⁵, maar twee van deze drie populaties bleken in 1987 ook sterk geslonken. Op de Veluwe, waar tussen Apeldoorn en Brummen tot in de jaren '60 een 'verspreidingshaard' lag, is de plant in de jaren '80 nog slechts op één plek aangetroffen.²⁸

Ook met *P. spicatum* gaat het niet voorspoedig. Zo is op de Middenlimburgse groeiplaats het aantal planten sinds de jaren '60 zo sterk gedaald, dat voor het voortbestaan van de soort op deze plek moet worden gevreesd.^{26 29} Van de vier plekken bij Denekamp waar de plant groeide, is één moedwillig vernietigd, terwijl de overige drie nog slechts enkele planten herbergen. Langs het Merkske bij Baarle-Nassau³⁰ is *P. spicatum* na haar ontdekking in 1972 niet meer waargenomen. Maar zelfs in het 'bolwerk' van deze plant, bezuiden Breda, zijn het aantal vindplaatsen en het aantal exemplaren de laatste twintig jaar drastisch geslonken.²⁴

Wel blijken kleine aantallen Rapunzels zich soms gedurende vele jaren op een bepaalde plek te kunnen handhaven. Onlangs is door Van Andel c.s. een studie gepubliceerd over de overlevingskansen van twee Noorddrentse populaties van *P. nigrum* van verschillende grootte.³¹

Standplaats en synoecologie

Beide Rapunzels zijn te vinden op beschaduwde en/of grazige plaatsen op matig vochtige, tamelijk voedselrijke, basenrijke, zwak zure, humeuze zand- en leembodems met goede strooiselvertering. Allereerst komen de loofbosvegetaties waarin de twee soorten optreden, ter sprake.

In de plantensociologische literatuur wordt de indruk gewekt dat tussen *P. nigrum* en *P. spicatum* in Nederland duidelijke synoecologische verschillen bestaan. Zo beschouwen Westhoff & Den Held³² *P. nigrum* als differentiërende soort voor het Carpinion tegenover het Alno-Padion, terwijl *P. spicatum* wordt opgevoerd als kensoort van het Pruno-Fraxinetum (transgrediërend in andere eenheden van de Fagetalia). Voor de duidelijkheid: het Pruno-Fraxinetum is een associatie van het Alno-Padion, welk verbond samen met het Carpinion tot de orde Fagetalia wordt gerekend. Binnen het geheel van loofbossen op rijkere gronden worden *P. nigrum* en *P. spicatum* tegenover elkaar gesteld, al wordt eerstgenoemde een zekere speelruimte buiten zijn veronderstelde optimum in het Pruno-Fraxinetum toegedacht. De kwalificaties van Westhoff & Den Held gaan in essentie terug op Doing.³³ Vermoedelijk weerspiegelt hun opvatting over *P. nigrum* voornamelijk het optreden van deze soort in Zuidlimburgse hellingbossen, zoals weergegeven in de opnamen van Van den Broek & Diemont.³⁴ Deze moeten trouwens volgens nieuwere inzichten niet tot het Carpinion, maar tot het Melico-Fagetum worden gerekend.³⁵ In elk geval wordt aan het voorkomen van *P. nigrum* in het laagland geen recht gedaan. Als de plant hier al in Carpinionbos optreedt, zoals hier en daar in de Achterhoek en Noord-Brabant het geval is, dan toch voornamelijk op verstoorde plekken (langs rabattreppels of paden).

Het is vooral Luiken^{36 37} geweest, die heeft gewezen op de overeenkomst in standplaats en begeleiders tussen *P. nigrum* en *P. spicatum*. Hij trekt parallellen tussen groeiplaatsen van beide soorten in lichte, grazige loofbossen op beekafzettingen.

Het meest tot de verbeelding spreekt in dit verband dat sommige andere zeldzame planten op de ene plek samen met *P. spicatum* en op een of meer andere plekken samen met *P. nigrum* voorkomen. Aan bosbeken bezuiden Breda kunnen in gezelschap van *P. spicatum* onder meer *Brachypodium sylvaticum*, *Geum rivale* en *Crepis paludosa* worden waargenomen. De combinatie van *Brachypodium sylvaticum* met *P. nigrum* is van diverse plekken bekend, onder meer van de Glanerbeek en de Ruhenbergerbeek in Zuidoost-Twente. Bij Schijndel staan *Geum rivale* en *P. nigrum* in elkaars gezelschap, evenals eertijds in het Beekbergerwoud.³⁸ Langs de Drentse A komt *Crepis paludosa* in de buurt van *P. nigrum* voor, zij het niet zozeer in het bos als wel in grasland, terwijl bovendien *C. paludosa* gewoonlijk in iets nattere terreingedeelten groeit dan *P. nigrum*. Om nog even op het thema 'bosplanten in beekdalgraslanden' voort te borduren: in Noord-Drenthe is *Primula vulgaris* zowel met *Phyteuma spicatum*^{39 40} als met *P. nigrum*^{40 41} samen aangetroffen. Het samen optreden van *Primula vulgaris* met *Phyteuma nigrum* was eertijds ook van de Rissebeek bij Roosendaal bekend.⁴² Met wat minder zeldzame soorten kunnen eveneens in het oog lopende combinaties worden gevormd, bijvoorbeeld met *Lamium galeobdolon* in rabattenbosjes, met *Convallaria majalis* in beekbegeleidend bos⁴³, met *Melampyrum pratense* in lanen in de buurt van beken. Lang niet alle groeiplaatsen vertonen echter zulke markante soortencombinaties.

Bostypologisch zijn de Rapunzels tamelijk moeilijk 'grijpbaar', wat al blijkt uit de nogal uiteenlopende standplaats-eisen van sommige van de zojuist opgesomde soorten. Zowel *P. nigrum* als *P. spicatum* is aan te treffen in het Alno-Padion (Pruno-Fraxinetum en Fraxino-

Ulmetum carpinetosum) en in het Carpinion³⁵, maar met een geringe frequentie en gewoonlijk niet in de meest typische of 'zuivere' vegetaties van de diverse bostypen. Meestal zijn de planten beperkt tot smalle (lintvormige) gordels langs bosbeken, greppels of bospaden. Het ligt voor de hand dat daar elementen uit verschillende vegetatietypen – bos, zoom, grasland, oeverruigte – dooreen groeien. Ook in de Zuidlimburgse hellingbossen (Melico-Fagetum) is *P. nigrum* nu – anders dan enige decennia geleden – in hoofdzaak nog langs paden te vinden.²⁶

Enkele groeiplaatsen zijn tot op heden in beheer als hakhout: zo bijvoorbeeld een bosje in de Liemers met *P. nigrum* en een houtwal bij Denekamp met *P. spicatum*. In Zuid-Limburg kwam *P. nigrum* volgens De Wever¹⁴ zowel in opgaand bos (boombos) als in middenbos (heesterbos) voor. De sterke achteruitgang van deze soort in de hellingbossen houdt stellig verband met het doorschieten van hakhout na het staken van een regelmatig kapbeheer, wat leidt tot diepe schaduw en een voor de meeste kruiden funeste strooiselophoping.²⁶

Van loofbosvegetaties met een zeker aandeel van graslandplanten is het een kleine stap naar grazige bermen die gedeeltelijk door bomen worden beschaduwde. Zulke groeiplaatsen heeft *P. nigrum* onder meer in het Rijk van Nijmegen^{4 44} en in het gebied van de Boekelerbeek in Twente. Daarbij sluiten dan weer groeiplaatsen in onbeschaduwde slootkanten aan, zoals bij Moergestel en Diepenheim.

