

Nova Flora Neerlandica

LYCOPODIOPSIDA & POLYPODIOPSIDA

Wolfsklauwen, Biesvarens,
Paardestaarten & Varens

Redactie

R. Haveman, R.H.M.J. Lemmens, E.L.A.N. Simons,
I. de Ronde en J.H.J. Schaminée

Auteurs

S. Gonggrijp, R. Haveman, B. Hendriks, A.A.M. van Lammeren,
R.H.M.J. Lemmens, C.W. Quist, J.H.J. Schaminée, E.L.A.N. Simons,
E.J. Slootweg en W.P. de Winter

Fotoplaten

W.P. de Winter

Koninklijke Nederlandse Botanische Vereniging

Colofon

Copyright tekst S. Gonggrijp, R. Haveman, B. Hendrikx, A.A.M. van Lammeren, R.H.M.J. Lemmens, C.W. Quist, J.H.J. Schaminée, E.L.A.N. Simons, E.J. Slootweg en W.P. de Winter

Redactie R. Haveman, R.H.M.J. Lemmens, E.L.A.N. Simons, I. de Ronde en J.H.J. Schaminée

Fotografie W.P. de Winter (fotoplaten), Joop Schaminee (vegetatiefoto's)

Vormgeving en opmaak Villa Grafica

© 2021, KNNV Uitgeverij, Zeist

1^e druk

ISBN 978 90 5011 8026

NUR 428

Natuur ontdekken en beleven

KNNV Uitgeverij is dé uitgever van informatieve boeken over natuur & landschap. Daarmee geeft de uitgeverij waardevolle kennis door aan een breed publiek. Zo dragen we bij aan de bescherming van de Nederlandse natuur én aan het plezier dat u eraan beleeft.

Niets uit deze uitgave mag worden vermenigvuldigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, microfilm, fotokopie of op welke andere wijze dan ook, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de uitgever.

No part of this book may be reproduced in any form by print, photocopy, microfilm or any other means without the written permission from the publisher.

Inhoud

Voorwoord	7
1. Algemene inleiding	
1.1 Het project Nova Flora Neerlandica	8
1.2 Uitgangspunten en conventies	9
1.3 Fotografie	12
2. Inleiding op de Lycopodiopsida en Polypodiopsida	
2.1 Systematiek	14
2.2 Bouw en ontwikkeling	14
2.3 Ecologie en standplaats	15
2.4 Sleutel tot de families	16
LYCOPODIOPSIDA	
Wolfklauwen en Biesvarens	
1. Lycopodiaceae	18
2. Isoëtaceae	35
POLYPODIOPSIDA	
Paardestaarten en Varens	
3. Equisetaceae	42
4. Ophioglossaceae	76
5. Osmundaceae	86
6. Salviniaceae	92
7. Marsileaceae	100
8. Pteridaceae	107
9. Dennstaedtiaceae	116
10. Cystopteridaceae	120
11. Aspleniaceae	130
12. Woodsiaceae	158
13. Onocleaceae	160
14. Blechnaceae	166
15. Athyriaceae	170
16. Thelypteridaceae	174
17. Dryopteridaceae	183
18. Polypodiaceae	231
Literatuur	240
Verklarende woordenlijst	259
Appendix A	268
Index wetenschappelijke namen	269
Index Nederlandse namen	275

Bijdragen

Redactie

Rense Haveman (hoofdredactie)

Roel Lemmens (algemene redactie)

Erik Simons (algemene redactie)

Iris de Ronde (eindredactie)

Joop Schaminée (plantensociologie)

Bijdragen

Sipke Gonggrijp (Polystichum)

Rense Haveman (Algemene inleiding, Dennstaedtiaceae)

Bart Hendrikx (Dryopteris)

André van Lammeren (Salviniaceae)

Roel Lemmens (Inleiding op de Lycopodiopsida en Polypodiopsida, Lycopodiaceae, Isoëtaceae, Ophioglossaceae,

Osmundaceae, Marsileaceae, Dennstaedtiaceae, Cystopteridaceae, Athyriaceae, Thelypteridaceae, Inleiding

Dryopteridaceae, Dryopteris, Polystichum)

Casper Quist (Blechnaceae)

Joop Schaminee (habitatfoto's)

Erik Simons (Inleiding op de Lycopodiopsida en Polypodiopsida, Pteridaceae, Woodsiaceae, Onocleaceae)

Erik Slootweg (Cyrtomium)

Wim de Winter (Fotografie, Equisetaceae, Aspleniaceae, Polypodiaceae)

Voorwoord

Het idee voor een nieuwe wetenschappelijke flora in de traditie van de *Flora Neerlandica* ontstond tijdens een autorit met Joop Schaminée – toenmalig voorzitter van de Koninklijke Nederlandse Botanische Vereniging – en Iris de Ronde van Texel naar Wageningen, augustus 2014. Na enkele verkennende gesprekken werd een aantal mensen bij elkaar geroepen, om dit idee verder uit te werken. Vanuit de KNBV vormden deze mensen – Jan van Groenendael, Joop Schaminée, Nils van Rooijen, Iris de Ronde en ondergetekende – het bestuur van de nieuw opgerichte sectie Taxonomie, waaronder het project *Nova Flora Neerlandica* langzaam werd vormgegeven. Later werd dit team versterkt met Laurens Sparrius, om de samenwerking met FLORON vorm te geven. In de eerste twee jaar is er veel vergaderd, veel gepraat, veel afgetast. Ideeën werden geboren, veel sneuvelen, sommige overleefden. Ruim twee jaar na ons Texelbezoek, op 11 november 2016, werd met een symposium *Taxonomisch onderzoek aan de Nederlandse flora* in Leiden de aftrap gegeven voor de *Nova Flora Neerlandica*. Sindsdien zijn vierehalf jaar verstreken en is het eerste deel van de beoogde flora klaar. Dat is niet zonder slag of stoot gegaan. Waar het bestuur in aanvang de ideeën vormde moesten deze in de praktijk gebracht worden door de redactie. Deze is gedurende de jaren uitgebreid, van de drie Texelreizigers naar zes personen: Erik Simons, Roel Lemmens en Wim de Winter zijn het team komen versterken. Zonder Erik en Roel zou deze flora er nooit gekomen zijn, zij hebben grootse bergen verzet. De platen van Wim zijn zo subliem dat de flora een totaal ander karakter zou hebben als ze niet opgenomen zouden zijn – saaier, minder aansprekend, en veel minder duidelijk ook.