Tenslotte is er dan het voorkomen van Rapunzels in echte graslanden. Daarvan is buiten Noord-Drenthe zo goed als niets overgebleven. Nog niet zo lang geleden waren uit diverse streken graslandjes met *P. nigrum* bekend, zoals een orchideerijk hooilandje bij Brummen^{28 44}, een grasland bij Varsseveld⁴⁵, een zeer soortenrijk beekdalhooiland bij Moergestel²⁴ – alles nu verloren gegaan. Beoosten Nijmegen staat de plant nog in hellinggrasland, deels echter in de schaduw van een boomgaard.⁴⁴

Opmerkelijk is dat *P. nigrum* in Noord-Drenthe hoofdzakelijk in grasland⁴⁶ en nauwelijks in bos voorkomt. Een enkele plek ligt in halfschaduw, de meeste in het volle licht. Dit in tegenstelling tot het gedrag van de soort in Zuid-Limburg, waar zij volgens De Wever¹⁴ in lichte tot vrij zware schaduw en nooit in het volle zonlicht groeit. Zelfs in een terrein als het Kathagerbroek bij Nuth, waar tal van andere bosplanten – zoals *Paris quadrifolia*, *Mercurialis perennis* en *Convallaria majalis* – zowel in het bos als in onbeschaduwde hooiland groeien, is *Phyteuma nigrum* tot het bos beperkt! Daarentegen geldt zij in Midden-Europa juist weer als kenmerkend voor bergweiden (Polygono-Trisetion).⁴⁷

Binnen de Noorderdrentse beekdalgraslanden staat *P. nigrum* enerzijds op relatief hooggelegen en enigszins schrale plekken met bijvoorbeeld *Holcus mollis*; anderzijds langs wal-kanten waar slootbagger wordt gedeponeerd.⁴⁰ In zekere mate gedraagt de plant zich als een Filipendulion-soort (niet als een Calthion-soort, zoals weleens wordt gesuggereerd⁴⁶). Ook op sommige Twentse en Brabantse groeiplaatsen staat de Zwartblauwe rapunzel op plekken waar af en toe slootbagger wordt opgebracht. In een beektalud in Twente vertoonde een achteruitgaande populatie zelfs een tijdelijk herstel nadat het talud bij het omploegen van hoger gelegen landbouwgrond met een laagje akkergrond bedekt was geraakt.

In de vorige alinea's is *P. spicatum* uit het betoog verdwenen. Inderdaad lijkt deze soort in Nederland op grazige plaatsen minder thuis dan *P. nigrum*. Slechts twee van dergelijke plekken met *P. spicatum* zijn bekend: een slootkant bij Denekamp, waar enkele exemplaren in een dichte mat van *Holcus mollis* staan, en de verderop te bespreken Noorderdrentse groeiplaats.



Fig. 9. Opnamepunten van vegetaties met *Phyteuma nigrum* (●) en *P. spicatum* (▼); vergelijk tabel 2 en fig. 10.

PRESENTIETABEL

De samenstelling van de vegetaties waarin de Rapunzels in het Nederlandse laagland optreden, is nader geanalyseerd aan de hand van 33 vegetatieopnamen met *P. nigrum*⁴ en 15 met *P. spicatum*. De ligging van de opnamepunten is weergegeven in fig. 9. In de opnamen met *P. nigrum* zijn alle schakeringen tussen loofbos en grasland aan te treffen; een verdeling in goed tegen elkaar begrensde groepen bleek onmogelijk. Daarom wordt in tabel 2 volstaan met de presentie van de soorten in de gezamenlijke 33 respectievelijk 15 opnamen. De opnamen met *P. nigrum* bevatten gemiddeld meer soorten (20) dan die met *P. spicatum* (15). In overeenstemming daarmee vertonen tal van soorten een wat hogere presentie in de kolom van *P. nigrum*. Opvallend is echter de grote overeenkomst in begeleiders. Alle soorten die meer dan 6 maal samen met *P. nigrum* voorkomen (dus met presentie > 20 %) zijn ook in gezelschap van *P. spicatum* aangetroffen. Omgekeerd zijn alle soorten die meer dan 4 maal *P. spicatum* vergezellen (presentie > 30 %), ook met *P. nigrum* samen gezien.

Planten die in totaal in minder dan 4 opnamen voorkomen (zoals de boven vermelde *Crepis paludosa*, *Geum rivale* en *Melampyrum pratense*) zijn niet in tabel 2 opgenomen.

Voor de 11 soorten die in totaal in 16 of meer opnamen voorkomen, is met de chi-kwadrat-toets nagegaan of zij een significante 'voorkeur' voor een van beide Rapunzels tonen; dit bleek niet het geval.⁴⁸ Om toch een indruk te krijgen van mogelijke verschillen, zijn de soorten in tabel 2 gerangschikt in voor dit doel gevormde oecologische groepen. Zoals te verwachten was, zijn veel graslandplanten (groep 9) beter vertegenwoordigd in opnamen met *P. nigrum* dan in die met *P. spicatum*. Ook oevergrassen en ruigtkruiden ('slootbaggerminnaars') van het Filipendulion (groep 8) treden vaker samen met *P. nigrum* op.

Verder komen de meeste uitgesproken eutrafente soorten (groepen 6 en 7) met hogere frequentie in de kolom van *P. nigrum* dan in die van *P. spicatum* voor. Herhaaldelijk werd *P. nigrum* aangetroffen op plekken die – rechtstreeks of via verontreinigd beekwater – onder aanzienlijke invloed van bemesting staan, met name in het gebied van de Boekelerbeek en de Glanerbeek. In principe is de plant daar niet opgewassen tegen soorten als *Phalaris arundinacea* of *Urtica dioica* (van *Aegopodium podagraria* ondervindt zij minder

Tabel 2. Gegevens over beschaduwing en over presentie van vaatplanten in 48 vegetatieopnamen met *Phyteuma* uit het Nederlandse laagland. Opnamepunten: zie fig. 8.