Vanaf het begin bestond de overtuiging dat de *Nova Flora Neerlandica* er niet zou kunnen komen zonder medewerking van tal van auteurs uit het veld, zowel beroepstaxonomen als ervaren amateurs. Dat is ook duidelijk als je dit eerste deel van de *Nova Flora Neerlandica* doorbladert. Nederland kent een traditie van varenonderzoek, en verschillende deskundigen hebben bijgedragen aan deze uitgave. Het is van meet af aan een van de doelen van het project geweest om liefhebbers van de wilde flora bij elkaar te brengen. Ook dat is met

horten en stoten gegaan. In het begin konden we lezingdagen organiseren, maar de laatste twee jaar is het daar niet meer van gekomen door de beslommingen die het redactie- en schrijfwerk met zich meebracht. De organisatie van het werk en het daadwerkelijke redactiewerk slokte zoveel van de tijd op dat er nauwelijks tijd en focus overbleef voor de contacten. Ondanks dit alles hebben de auteurs hun bijdragen geleverd, en zonder hun bijdrage zou deze flora er niet zijn geweest. Heel hartelijk dank voor jullie inzet!

De teksten van deze flora zouden in het laatste stadium kritisch beoordeeld worden door Peter Hovenkamp, pteridioloog bij Naturalis. Helaas heeft hij de laatste fases van het schrijven en de publicatie van deze flora niet kunnen meemaken: een noodlottig ongeval tijdens een excursie in het Gunung Mulu National Park in het Maleisische deel van Borneo werd Peter fataal. Zijn kritische blik was ongetwijfeld van grote toegevoegde waarde geweest voor deze flora en de pteridologie heeft in hem een groot kenner verloren.

Aan het begin van een groot project weet je vaak niet waarheen het je zal leiden, en dit project is daarop geen uitzondering. De eerste stap is nu gezet, en ik verwacht dat er nog vele zullen volgen. Ik hoop dat door de uitgave van dit eerste deel van de *Nova Flora Neerlandica* hernieuwd enthousiasme zal ontstaan voor volgende delen. Als redactie en schrijvers hebben we hiervoor de eerste stappen gezet, en we hopen dat we samen met de grote groep enthousiaste beroeps- en amateurbotanici in dit land verder aan de slag kunnen met dit project. Ik vertrouw er op dat het eerste deel van de *Nova Flora Neerlandica* zal bijdragen aan het onderzoek naar, de kennis over, en de betere bescherming van de Nederlandse flora in het algemeen en de interessante groep planten die hier in behandeld wordt in het bijzonder.

Zetten, kerst 2020

Rense Haveman

×*oellgaardii* Stoor, Boudrie, Jérôme, K.Horn & Bennert en *D. ×zeilleri* (Rouy) Holub, respectievelijk *D. alpinum* × *D. complanatum*, *D. alpinum* × *D. tristachyum* en *D. complanatum* × *D. tristachyum*). Al deze taxa zijn diploïd: $2n = 46$, en dit zou reticulate evolutie mogelijk maken in dit relatief jonge genus (Aagaard et al. 2009). Toch zijn de taxa morfologisch doorgaans goed te herkennen. Dit kan worden verklaard doordat F1-hybriden vaak voorkomen en lang blijven bestaan door klonale vermeerdering, maar helemaal of grotendeels steriel zijn en terugkruisingen van de hybriden met de oudersoorten dus niet of nauwelijks optreden (Schnittler et al. 2019). Gemengde populaties van vier, vijf, of zelfs alle zes taxa zijn bekend uit Centraal-Europa, en daar zijn deze soms ook moeilijk te onderscheiden, maar elders komen de taxa vaak allopatrisch voor. Overigens kunnen de hybriden ook zonder de oudersoorten voorkomen. Triploïden en tetraploïden zijn enkele malen aangetroffen. Er is wel beweerd dat de basale soorten voorkomen in toendra-achtige vegetatie en open bos, terwijl de hybride taxa vaak zijn te vinden in sterk door de mens beïnvloede habitats (Hanusova et al. 2014). De sporofyten kunnen groepen vormen, die tientallen of zelfs honderden jaren kunnen blijven bestaan.

Basischromosoomgetal $x = 23$.

1. *Diphasiastrum tristachyum* (Pursh) Holub - Kleine wolfsklauw

Preslia 47: 108 (1975).

Synoniemen: *Lycopodium tristachyum* Pursh, *Diphasium tristachyum* (Pursh) Rothm., *Lycopodium complanatum* L. var. *chamaecyparissus* (A.Braun) Döll.

Kruipende chamaefyt. *Hoofdstengel* ondergronds kruipend op een diepte van 5-12 cm, met verspreide wortels aan onderzijde. *Takken* rechtopstaand, tot 20(-30) cm lang, 1-2 mm breed, in bundels bij elkaar, vertakt, zwak afgeplat, aan de onderzijde berijpt. *Onvruchtbare bladeren* vrij ver uit elkaar op de hoofdstengel en steel van de sporenaar, dicht opeen op takken, aanliggend, 2-2,5(-3,5) mm lang, spits, grijsig groen tot iets blauwig groen, zijbladeren op takken weinig verschillend van dorsale en ventrale bladeren, op de rug stomp, ventrale bladeren weinig kleiner dan dorsale bladeren. *Vruchtbare bladeren* driehoekig, 2-3,5 mm × 1,5-3 mm, gelig tot bleek bruin, geleidelijk toegespitst, dicht opeen in aren die met

(1-)2-4(-7) bijeen staan op een steel van 3-12 cm lang, die is aangehecht aan het eind van takken en naar boven vertakt in steeltjes van ca. 1 cm lang, aren 1,5-3 cm lang en 2-3 mm breed. Sporen enigszins hoekig, oppervlak met netvormig patroon, rijp in juli-september.

Chromosoomgetal $2n = 2x = 46$.