	<i>P. nigrum</i> (33 opnamen)	<i>P. spicatum</i> (15 opnamen)	Totaal aantal opnamen
Zomerse beschaduwing (in hoofdzaak door bomen):			
onbeschaduwd	21 %	13 %	9
licht beschaduwd	3 %	–	1
half beschaduwd	12 %	–	4
vrij zwaar beschaduwd	27 %	40 %	15
zwaar beschaduwd	21 %	40 %	13
geheel beschaduwd (alleen indirect licht)	9 %	–	3
cyclisch wisselende beschaduwing (hakhout)	6 %	7 %	3
Houtgewassen in boom- en struiklaag:			
<i>Quercus robur</i>	42 %	53 %	22
<i>Fagus sylvatica</i>	21 %	20 %	10
<i>Fraxinus excelsior</i>	12 %	27 %	8
<i>Populus × canadensis</i>	15 %	–	5
<i>Alnus glutinosa</i>	12 %	7 %	5
<i>Corylus avellana</i>	12 %	60 %	13
<i>Prunus padus</i>	9 %	27 %	7
<i>Crataegus monogyna</i>	12 %	–	4
<i>Hedera helix</i>	6 %	13 %	4
Kruidlaag:			
gemiddeld aantal soorten	20	15	
1) juveniele exx. van houtgewassen:			
<i>Quercus robur</i>	24 %	7 %	9
<i>Prunus padus</i>	2 %	27 %	8
<i>Acer pseudoplatanus</i>	3 %	33 %	6
<i>Corylus avellana</i>	12 %	13 %	6
<i>Fraxinus excelsior</i>	12 %	13 %	6
<i>Sorbus aucuparia</i>	15 %	7 %	6

(Tabel 2 vervolgd)	<i>P. nigrum</i> (33 opnamen)	<i>P. spicatum</i> (15 opnamen)	Totaal aantal opnamen
2) planten van lichte loofbossen op zure, vrij voedselarme grond:			
<i>Holcus mollis</i>	45 %	47 %	22
<i>Rubus fruticosus</i> s.l.	42 %	47 %	21
<i>Lonicera periclymenum</i>	18 %	—	6
<i>Hieracium</i> cf. <i>laevigatum</i>	12 %	—	4
3) planten van loofbossen op gerijpte, (matig) voedselrijke grond:			
<i>Hedera helix</i>	30 %	13 %	12
<i>Lamium galeobdolon</i>	15 %	13 %	7
<i>Oxalis acetosella</i>	12 %	—	4
<i>Convallaria majalis</i>	—	27 %	4
4) planten van loofbossen en weinig bemeste graslanden op (matig) voedselrijke grond:			
<i>Anemone nemorosa</i>	58 %	87 %	32
<i>Deschampsia cespitosa</i>	24 %	33 %	13
<i>Cardamine pratensis</i>	15 %	33 %	10
<i>Viola riviniana</i>	21 %	7 %	8
<i>Stellaria holostea</i>	12 %	20 %	7
<i>Veronica chamaedrys</i>	18 %	7 %	7
<i>Ajuga reptans</i>	15 %	—	5
<i>Primula elatior</i>	6 %	13 %	4
5) planten van loofbossen en zomen op vochtige, voedselrijke grond:			
<i>Poa nemoralis</i>	33 %	40 %	17
<i>Moehringia trinervia</i>	27 %	33 %	14
<i>Athyrium filix-femina</i>	9 %	27 %	7
<i>Silene dioica</i>	6 %	27 %	6
<i>Humulus lupulus</i>	6 %	27 %	6
<i>Adoxa moschatellina</i>	6 %	20 %	5
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	6 %	13 %	4
<i>Geranium robertianum</i>	9 %	7 %	4
6) planten van zomen en lichte loofbossen op (zeer) voedselrijke grond:			
<i>Aegopodium podagraria</i>	52 %	27 %	21
<i>Urtica dioica</i>	45 %	33 %	18
<i>Galeopsis</i> cf. <i>tetrahit</i>	36 %	13 %	14
<i>Galium aparine</i>	33 %	13 %	13
<i>Stellaria media</i>	12 %	7 %	5
<i>Alliaria petiolata</i>	12 %	—	4
<i>Lapsana communis</i>	3 %	20 %	4
<i>Rubus caesius</i>	9 %	7 %	4
7) planten van graslanden, zomen en lichte loofbossen op voedselrijke, vochthoudende grond:			
<i>Poa trivialis</i>	64 %	47 %	28
<i>Taraxacum</i> sp. (sect. <i>Taraxacum</i>)	58 %	47 %	26
<i>Dactylis glomerata</i>	45 %	13 %	17
<i>Glechoma hederacea</i>	33 %	33 %	16
<i>Equisetum arvense</i>	36 %	7 %	13
<i>Heracleum sphondylium</i>	33 %	13 %	13
<i>Ranunculus repens</i>	27 %	27 %	13
<i>Ranunculus ficaria</i>	18 %	7 %	7
<i>Anthriscus sylvestris</i>	9 %	20 %	6
<i>Elymus repens</i>	12 %	—	4
<i>Lysimachia nummularia</i>	9 %	7 %	4

(Tabel 2 vervolgd)

	<i>P. nigrum</i> (33 opnamen)	<i>P. spicatum</i> (15 opnamen)	Totaal aantal opnamen
8) planten van ruige oevervegetaties, natte graslanden en natte loofbossen:			
<i>Lysimachia vulgaris</i>	42 %	27 %	18
<i>Filipendula ulmaria</i>	24 %	7 %	9
<i>Phalaris arundinacea</i>	24 %	7 %	9
<i>Valeriana officinalis</i>	21 %	13 %	9
<i>Carex acutiformis</i>	18 %	—	6
<i>Calamagrostis canescens</i>	18 %	—	6
<i>Phragmites australis</i>	15 %	—	5
<i>Hypericum maculatum obtusiusculum</i>	9 %	7 %	4
<i>Achillea ptarmica</i>	12 %	—	4
<i>Iris pseudacorus</i>	6 %	13 %	4
<i>Angelica sylvestris</i>	9 %	7 %	4
<i>Cirsium palustre</i>	9 %	7 %	4
9) planten die in hoofdzaak in grasland voorkomen:			
<i>Rumex acetosa</i>	36 %	13 %	14
<i>Holcus lanatus</i>	27 %	20 %	12
<i>Agrostis capillaris</i>	33 %	7 %	12
<i>Festuca rubra</i>	27 %	7 %	10
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	21 %	13 %	9
<i>Vicia cracca</i>	21 %	7 %	8
<i>Poa pratensis</i>	15 %	7 %	6
<i>Luzula campestris</i>	15 %	7 %	6
<i>Plantago lanceolata</i>	12 %	7 %	5
<i>Galium mollugo</i>	12 %	7 %	5
<i>Cerastium fontanum triviale</i>	12 %	7 %	5
<i>Ranunculus acris</i>	9 %	7 %	4
<i>Achillea millefolium</i>	12 %	—	4