Standplaats: *D. tristachyum* groeit in heides, heischrale graslanden en lichte bossen, voornamelijk in vastgelegde zandverstuivingen (Weeda et al. 1985), en ze is eenmaal aangetroffen in de duinen (Schiermonnikoog). Ze kan worden gevonden op kalkarme en stikstofarme, zure, vaak matig droge, zandige bodems. *D. tristachyum* heeft een voorkeur voor relatief lichte plekken, vaak samen met *Calluna*, *Erica* en *Vaccinium*. In de Vogezes (Frankrijk) komt *D. tristachyum* voor op zandsteen, op plekken met noordelijke expositie, tot 600 m hoogte, vooral langs boswegen en op andere door de mens min of meer opengehouden plekken (Muller et al. 2003). Elders in Europa is deze soort tot 1000 m hoogte gevonden, in Zwitserland in het verleden tot wel 1800 m. *D. tristachyum* is een thans zeer zeldzame kensoort van het *Genisto pilosae-Callunetum* (Associatie van Struikhei en Stekelbrem; Stortelder et al. 1996; De Ronde 2017).

Verspreiding: *D. tristachyum* heeft een tamelijk groot areaal in de gematigde delen van het noordelijk halfrond, zowel in oostelijk Noord-Amerika als Europa en mogelijk in westelijk Azië. In Europa komt ze voor van zuidelijk Scandinavië zuidwaarts tot de noordelijke Apennijnen in Italië, oostwaarts tot in Rusland, maar het verspreidingsgebied is versnipperd. In België is *D. tristachyum* zeer zeldzaam in de Kempen en de Ardennen, in Groot-Britannië is de soort bekend uit het verleden, maar thans geldt ze nu als uitgestorven. In Frankrijk komt ze slechts plaatselijk voor en is in het geheel zeldzaam. Hoewel *D. tristachyum* de algemeenste *Diphasiastrum*-soort is in Noord-Duitsland,

Diphasiastrum tristachyum

- A fertiele scheut (— = 5 cm)
- B steriele scheut (— = 1 cm)
- C rhizoom (— = 5 cm)
- D takdeel (boven- en onderzijde) (— = 1 mm)
- E sporenaar (— = 5 mm)
- F takeinde met sporenaren (— = 1 cm)



is ze daar sterk afgenomen, hetgeen ook geldt voor de rest van Duitsland (Philippi 1990). In grote delen van Zwitserland en Oostenrijk ontbreekt *D. tristachyum* zelfs helemaal, en in Oost-Europa is de soort vrij zeldzaam. In Nederland was Kleine wolfsklauw voor 1950 vrij algemeen op de hogere zandgronden in Gelderland, Overijssel en Drenthe, maar ze is sindsdien sterk achteruitgegaan. Nu komt ze nog lokaal voor op de Veluwe en op enkele plekken in de Achterhoek en Overijssel. In 2011 is een nieuwe groeiplaats ontdekt bij Rhaan in Overijssel, op een rivierduin langs de Regge (Zonderwijk 2015). Ze is vrij recentelijk ook gevonden op een paar plaatsen in Drenthe en een keer op Schiermonnikoog, maar lijkt daar nu weer verdwenen.

Een belangrijke oorzaak voor de achteruitgang lijkt de toegenomen stikstofconcentratie in de arme zandbodems waarop deze soort groeit, waardoor de symbiose tussen de gametofyt en mycorrhizae wordt verstoord. In 2004 werd het aantal groeiplaatsen op de Veluwe op vijf tot acht geschat. *D. tristachyum* staat op de meest recente Rode Lijst als ernstig bedreigd (Sparrius et al. 2014). Toch zijn er soms nog nieuwe vestigingen, zoals langs de Regge in Overijssel. In de Vogezen (Frankrijk) is geconstateerd dat successie naar bos schadelijk is voor de populaties van *D. tristachyum*, en dat het voortbestaan van deze soort mogelijk afhankelijk is van ingrepen door de mens, zoals het plaatselijk verwijderen van struiken en bomen en het creëren van open bodems. In het algemeen kan worden gesteld dat *D. tristachyum* in heel Europa wordt bedreigd door biotoopvernietiging en luchtverontreiniging, en dat bescherming nodig is.

Biologie: De kieming van sporen vindt plaats op open, verstoorde bodem, zoals na brand of na het omvallen van bomen. De gametofyten zijn knolvormig, blijven ondergronds en vormen een symbiose met mycorrhizae; ze zijn heterotroof. De sporofyt ontwikkelt zich pas 5-6 jaar later, na bevruchting. De ondergrondse kruipende stengels kunnen zich vanaf de plek waar de sporofyt zich oorspronkelijk heeft gevestigd radiaal uitspreiden, aan de achterzijde afsterven en zo uiteindelijk heksenkringen vormen tot wel 70 m in doorsnede. Op de noordelijke Veluwe bevindt zich zo'n heksenkring, hoewel deze in de laatste jaren zijn typische vorm heeft verloren door obstakels in de vorm van bomen. Er is gemeld dat deze groeiplaats al bestaat vanaf ongeveer 1920; in de jaren

70 van de vorige eeuw was de kring 24 m in doorsnede. Zoals de meeste wolfsklauwen is *D. tristachyum* slecht bestand tegen concurrentie van andere planten. Wanneer het bos te dicht wordt, beginnen de planten te kwijnen en vormen geen sporenaren meer. Ze kunnen zich dan nog wel jaren handhaven, vaak in een schaduwvorm. In Scandinavië, België en Duitsland is gemeld dat *D. tristachyum* profiteerde van heidebranden. De ondergrondse stengels kunnen brand overleven.

Variatie en andere taxa: In het verleden is ook *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub (= *Lycopodium complanatum* var. *anceps*; Vlakke wolfsklauw) gemeld voor ons land, maar deze waarnemingen zijn onjuist, of op zijn minst onbetrouwbaar. Bewijs van het voorkomen van deze soort in de vorm van herbariumcollecties ontbreekt. Er zijn meldingen uit 1841 van de Leusdense Berg bij Amersfoort en 1880 van Hoenderloo op de Veluwe, in "ijl bos in stuifzandgebieden". Er zijn meer meldingen van *D. complanatum*, ook uit de 20^e eeuw (zie onder meer De Boer 1936; Heukels 1980a). *D. complanatum* heeft een zeer groot areaal op het noordelijk halfrond. Ze verschilt van *D. tristachyum* in de sterker afgeplatte, meer helder-groene takken en ventrale bladeren die veel kleiner zijn dan de zijdelingse en dorsale.

Verscheidene keren is de hybride tussen beide soorten gemeld, *Diphasiastrum xzeilleri* (Rouy) Holub (Boswolfsklauw). In de *Flora Neerlandica* (Kloos 1948) worden 5 locaties genoemd. De laatste melding was van een dichte *Chamaecyparis*-aanplant in de buurt van Bennekom (Zuid-Veluwe), waar enkele kwijnende stengeltjes zich handhaven, overigens samen met *Lycopodium clavatum*. Uit deze omgeving komt ook een collectie uit 1905, die als zodanig is gedetermineerd. Bij *D. xzeilleri* zijn de ventrale bladeren ook duidelijk kleiner dan de dorsale en laterale, maar het verschil is minder groot dan bij *D. complanatum*; bovendien zijn de zijdelingse bladeren gekield. Deze hybride komt vooral in centraal Europa voor, maar is ook wel gemeld in andere delen van Europa waar *D. tristachyum* voorkomt, en eveneens in Noord-Amerika, hoewel het de vraag is of de Amerikaanse meldingen niet (deels?) hybriden met andere soorten betreffen. Er bestaat al met al nogal wat verwarring rond *D. tristachyum* en *D. xzeilleri*. Zuivere populaties van *D. tristachyum* zijn zeer zeldzaam in dennenbos in centraal Europa, en deze soort komt daar vooral voor in gemengde

populaties met andere soorten en/of hybriden (Hanusova et al. 2014). Voor de meeste van de veronderstelde vondsten van *D. xzeilleri* in Nederland valt niet meer na te gaan of het daadwerkelijk om de hybride ging of om een schaduwvorm van *D. tristachyum*. Het laatste is waarschijnlijker, gezien de hoogst twijfelachtige meldingen van *D. complanatum* uit ons land. De exemplaren van Bennekom wijken enigszins af van *D. tristachyum* door de groenere kleur en iets meer afstaande en wat meer gekielde zijbladeren, maar de relatief grote ventrale bladeren wijzen eerder op *D. tristachyum* dan op *D. xzeilleri*. Het zou mogelijk zijn dat de plant is meegekomen uit het buitenland met plantmateriaal bij aanleg van de bosaanplant, maar het is aannemelijker dat het een kwijnende schaduwvorm van *D. tristachyum* betreft, die als relict is te beschouwen uit tijden dat de standplaats ter plekke opener was.

Bijzonderheden: Sporen van *D. complanatum* en *D. alpinum* worden in de traditionele geneeskunde in Europa en Noord-Amerika wijdverbreid gebruikt op wonden en eczeem, en een aftreksel van *D. complanatum* planten werd gebruikt om ontstekingen, nier- en blaasproblemen, huidklachten en neurologische aandoeningen te behandelen. Waarschijnlijk zal *D. tristachyum* op overeenkomstige manieren worden gebruikt. Alkaloiden van het lycopodaan en lycodaan type komen algemeen voor in *Diphasiastrum*, en sommige van deze verbindingen vertoonden in testen activiteit tegen protozoën, anti-oxidant werking en remden de werking van acetylcholine in ratten (Halldorsdottir et al. 2015).

2. Huperzia Bernh.

Journ. Bot. (Schrader) 1800(2): 126 (1801).

Literatuur: Dostál 1984; Weeda et al. 1985; Øllgaard 1990; Philippi 1990; Hovenkamp 2020.

Overblijvende, kruidachtige planten met rechtopstaande of opstijgende, gaffelvormig vertakte stengel, zijtakken ± even lang; xyleem radiaal gerangschikt. Wortels alleen bij de basis van de plant. Onvruchtbare en vruchtbare bladeren gelijkvormig, spiraalvormig gerangschikt, naaldvormig, vrij dik en stijf, spits; vruchtbare bladeren bijeen net onder de top van de stengel. Sporangïën okselstandig, niervormig, zeer kort gesteeld, gelig.

Huperzia s.l. is bijna kosmopolitisch, en komt voor van de tropen tot arctische en alpiene gebieden, met ± 300 bekende soorten. In 2015 stelden Field et al., gebaseerd op een fylogenetische studie, voor om het genus in drieën te splitsen: *Huperzia* s.str., met ongeveer 15 soorten, vooral in de gematigde streken van het noordelijk halfrond, *Phlegmariurus*, met ruim 250 soorten, voornamelijk epifytisch in de tropen, en *Phylloglossum*, met één semi-aquatische soort in de gematigde streken van het zuidelijk halfrond. In Nederland komt slechts één soort voor, behorend tot *Huperzia* s.str. De herkenning van de soorten in *Huperzia* is nogal eens problematisch vanwege de grote plasticiteit van soorten.

Basischromosoomgetal x = 11.

1. Huperzia selago (L.) Bernh. ex Schrank & Mart. - Dennenwolfsklauw

Hort. Reg. Monac: 3 (1829).

Synoniem: *Lycopodium selago* L.

Kruipende chamaefyt. *Stengel* tot 25 cm lang, inclusief bladeren 1-1,5 cm breed, rechtop of opstijgend, alleen aan de voet wortelend, (2-)3-4 maal gaffelvormig vertakt, met rechtopstaande takken. *Onvruchtbare bladeren* dicht op elkaar, naar boven toe afstaand van de stengel maar vaak enigszins naar binnen gekromd, smal lancetvormig, (4-)7-10 mm lang, 1-2 mm breed, vrij donkergroen, soms gelig of bruinig groen, gaafrandig tot zwak getand, spits; bladeren nabij de stengeltop vaak met okselstandige broedknoppen. *Vruchtbare bladeren* gelijk aan onvruchtbare, in een 2-3 cm lang stengeldeel net onder de top van de stengel. *Sporen* stomphoekig en met putjes, 30-40 µm in doorsnede, rijp in juli-oktober. *Chromosoomgetal* 2n = 260-272.