concurrentie). We zien haar echter standhouden onder *Fagus sylvatica*, die met haar zware schaduw genoemde concurrenten belet tot volle wasdom te komen. Hier blijkt tevens dat beschaduwing op zichzelf voor vitale groei van *Phyteuma* geen beletsel vormt – althans zolang niet een dichte struiklaag het indirecte licht teveel afschermt. De tamelijk korte periode van bovengrondse activiteit van beide Rapunzels valt trouwens voor een belangrijk deel in het seizoen waarin het bladerdek van de bomen zich nog niet heeft gesloten ('ontwikkelingsstrategie'). Hun betrekkelijke indifferentie ten aanzien van de factor beschaduwing valt ook af te lezen uit de kop van tabel 2.

In verband met het voorkomen langs beken valt nog op te merken dat zowel *P. nigrum* als *P. spicatum* herhaaldelijk op lichtelijk afkalvende beektaluds werd aangetroffen. Met hun raapvormige wortels zijn de planten goed genoeg verankerd om een zekere erosie te kunnen weerstaan, terwijl de concurrentiedruk van andere soorten door diezelfde erosie afneemt. Helaas veroorzaakt de huidige stijl van waterbeheersing nogal eens schoksgewijze, 'onbeheerste' veranderingen in het waterpeil (zoals piek-afvoer na zware regen), die voor de meeste bewoners van beekoeveren een grote bedreiging vormen. Hierdoor heeft bijvoorbeeld *P. spicatum* langs beken bezuiden Breda al verscheidene groeiplaatsen verloren.²⁴

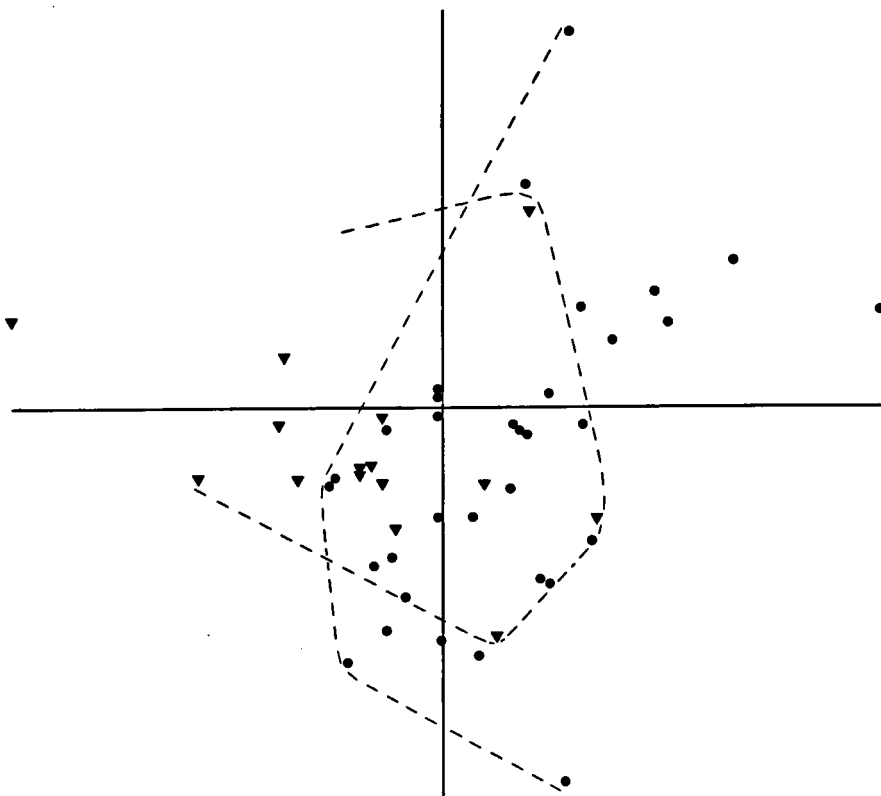


Fig. 10. Ordinatiediagram van vegetatieopnamen met *Phyteuma nigrum* (●) en *P. spicatum* (▼), geordineerd naar aan- of afwezigheid van soorten in de kruidlaag; vergelijk fig. 9 en tabel 2.

Door de keuze van de 4 referentieopnamen staan de opnamen van voedselrijkere milieus merendeels onder; die van sterk door graafwerk beïnvloede standplaatsen merendeels rechts; die van weinig of niet beschaduwde terreinen merendeels rechtsboven. Meer dan tendenties zijn dit echter niet.

ORDINATIEDIAGRAM

In een ordinatiediagram (fig. 10) zijn (syn)oecologische overeenkomsten en verschillen tussen beide Rapunzels in beeld gebracht. De 48 opnamen zijn uitsluitend op de aan- of afwezigheid van soorten in de kruidlaag geordineerd, dus niet op abundantie en zonder verdiscontering van de (sterk door de mens bepaalde) boom- en struiklaag. Ook de moslaag is buiten beschouwing gelaten, aangezien de Rapunzels relatief diep wortelen en derhalve qua milieu weinig gemeen hebben met de mossen, die alleen met het bodemoppervlak te maken hebben. De X-as wordt bepaald door een tweetal opnamen die geen enkele soort gemeen hebben. Het linker referentiepunt heeft betrekking op een beekbegeleidende bosvegetatie met *P. spicatum* uit de buurt van Breda, met een overwegend natuurlijke dynamiek. Het rechter punt betreft een onbeschaduwde slootalud met *P. nigrum* nabij Moergestel, waarop de mens door graafwerk een doorslaggevende invloed heeft: zo'n slootkant is onnatuurlijk steil, en periodiek wordt er slootbagger opgebracht. De Y-as wordt door twee onderling sterk verschillende opnamen met *P. nigrum* bepaald. Het onderste referentiepunt geeft een stukje

oeverwalbos langs de door mestwater geëutrofiëerde Glanerbeek weer; het bovenste een vrij schraal beekdalgrasland uit het Drentse A-gebied. Aldus komen in het kwadrant rechts-boven de opnamen te staan die een overwegend grazig karakter hebben. Hierbij is slechts één opname met *P. spicatum*, en wel van de Noorddrentse groeiplaats van deze soort.