Standplaats: *H. selago* groeit vooral in lichte naaldbossen, maar ook wel in heides, heischrale graslanden, zandgroeven en kruipwilgvegetatie (in de duinen). Op droge tot vochtige, voedselarme maar vaak humeuze, licht zure tot zure zandgrond op licht beschaduwde tot zonnige plekken. In open terrein zoekt de soort vaak noordhellingen op. Op de meeste groeiplaatsen is het grondwater vrij oppervlakkig aanwezig; op dergelijke groeiplaatsen zijn nogal eens elementen van de natte heide aanwezig, waaronder *Lycopodiella inundata*

(Bremer & Oving 2007). *H. selago* kwam in het verleden vooral voor in het *Cladonio-Pinetum sylvestris* (een thans vrijwel verdwenen associatie van het *Dicrano-Pinion*), en meer sporadisch in heides en kruipwilgstruweel (Hommel et al. 1999b). Hommel et al. (2017b) vermelden haar als een zeer zeldzame soort van het *Vaccinio myrtilli-Pinetum sylvestris*.

Verspreiding: Deze soort is wijd verspreid in koude en gematigde streken van het noordelijk halfrond, zowel in Noord-Amerika als Europa en Azië. Zuidwaards is *H. selago* vooral te vinden in bergachtige gebieden, tot op 3000 m hoogte. In Nederland komt ze vooral voor in de Pleistocene gebieden. *H. selago* is zeldzaam in Noord-Brabant, op de Veluwe, in de Achterhoek, de IJsselmeerpolders, Overijssel, Drenthe en Westerwolde en zeer zeldzaam in Zuid-Limburg, zuidelijk Friesland, de kust van Noord-Holland en de Waddeneilanden (Terschelling). Na een sterke achteruitgang in de tweede helft van de 20^e eeuw door luchtverontreiniging, met name door de neerslag van zwaveldioxide (Bremer & Oving 2007), vertoont de soort in de laatste decennia weer een lichte toename. Extreem droge zomers lijken een bedreiging voor de soort te vormen: bij een bezoek aan enkele bekende groeiplaatsen op de Veluwe na de zeer droge zomer van 2018 bleek dat de planten verdroogd en afgestorven waren. In de Rode Lijst wordt *H. selago* geclassificeerd als kwetsbaar (Sparrus et al. 2014). In België wordt zij beschouwd als ernstig bedreigd. In Duitsland en Frankrijk is de soort nog vrij algemeen en niet bedreigd in berggebieden, maar zeldzaam in het laagland.

Biologie: *Huperzia*-sporen bezitten een resistente celwand en kiemen na een lange periode, waarna ze zich ontwikkelen tot langzaam rijpende ondergrondse gametofyten, die een symbiose met schimmels aangaan (Øllgaard 1990). Het is bekend dat de gametofyt 10-20 jaar oud kan worden (Dostál 1984). De vorm van de gametofyt is afhankelijk van de bodemstructuur: van bandvormig in losse bodems tot bijna rond in compacte bodems (Whittier & Storchova 2007). De broedknoppen, die zich vaak bij de stengeltop van sporofyten ontwikkelen, worden beschouwd als sterk gereduceerde takken; in een plant in de Verenigde Staten leken ze uitgegroeid tot korte scheuten (Testo & Gerdes 2015). Ze bestaan uit een blijvende basis met zes blaadjes en een afvallend

bovenste deel, ook met zes blaadjes die een minuscule eindstandige scheut omhullen. Dit bovenste deel wordt door regen en wind verspreid en de broedknoppen kunnen een belangrijke rol spelen bij het handhaven van populaties; voor *Huperzia*-planten van hybride oorsprong is dit vaak de enige vorm van voortplanting. De broedknoppen worden over afstanden tot 60 cm vanaf de moederplant verspreid (Bremer & Oving 2007). Ze zijn in onze streken minder algemeen dan in arctische en alpiene gebieden. Maaien is zeer ongunstig voor deze soort, maar bosontwikkeling eveneens vanwege lichtgebrek. Extensieve begrazing biedt wellicht de beste kansen. De sporofyten kunnen onder gunstige omstandigheden meer dan 20 jaar oud worden, en *H. selago* wordt beschouwd als een langlevende pioniersoort.

Variatie: De taxonomie van *H. selago* is controversieel. Een onderverdeling in drie soorten is voorgesteld, maar fylogenetische analyses ondersteunen dit niet (Xu et al. 2018). Toch kunnen er wel drie morfotypen worden onderscheiden: 'selago' (gematigde tot boreale streken, met afstaande, vaak enigszins getande, groene bladeren en weinig broedknoppen), 'appressa' (noordelijke alpien-boreale tot zuid-arctische streken, met min of meer aanliggende, getande bladeren) en 'arctica' (arctische streken, met min of meer afstaande, bruinige bladeren en veel broedknoppen).

Bijzonderheden: Net als andere wolfsklauwsoorten bevat *H. selago* alkaloiden met acetylcholinesterase-remmende werking. Dit is vooral het geval bij huperzine A, dat in *H. selago* in vrij hoge concentraties (tot 680 µg/g) voorkomt en dat mogelijkheden biedt voor de behandeling van de Ziekte van Alzheimer en de Ziekte van Parkinson (Xu et al. 2018, Czapski et al. 2014). Er bestaan methoden om snel en effectief planten te vermeerderen vanuit broedknoppen in *in-vitro* culturen (Szypula et al. 2013).

Huperzia selago

- A habitus (— = 5 cm)
- B idem (— = 5 cm)
- C apex met sporangia (— = 10 mm)
- D sporofyl (— = 1 mm)
- E stengeltop met broedknoppen (— = 1 cm)
- F broedknop (— = 1 mm)



3. *Lycopodiella* Holub

Preslia 36: 20, 22 (1964).

Literatuur: Dostál 1984; Weeda et al. 1985; Øllgaard 1990; Philippi 1990; Hovenkamp 2020.