De meeste opnamen met *P. spicatum* bevinden zich binnen de 'wolk' van *P. nigrum*. Aan de linkerzijde van het diagram is een cluster van *P. spicatum* te zien. Deze weerspiegelt deels het optreden van de plant in pure bosvegetaties waarin zoom- en graslandplanten en ruigtkruiden slechts een gering aandeel hebben. Voor een ander deel is de clustering louter een gevolg van soortenarmoede van bepaalde opnamen. Grofweg kunnen we concluderen dat *P. nigrum* en *P. spicatum* oecologisch in hoofdzaak met elkaar overeenkomen, maar dat de eerste zich wat meer als een ruigtkruid gedraagt en de tweede zich meer als een echte bosplant doet kennen.

Een poging tot reconstructie van de geschiedenis van de Nederlandse Rapunzels

Op grond van het voorafgaande wordt de volgende reconstructie van de geschiedenis van de twee Rapunzels in Nederland voorgesteld. Toen Nederland nog grotendeels met bos bedekt was, zal *P. spicatum* nog een min of meer gesloten verspreiding hebben gehad. Naarmate het bos gerooid en door grasland vervangen werd, vestigde zich *P. nigrum*. Deze komt in standplaatseisen sterk met *P. spicatum* overeen, maar is beter aan anthropogene ingrepen in het milieu – in het bijzonder aan de levensomstandigheden in graslanden – aangepast. Vaak kwam *P. nigrum* terecht op plekken waar al *P. spicatum* groeide. Beide soorten gingen dan bastaarderen, met als resultaat dat na een periode van introgressie de gehele populatie tenslotte uit blauwbloemige exemplaren bestond. Deze zijn wegens de variabiliteit in alle kenmerken (behalve de bloemkleur) niet meer van *P. nigrum* te onderscheiden. Waar zich later in graslandgebieden weer bos vestigde, wist deze 'hybridogene *P. nigrum*' zich te handhaven. Het resultaat is dat *P. spicatum* nu alleen nog als een soort relict aanwezig is op plekken waar *P. nigrum* niet wist door te dringen. Tot zover de hypothetische verklaring van beider verspreiding in ons land.

Als factor die *P. nigrum* in grasland bevoordeelt ten opzichte van *P. spicatum*, zouden bestuivende insecten in aanmerking komen. Het zou de moeite waard zijn in een proeftuin na te gaan of bijvoorbeeld hommels – trouwe bezoekers van rapunzelbloemen – wellicht de Zwartblauwe rapunzel boven de Witte verkiezen, of althans vaker stuifmeel van een Zwartblauwe op een Witte rapunzel overbrengen dan van een Witte op een Witte. Ook de belichting/beschaduwning zou in dit verband een rol kunnen spelen.

Het lijkt in strijd met de boven geuite veronderstelling dat in ons laatste 'oerbos', het Beekbergerwoud, niet *P. spicatum*⁴⁴ maar *P. nigrum* is aangetroffen (zij het schaars³⁸). Echter, dit woud was niet vrij van beïnvloeding door mens en huisdier: 's winters werd er gehakt, 's zomers werd het beweide.⁴⁹

De verklaring van de verspreidingspatronen van twee onderling nauw verwante taxa, die hier voor de Rapunzels wordt voorgesteld, zou ook van toepassing kunnen zijn op *Primula elatior* en *P. vulgaris*. Laatstgenoemde heeft in ons land een disjuncte natuurlijke verspreiding in enkele gebieden in het noorden en westen, waar *P. elatior* ontbreekt (Noord-Drenthe, de westzijde van Roosendaal, de binnenduinen van Kennemerland en verder zuidwaarts). In standplaats komen beide soorten sterk overeen. Wellicht is *P. vulgaris* – voordat zij door de mens als sierplant opnieuw werd ingevoerd – in bepaalde streken verdwenen door een proces van introgressieve bastaardering met *P. elatior*.

De gezamenlijke groeiplaats van beide Rapunzels in Noord-Drenthe: de uitzondering die de regel bevestigt?

Uit het ordinatiediagram (fig. 10) bleek de uitzonderingspositie die de Noorddrentse groeiplaats van *P. spicatum* ten opzichte van de overige groeiplaatsen van deze soort inneemt. Mogelijk kan het desbetreffende terrein opheldering geven inzake de onderlinge verhouding van beide Rapunzels.

Op de bedoelde plek tussen Rolde en Anloo werd *P. spicatum* in 1937 ontdekt door J. M. Duiven. Hij beschrijft het terrein als een "weidegebied, dat voor enige tientallen jaren nog bos was. Aan de wallen daarvan en eveneens van de afwateringsgreppels der weilanden, die met ... beekjes in communicatie staan, groeit *Primula acaulis* [= *P. vulgaris*] overvloedig in gezelschap van meerdere bosreliken, waaronder andere zeldzaamheden als *Phyteuma spicatum*".³⁹ In het herbarium van Duiven (opgenomen in het Rijksherbarium) bevinden zich twee exemplaren van deze soort, het ene ter plaatse in het wild verzameld, het andere eerst in de tuin voortgekweekt. Ze worden op het etiket benoemd als *Phyteuma spicatum* var. *ochroleucum* f. *cordifolium*, dat wil zeggen *P. spicatum* s.str. Uit niets blijkt dat de vinder ook *P. nigrum* heeft waargenomen; ware dit wel het geval geweest, dan was het door een zo nauwgezet waarnemer als Duiven zeker vermeld.

We mogen daarom veronderstellen dat aan het begin van deze eeuw, toen het terrein nog met loofbos begroeid was, er alleen *P. spicatum* groeide. Tegenwoordig staat er ook *P. nigrum*, die zich blijkbaar vanuit het Drentse A-gebied heeft kunnen vestigen dank zij de omzetting van het bos in grasland. Zoals reeds gemeld, werd in 1980 tevens een exemplaar met intermediaire bloemkleur aangetroffen: naar de bloeiwijze te oordelen, een bastaard van beide Rapunzels, hoewel in bladvorm bepaald niet intermediair tussen de populaties van Zwartblauwe en Witte rapunzel op deze plek (fig. 5). Overigens vertonen ook sommige Witte (d.w.z. roomwit bloeiende) rapunzels ter plaatse naar de top van de bloemkroon een blauwige tint. Als de boven uiteengezette hypothese over de geschiedenis van *P. nigrum* en *P. spicatum* in Nederland juist is, zullen tussen Rolde en Anloo na verloop van tijd alleen nog Zwartblauwe rapunzels groeien. Op termijn is dus toetsing van de conclusie van dit artikel mogelijk. Voorwaarde is wel dat het terrein met beide Rapunzels intact blijft en niet verder wordt ontwaterd!

Soorten of ondersoorten?