Overblijvende, kruidachtige planten met bovengrondse, kruipende hoofdstengel met dorsale, rechtopstaande zijtakken; xyleem in stengels radiaal gerangschikt. Wortels vrij dicht op elkaar geplaatst op de onderzijde van de hoofdstengel. Onvruchtbare bladeren spiraalvormig gerangschikt, naaldvormig, vrij dun, spits. Vruchtbare bladeren verenigd in een aar, verschillend van onvruchtbare bladeren doordat ze verder afstaan; aren alleenstaand, ongesteeld aan het eind van rechtopstaande zijtakken.

Kosmopolitisch, uitgezonderd woestijngebieden; ongeveer 40 soorten, waarvan een inheems in Nederland. Het centrum van evolutie van het genus lijkt zich te bevinden in Zuid-Amerika; daar wordt het grootste aantal soorten gevonden. Hybriden komen nogal eens voor, en dat maakt het onderscheid van soorten soms problematisch. Zo komen er in Noord-Amerika zes soorten voor, sommige diploïd, andere tetraploïd, maar daarnaast ook vele hybriden (Haines 2003). Alleen hybriden tussen soorten met een gelijk ploïdieniveau vormen goed ontwikkelde sporen.

Lycopodiella en *Lycopodium* verschillen in diverse eigenschappen, zoals stengel-anatomie, exine van de sporen, de verspreiding van slijmkanalen, epidermis van de sporangia, en morfologie en habitus van de gametofyt (Wikström & Kenrick 2000). Moleculair-fylogenetisch onderzoek ondersteunt de afscheiding van *Lycopodiella* van *Lycopodium*, die op 210 miljoen jaar geleden (Vroeg-Jura tijdperk) wordt geschat. *Lycopodiella* is monofyletisch.

Het basischromosoomgetal varieert sterk tussen en soms ook binnen soorten: $x = 34, 35, 69, 78, 104, 108, 110, 136, 165$. Er worden vier secties onderscheiden binnen het genus, waarbij *L. inundata* thuishoort in sectie *Lycopodiella*.

1. *Lycopodiella inundata* (L.) Holub

- Moeraswolfsklauw

Preslia 36: 21 (1964).

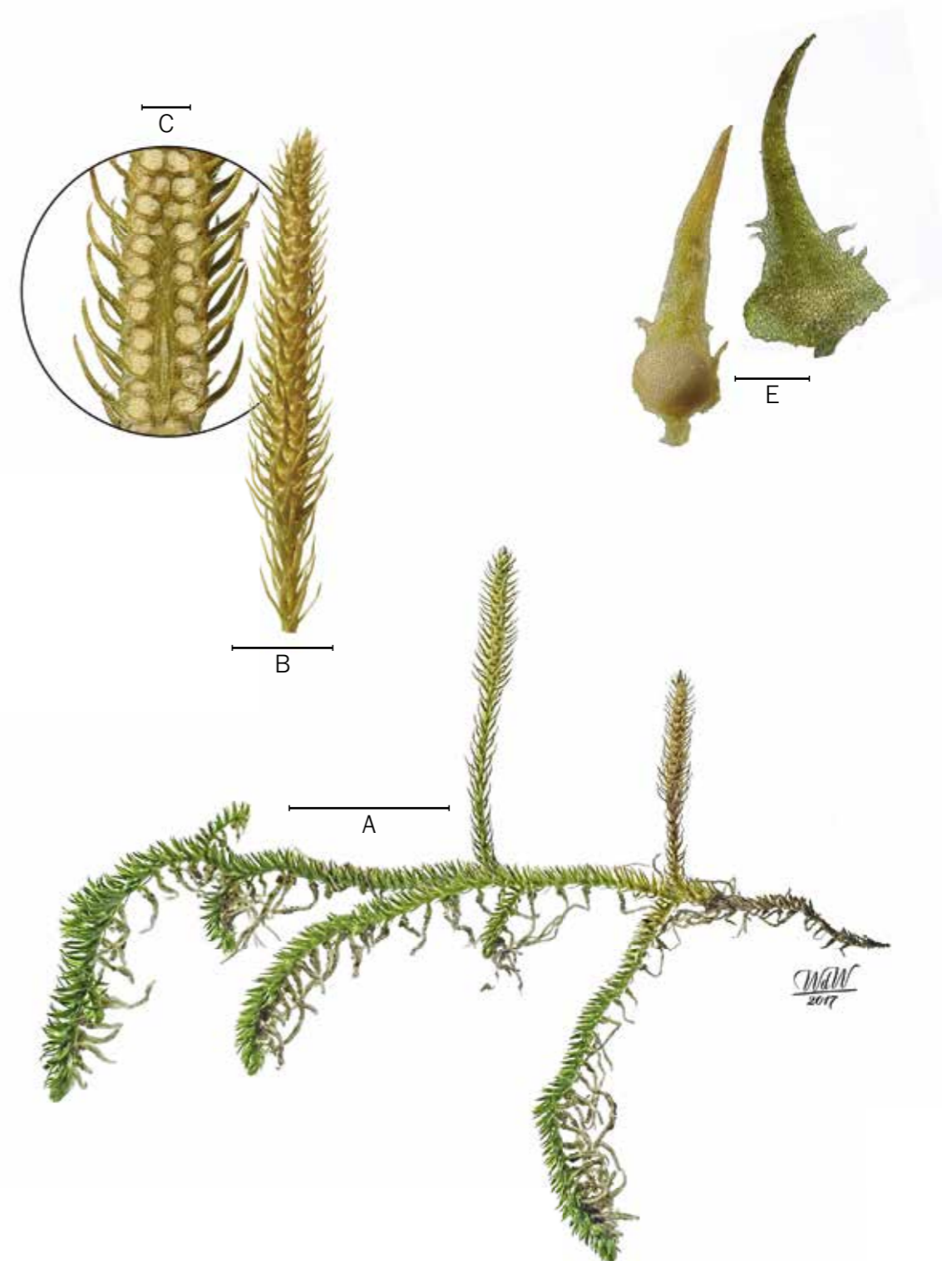
Synoniem: *Lycopodium inundatum* L.