Rest nog de vraag of *P. nigrum* en *P. spicatum* naast elkaar als twee verschillende soorten moeten worden opgevat. Intersteriliteit blijkt geen algemeen toepasbaar criterium voor het onderscheiden van soorten. Bij hantering van deze norm zouden in sommige families (bijvoorbeeld de Rosaceae) hele geslachten als één enkele soort moeten worden opgevat. Niemand zal echter *Geum rivale* en *G. urbanum* als vormen van één soort willen beschouwen, hoe gemakkelijk ze ook fertiele bastaarden vormen^{50 51} – de soorten zelf verschillen daarvoor te duidelijk in meer dan één kenmerk. Al meer omstreken is het paar *Silene dioica* – *S. pratensis*: twee taxa die van nature niet gauw samen zullen voorkomen, maar die in moderne cultuurlandschap dikwijls in elkaars buurt terechtkomen en dan vrijelijk met elkaar bastaarderen.^{50 52} De oorspronkelijke taxa vertonen echter verscheidene scherpe verschillen in bloem- en vruchtkenmerken. Een voorstel om beide als ondersoorten van één soort te beschouwen⁵³ heeft weinig of geen navolging gevonden. Anders ligt dit bij *Medicago sativa* subsp. *falcata* en subsp. *sativa*. Echter is ook dit tweetal door een reeks verschillen te

onderscheiden, en het plaatselijk veelvuldig optreden van bastaarden^{50 54} is evenzeer een (indirect) gevolg van menselijk handelen als bij *Silene dioica* × *pratensis*. Ten opzichte van de twee voorafgaande gevallen is het een inconsequentie, als Sikkellaver en Luzerne slechts op ondersoortsniveau worden onderscheiden.

Vergelijken we *Phyteuma nigrum* en *P. spicatum* met de drie genoemde (onder)soortenparen, dan valt op hoeveel geringer het verschil tussen de twee *Phyteuma*-'soorten' is. In hoofdzaak gaat het om één enkel kenmerk, de bloemkleur! De verschillen in bladkenmerken blijken alleen in combinatie met elkaar en na statistische bewerking van metingen aan populaties een gedeeltelijke scheiding toe te laten. Aangezien verder de oecologie van beide Rapunzels ook meer overeenkomst dan verschil laat zien, moet de conclusie luiden dat de twee taxa hoogstens op het niveau van ondersoorten te onderscheiden zijn. Ook Van Staveren⁶ kwam reeds tot deze slotsom. De Zwartblauwe rapunzel krijgt dan de naam: *Phyteuma spicatum* L. subsp. *nigrum* (F.W. Schmidt) Weeda, comb. nov. [basionym: *Phyteuma nigrum* F.W. Schmidt, Flora boëmica inchoata 2 (1794): 87].⁵⁵ De Witte rapunzel heet in deze opvatting: *Phyteuma spicatum* L. subsp. *spicatum*.

De schrijver dankt de volgende personen, die inlichtingen over vindplaatsen van Rapunzels verschaften: W. Anema, P.A. Bakker, S.H. van den Brand, M.A. Buijs, J.M.A. Cools, J.H.P. Cortenraad, H.P.J.J. Cuppen, A.J. Derking, W.Ph. ten Klooster, K.V. Sykora, B.F.M. Wijlens, alsmede de Werkgroep Florakartering Drenthe; voorts D.Th. de Graaf voor het ter inzage geven van De Wever's manuscripten, G.F.W. Hemgreen en W.H. Zagwijn voor geologische informatie, Th.W. Kuyper voor stimulerende theoretische en methodologische discussies, en J.F. Veldkamp voor nomenclatorisch advies.

1. E.J. Weeda, 1980. *Phyteuma spicatum* L., in J. Mennema, A.J. Quené-Boterbrood & C.L. Plate (red.), Atlas van de Nederlandse Flora 1: 163. Amsterdam.
2. E.J. Weeda, 1985. *Phyteuma nigrum* F.W. Schmidt, in J. Mennema, A.J. Quené-Boterbrood & C.L. Plate (red.), Atlas van de Nederlandse Flora 2: 237. Utrecht.
3. K.F.W. Wallroth, 1840. Scholion zu Hampe's Prodrömus Florae Hercyniae. Linnaea 14: 1-158, 529-704. *Phyteuma* komt ter sprake op p. 82, 111 en 557-558.
4. T. Irmisch, 1850. Literatur. Bot. Zeitung 8: 735-741.
5. H. Hoffmann, 1883. Culturversuche über Variation. Bot. Zeitung 41: 321-330.
6. A. Schott, 1891. Ueber das Verhältnis von *Phyteuma spicatum* L. zu *Phyteuma nigrum* Schm. Österr. Bot. Zeitschr. 41: 345-346.
7. H. Heukels & S.J. van Ooststroom, 1956. Flora van Nederland, ed. 14. Groningen.
8. Uit het laagland aan de westzijde van Nijmegen stelde K.V. Sykora een tweetal opnamen van een kanaalberm met *P. nigrum* ter beschikking, die in tabel 2 en fig. 10 zijn verwerkt.
9. E.J. Weeda, 1980. Rapport over het voorkomen van de Zwarte rapunzel (*Phyteuma nigrum* F.W. Schmidt) in Zuid-Twente. Manuscript, Rijksherbarium, Leiden.
10. M.G.C. van Staveren, 1972. Campanulaceae van Nederland. Verslag doctoraal onderzoek, Rijksherbarium, Leiden.
11. R. Schulz, 1904. Monographie der Gattung *Phyteuma*. Geisenheim a. Rh.
12. Vergelijk de kritiek op Schulz' monografie van H. Kunz, 1940. Bemerkungen zu einigen schweizerischen *Phyteuma*-Sippen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 50: 363-378.
13. J. Damboldt, 1976. *Phyteuma* L., in T.G. Tutin c.s., Flora Europaea 4: 95-98. Cambridge.
14. M. Kovanda, 1981. Studies in *Phyteuma*. Preslia 53: 211-238.
15. A.A. Fedorov, 1957. Campanulaceae, in B.K. Schischkin & E.G. Bobrov, Flora USSR 24: 126-450. Moskou/Leningrad.
16. E. van Rompaey & L. Delvosalle, 1979. Atlas van de Belgische en Luxemburgse Flora, ed. 2. Meise.
17. E. Garve, 1987. Atlas der gefährdeten Gefäßpflanzenarten in Niedersachsen und Bremen. Niedersächsisches Landesverwaltungsamt, Hannover.
18. H. Ulbricht & W. Hempel, 1967 ('1966'). Verbreitungskarten Sächsischer Leitpflanzen, 2. Reihe. Ber. Arbeitsgem. Sächs. Bot., N.F. 7: 71-73 + Karte 35.