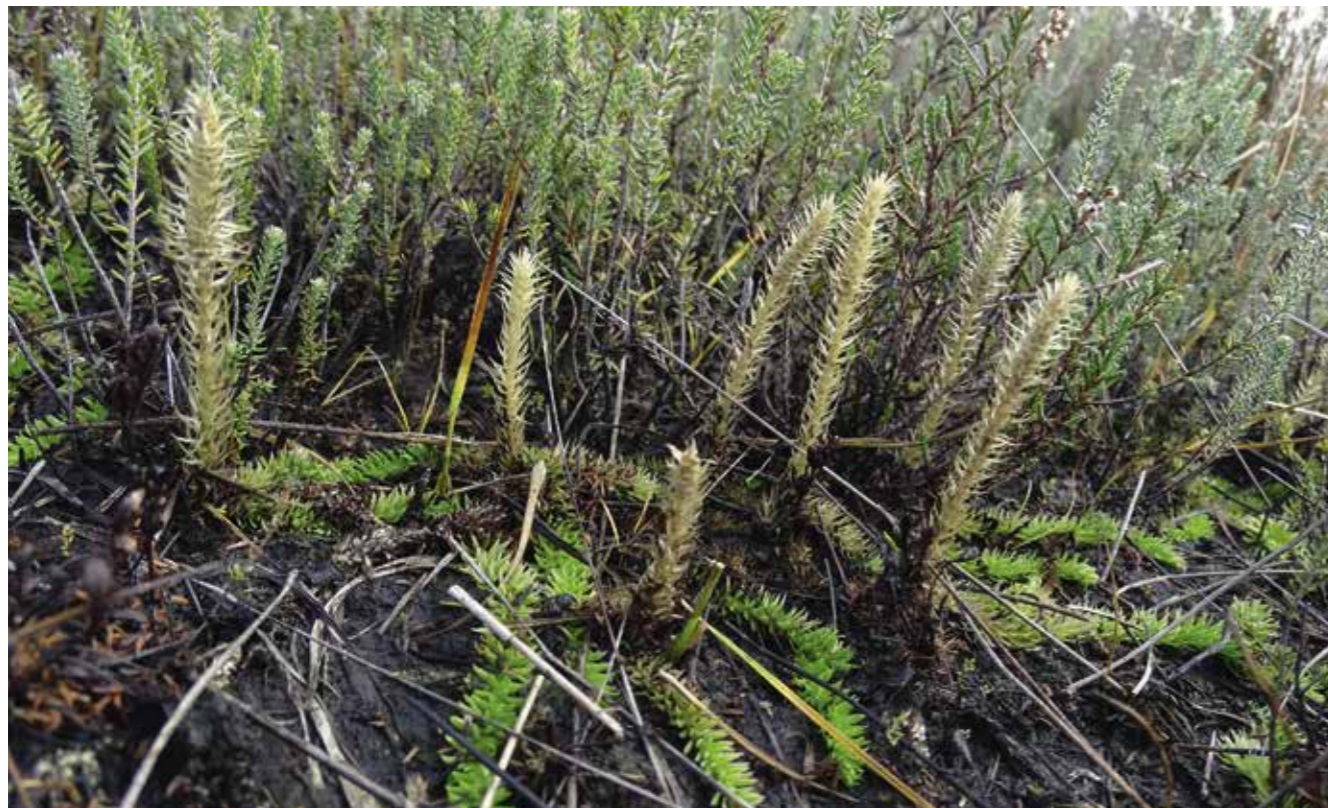
Kruipende chamaeëfyt. *Hoofdstengel* tot 15(-20) cm lang kruipend, bros, met verspreide, vaak gaffelvormig vertakte wortels aan onderzijde over de hele lengte. *Zijtakken* rechtopstaand en onvertakt, tot 10 cm lang, eindigend in een sporenaar. *Onvruchtbare bladeren* op hoofdstengel naar boven gekromd, op zijstengels ± aanliggend, vrij dicht opeen, naaldvormig, 3-6(-8) mm lang, heldergroen, spits, vrij zacht. *Vruchtbare bladeren* vrij dicht opeen in zittende, alleenstaande aren aan het eind van zijtakken, in aanvang groen maar in het najaar geel verkleurend. *Sporen* bolvormig, 40-50 µm in doorsnede, het oppervlak met netvormig patroon, rijp in juli-september(-november). *Chromosoomgetal* $2n = 156$.

Standplaats: *L. inundata* is een pionier, meer dan andere wolfsklauwsoorten. Zij heeft een voorkeur voor zure ($\text{pH} \pm 4,5$), oligotrofe, open, vochtige tot natte zand- of zelden veenbodems in sterk geëxponeerde omstandigheden, vooral in natte heides en langs de oevers van plassen met een wisselend waterpeil. *L. inundata* wordt ook wel gevonden op natte plekken in zandgroeven. In het Verenigd Koninkrijk is gemeld dat de soort een wijde range van bodem-pH's en bodemvochtigheid tolereert (Rasmussen & Lawesson 2002). De groeiplaatsen zijn vaak plaatsen die in de winter en het voorjaar onder water staan, bijvoorbeeld op en langs voetpaden. Kleinschalige verstoring van de bodem in vochtige heide (bijvoorbeeld door afplaggen) bevordert de verspreiding van *L. inundata* omdat er dan voldoende open plekken beschikbaar zijn. Deze pionier verdwijnt snel als de successie voortschrijdt. Het is gesuggereerd dat *L. inundata* in het zuiden van het Verenigd Koninkrijk en Denemarken is verschenen in de tijd dat heides zich verspreidden onder invloed

Lycopodiella inundata

- A habitus (— = 2,5 cm)
 - B sporenaar (— = 5 mm)
 - C idem, lengtedoorsnede (— = 1 mm)
 - D sporofyten (— = 1 mm)
-





Lycopodiella inundata

van menselijke activiteiten (Rasmussen & Lawesson 2002), en dat groeiplaatsen langs meren met fluctuerend waterpeil en schurend ijs in de winter, zoals die bijvoorbeeld in Schotland voorkomen, volledig natuurlijke standplaatsen betreffen. In een studie van een veenput in het Gooi (Van Geel et al. 2017) is aangetoond dat *L. inundata* daar al in het Mid-Holoceen (ca. 6.000 jaar geleden) voorkwam, wellicht in een natuurlijk tot stand gekomen heide. Ze is intolerant voor beschaduwing en eutrofiëring.