14. F. A. C. de Wever, Manuscript-aantekeningen (ongedateerd) in het Natuurhistorisch Museum te Maastricht.
15. De officiële aanduiding luidt thans 'kalkfaciës van de Bückebergformatie'. Aan de Nederlands-Duitse grens dagzomen Wealden-afzettingen in de bedding van de Glanerbeek (tussen de twee voormalige kloosters die hier aan weerszijden van de grens liggen). Dit is juist de plek waar in 1844 *P. nigrum* voor het eerst in Twente werd verzameld! Het mag nauwelijks een toeval heten dat de vinder een geoloog was: W. C. H. Staring, de vader van de Nederlandse geologiebeoefening. In 1976 bleek in deze omgeving nog steeds een kleine populatie Zwartblauwe rapunzels voor te komen.
16. De relatief late ontdekking van *Phyteuma nigrum* in het Drentse A-gebied (in 1901) is toe te schrijven aan het feit dat zij zich beperkt tot de middenlopen van dit bekenstelsel, die grotendeels pas in de 20ste eeuw botanisch zijn verkend. Aan de benedenloop van de Drentse A, die in vroeger eeuwen vanuit de 'bewoonde wereld' (d. w. z. de stad Groningen) veel gemakkelijker bereikbaar was, is de plant nimmer aangetroffen. – Hoe de plant Noord-Drenthe heeft bereikt, blijft voorshands een raadsel, maar het is opvallend hoeveel planten een soortgelijk geïsoleerd voorkomen in Noord-Drenthe vertonen: als voorbeelden zijn te noemen *Carex appropinquata*, *C. sylvatica*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Crepis paludosa*, *Gagea spathacea* en *Sanicula europaea*.
17. N. Hylander, 1943. Die Grassameneinkömmlinge schwedischer Parke. Uppsala.
18. Literatuurverwijzingen bij Schulz⁷ (p. 85: noot 31) en Kovanda¹⁰ (p. 228: noot 2). Zie ook Ulbricht & Hempel.¹³
19. E. Hultén, 1950. Atlas över växternas utbredning i Norden. Stockholm.
- F. H. Perring & S. M. Walters, 1976. Atlas of the British Flora, ed. 2. East Ardsley.
20. Omtrent het voorkomen van beide soorten in de omgeving van Breda heerst enige verwarring. Bewesten deze stad staat alleen *P. nigrum*; de opgave van *P. spicatum* voor atlasblok 50.12 [Atlas Ned. Flora 1, zie noot 1] is onjuist. Bezuiden de stad heeft vermoedelijk nooit anders dan *P. spicatum* gestaan. Een SBB-opgave van *P. cf. nigrum* voor De Maaien bij Chaam in atlasblok 50.34 (1978) bleek achteraf op wortelbladeren van *Valeriana dioica* betrekking te hebben (meded. J. M. A. Cools). – Problematisch is alleen een opgave van Kuijper van Wäschpenning. Deze vermeldt in 1826 *P. spicatum* voor de omstreken van Breda. In 1828 voegt hij daaraan toe een opgave van '*Phyteuma rapunculus* Pers.' met violette bloemkroon (*corolla violacea*), die in het Ulvenhoutse bos zou groeien. *Phyteuma spicatum* *ß rapunculus* Pers. geldt als een synoniem van *P. nigrum*. In 1842 werd het genoemde bos bezocht door Van der Trappen, die er op aanwijzing van voornoemde Kuijper Rapunzels verzamelde. Hij stelt met nadruk alleen de roomwit bloeiende *P. spicatum* te hebben gevonden. Ook latere bezoekers van het bos hebben daar, tot op heden, enkel *P. spicatum* en geen *P. nigrum* aangetroffen. Wellicht doelt Kuijper op planten van *P. spicatum* die bij wijze van uitzondering violet bloeiden.
- J. A. B. Kuijper van Wäschpenning, 1826/1828. Eerste naamlijst ...: 11; Tweede naamlijst ...: 15. Breda.
- J. E. van der Trappen, 1852. Bijdrage tot de kennis aan Neerland's Flora: 36. 's-Gravenhage.
21. Door H. D. Dissen is de veronderstelling geopperd dat de plant bij Denekamp door J. B. Bernink zou zijn uitgezet. Volgens R. Luiken staat inderdaad vast dat Bernink bepaalde planten op het landgoed Singraven heeft geïntroduceerd, onder meer vanuit het Bentheimerwoud. Het is echter onwaarschijnlijk dat *P. spicatum* daarbij was: deze soort is bij Bentheim pas in 1971 ontdekt⁵⁶ en andere vindplaatsen in het Duitse grensgebied zijn niet of nauwelijks bekend. Als Bernink een Rapunzel had willen uitzetten, zou de Zwartblauwe rapunzel een veel meer voor de hand liggende keuze hebben gevormd dan de Witte. Bovendien is *P. spicatum* niet alleen van Singraven, maar ook van enige andere plekken bij Denekamp bekend (al zou men dat uiteraard aan secundaire vestiging vanuit een punt van introductie kunnen toeschrijven).
- H. D. Dissen, 1970. Flora en vegetatie van het landgoed "Singraven". Ingenieursstudie LH Wageningen/RIN Leersum.
- R. Luiken, 1957. Menselijk ingrijpen. De Levende Natuur 60: 142–143.
22. L. Vuyck, 1902. Prodrómus Florae Batavae, ed. 2, I(2). Nijmegen.
- H. Heukels, 1910. De Flora van Nederland 3. Leiden/Groningen.
23. H. Eikelenboom, 1982. De Pelterheggen. Rapport Ver. Behoud Natuurmon. Ned., 's-Graveland.
24. J. M. A. Cools, in druk. Atlas van de Noordbrabantse flora. Aangevuld met ongepubliceerde gegevens, door J. M. A. Cools meegedeeld.

25. In 1972 in 6 exemplaren aangetroffen op een grazige plek langs struweel op een dijk in Zeeuwsch-Vlaanderen. Zie M.A. Buise, 1977. Het Groot Eiland centraal: 85–86. Rapport Vogelwacht Oost-Zeeuwsch-Vlaanderen "De Steltkluit".
26. Mededelingen J.H.P. Cortenraad. Zie ook J. Cortenraad & T. Mulder (ter perse), De achteruitgang van een aantal Zuidlimburgse bosplanten nader beschouwd (verschijnt in Natuurh. Maandbl.).
27. Herbariumetiket M.J. Blijdenstein, 1904 (in Rijksherbarium, Leiden).
28. Brief P.A. Bakker d.d. 11.I.1980. – Door H.P.J.J. Cuppen (mond. meded.) werd *P. nigrum* enige jaren geleden nog in een bosje in de omgeving van Brummen aangetroffen.
29. J.H. Willems, 1973. Botanische aspecten van het Leudal en omgeving, in T. Lemaire (red.), Het Leudal: 55–77. Haalen.
J.H. Willems, 1980. De Witte rapunzel in het Leudalgebied. Rondom het Leudal 20: 16–18.
30. J. Mennema, 1973. Een vegetatiewaardering van het stroomdallandschap van het Merkske (N.-Br.), gebaseerd op een floristische inventarisatie. Gorteria 6: 157–179.
31. J. van Andel, R.A. Wesselingh & H.J. van Donk, 1988. The performance of progeny groups from two populations of *Phyteuma nigrum*, with particular reference to the chance of survival or extinction. Acta Bot. Neerl. 37: 165–169.
32. V. Westhoff & A.J. den Held, 1975. Plantengemeenschappen in Nederland. Zutphen.
33. H. Doing, 1962. Systematische Ordnung und floristische Zusammensetzung niederländischer Wald- und Gebüschgesellschaften. Wentia 8.
H. Doing, 1963. Übersicht der floristischen Zusammensetzung, der Struktur und der dynamischen Beziehungen niederländischer Wald- und Gebüschgesellschaften. Meded. Landbouwhogeschool Wageningen 63(2).
34. J.M.M. van den Broek & W.H. Diemont, 1966. Het Savelsbos, bosgezelschappen en bodem. Wageningen.
35. Bostypologie volgens S. van der Werf, in druk. Natuurtechnisch bosbeheer.
36. R. Luiken, 1957. Drie Flora's. De Levende Natuur 60: 189–202.
37. J.W.D. Loo de & R.A.B. Luiken, 1965. De Twentse flora in vergelijking met die van het Duitse grensgebied. Wetensch. Meded. KNNV 56: 23–34.
38. J. Wtewaall, 1836. Het Beekberger woud. Tijdschr. Nat. Gesch. & Physiol. 3: 1–6.
39. J.M. Duiven, 1939. *Primula vulgaris* Huds. (s. acaulis). De Levende Natuur 44: 96.
40. O. de Bruijn, 1977. De zeggen in het stroomgebied van de Drentsche A, deel 2: *Carex*-flora: 135-142 + tabel 25. Doctoraalverslag Lab. Plantenoec., Haren.
41. R. Staal, 1929. Uit Drente. De Levende Natuur 33: 303.
42. Herbariumetiketten J.G. Sloff, 1936/37 (in Rijksherbarium, Leiden).
43. Vergelijk noot 48.
44. V. Westhoff, P.A. Bakker, C.G. van Leeuwen, E.E. van der Voo, 1973. Wilde Planten 3: 252, 277. Amsterdam. – De opgave voor het Beekbergerwoud op p. 254 berust op een vergissing.
45. Mededeling W. Anema.
46. H.J.W. Schimmel, 1955. De Drentse beekdalen 2: de beekdalgroenlanden. De Levende Natuur 58: 81–90.
47. E. Oberdorfer, 1983. Pflanzensoziologische Exkursionsflora, ed. 5. Stuttgart.
48. Voor soorten die in minder dan 16 opnamen voorkomen, bedraagt de verwachting – bij evenredige verdeling over beide groepen – voor de opnamengroep met *P. spicatum* minder dan 5. In dit geval is de chi-kwadraat-toets niet toepasbaar. Twee voorbeelden mogen illustreren dat bij minder frequent optredende soorten inderdaad het toeval een te grote rol kan spelen. *Equisetum arvense* werd tijdens het onderzoek 12 maal samen met *P. nigrum* en slechts eenmaal met *P. spicatum* aangetroffen. Echter, zowel op een thans vernietigde groeiplaats van *P. spicatum* bij Denekamp als op haar Bentheimer lokatie⁵⁶ kwam óók *Equisetum arvense* voor, zodat het toeval is dat deze soort zo laag 'scoort' in de kolom van *P. spicatum*. Eveneens is aan het toeval toe te schrijven dat *Convallaria majalis* in geen van de opnamen met *P. nigrum* voorkomt: op minstens twee plekken in Twente staan ze wel in elkaars buurt, evenals vlak over de grens aan de Ruhenbergerbeek.³⁷
49. J.D. Moerman & E.M. van Zinderen Bakker, 1950. Het Beekbergerwoud, ontstaan en verleden. Ned. Kruidk. Arch. 57: 363–384.
50. C.A. Stace, 1975. Hybridization and the Flora of the British Isles. Londen/New York/San Francisco.

51. O. Ravanko, 1979. Observations from uniform experimental plot on introgression between *Geum urbanum* and *G. rivale* in SW Finland. *Ann. Bot. Fennici* 16: 43–49.
52. H. G. Baker, 1948. Stages in invasion and replacement demonstrated by species of *Melandrium*. *J. Ecol.* 36: 96–119.
53. D. Löve, 1944. Cytogenetic studies on dioecious *Melandrium*. *Bot. Notiser* 1944: 125–213.
54. J. S. L. Gilmour, 1933. The taxonomy of plants intermediate between *Medicago sativa* L. and *M. falcata* L. and their history in East Anglia. *Bot. Soc. Exch. Cl. Brit. Isl.*, report 1932: 393–395.
55. F. W. Schmidt, 1794 ('1793'). *Flora boëmica inchoata* 2. Pragae. — Het standpunt dat *P. nigrum* als ondersoort in *P. spicatum* moet worden opgenomen, wordt voor het eerst ingenomen door G. Rouy, 1908. *Flore de France* 10. Asnières/Paris. Auteurs van Duitse Flora's plachten haar hetzij als soort, hetzij als variëteit op te vatten. Bij Rouy (l.c.) valt op p. 86 te lezen: "Le *P. nigrum* F.-W. Schmidt Fl. Böhm., 2, p. 87; A.DC. Prodr., 7, p. 453... est une autre sous-espèce du *P. spicatum*." De nieuwe combinatie wordt echter niet expliciet gemaakt! Daarom is ook Heywoods – terechte – pleidooi voor de validiteit van Rouy's ondersoortsnamen hier niet van toepassing. (Zie V. H. Heywood, 1958. The interpretation of binary nomenclature for subdivisions of species. *Taxon* 7: 89–93.) Wel wordt door Rouy op p. 85 expliciet (en dus geldig) een subsp. *ambigens* geïntroduceerd, waaronder blijkens de opgegeven vindplaatsen deels *P. nigrum*, deels *P. gallicum* R. Schulz moet worden verstaan. Het type van *P. nigrum* wordt echter uitgesloten, zodat de naam *Phyteuma spicatum* subsp. *ambigens* niet als synoniem van *P. nigrum* mag worden gebruikt.
56. G. Dirkse, J. A. Hoekstra & W. Loode, 1973. *Carex brizoides* L. en *Phyteuma spicatum* L. bij Bentheim. *Gorteria* 6: 150–152.