L. inundata geldt als een kensoort van het *Lycopodio-Rhynchosporium*, een pioniergemeenschap, waarvoor naast *L. inundata*, *Rhynchospora fusca* en *R. alba* en *Drosera intermedia* kenmerkend zijn (Schaminée et al. 1995b). Minder vaak wordt de soort aangetroffen in natte heide (*Ericetum tetralicis*) en in heischrale graslanden (het meest nog in het *Gentiano pneumonanthes-Nardetum*), meestal als successierelict uit het voorgaande *Lycopodio-Rhynchosporium*.

Verspreiding: *L. inundata* heeft een groot maar onderbroken verspreidingsgebied: Europa van noordelijk Spanje en noordelijk Italië tot de zuidelijke helft van

Scandinavië, oostelijk tot in westelijk Rusland, plaatselijk in China, Japan, en de westelijke en oostelijke kustregio's van de gematigde delen van Noord-Amerika. In de centrale delen van de continenten komt de soort weinig of niet voor. *L. inundata* is in grote delen van Europa niet algemeen en in verschillende landen gaat de soort achteruit als gevolg van habitatvernietiging, eutrofiëring en plaatselijk het verzamelen voor medicinale doeleinden. In Nederland (zie verspreidingsatlas.nl) was de soort algemeen op de hogere zandgronden en in de duinen ten noorden van Bergen, maar tussen 1950 en 1990 is de soort sterk achteruit gegaan als gevolg van biotoopvernietiging, het achterwege blijven van het traditionele heidebeheer en luchtverontreiniging (met name de neerslag van stikstof), waardoor mogelijk de symbiose tussen de gametofyt en mycorrhiza wordt verstoord (Weeda et al. 1985). Als gevolg hiervan werd ze op de Rode Lijst geplaatst. Herstel van het traditionele heidebeheer, met name kleinschalig plaggen, heeft sindsdien geresulteerd in een sterk herstel. Concentraties van vindplaatsen bevinden zich thans in Noord-Brabant, Gelderland (Veluwe en Achterhoek), Utrecht, Overijssel

en Drenthe. Ze is zeldzaam in het westelijk deel van Nederland, Limburg, Friesland en Groningen, iets minder in de kalkarme duinen en op alle Waddeneilanden. De soort is weer van de Rode Lijst afgevoerd (Sparrius et al. 2014).

Biologie: De sporen worden verspreid door de wind, mogelijk soms ook door water. Ze kiemen snel, vaak al in het eerste jaar. De kleine gametofyt (ca. 3 mm in diameter) leeft grotendeels bovengronds, is groen en fotosynthetiseert, is kortlevend, en vormt meestal al binnen een jaar archegonia en antheridia. Endofytische schimmels schijnen belangrijk te zijn voor de kieming van de sporen en de groei van de gametofyt, die dan ook als hemi-saprofyt wordt beschouwd. De kruipende hoofdstengel van de sporofyt kan tot 6 cm per jaar groeien, in uitzonderlijke gevallen meer. Oudere delen van de hoofdstengel sterven spoedig af, zodat takken aparte individuen worden. Aan de basis van rechtopstaande takken ontwikkelen zich knoppen, die na de winter kunnen uitlopen en nieuwe stengels vormen. Op deze wijze ontstaan in enkele jaren losse, niet-samenhangende matten op de bodem (Weeda et al. 1985). In tegenstelling tot eenjarige pioniers heeft *L. inundata* plekken nodig die tenminste gedurende enkele jaren een open vegetatie behouden, bijvoorbeeld door extensieve begrazing (Byfield & Stewart 2007 op plantlife) of waterstandswisselingen.

Variatie: *L. inundata* is weinig variabel. In het verleden zijn enkele ondersoorten beschreven uit Noord-Amerika, maar deze worden nu beschouwd als behorende tot een andere soort of tot een hybride.

Bijzonderheden: De sporen en extracten van de plant worden, net zoals die van andere wolfsklauwsoorten, medicinaal gebruikt in oostelijk Europa en Azië, onder meer om huidziekten, urinewegontstekingen en wonden te behandelen. Extracten van de plant worden in de homeopathische geneeskunde gebruikt, onder andere voor de behandeling van maag- en darmklachten, acute ontstekingen en de Ziekte van Alzheimer. De plant is giftig door de aanwezigheid van alkaloiden. Er is een efficiënte *in vitro* regeneratie methode ontwikkeld, als antwoord op niet-gereguleerde verzameling van planten voor medicinale doeleinden. Alkaloiden kunnen worden geproduceerd in *in vitro* cultuur, maar de celgroei is heel langzaam. Het

gebruik van groeihormonen bleek nodig voor optimale productie (Bienaimé et al. 2015).

4. *Lycopodium* L.

Sp. pl. 2: 1100 (1753).
Literatuur: Dostál 1984; Weeda et al. 1985; Øllgaard 1990; Philippi 1990; Hovenkamp 2020.

Overblijvende, kruidachtige planten met bovengrondse, lange, doorgroeiende, kruipende hoofdstengel en zijdelingse opstijgende zijtakken; xyleem in oudere stengels en takken in evenwijdige banden, in jonge takken vaak radiaal gerangschikt. Wortels op enige afstand van elkaar geplaatst op de onderzijde van de hoofdstengel. Onvruchtbare bladeren spiraalvormig gerangschikt, naaldvormig, vrij dun, met haarachtige hyaliene spits. Vruchtbare bladeren verenigd in een aar, duidelijk verschillend van onvruchtbare bladeren, getand of gekarteld en verbreed aan basis; aren 1-3 bijeen op een korte tot lange, ij-bebladerde steel.

Kosmopolitisch, uitgezonderd woestijngebieden; ongeveer 15 soorten, waarvan een inheems in Nederland.

Tot voor kort werd *Lycopodium* beschouwd als een groot, variabel genus, waarin vaak wel secties werden onderscheiden en dit concept wordt nog steeds wel gevolgd. Moleculair-fylogenetisch onderzoek ondersteunt de afscheiding van zeven monofyletische genera, waaronder *Diphasiastrum*, *Spinulum*, *Huperzia* en *Lycopodiella*; de laatste twee zijn al langer geaccepteerd als aparte genera.

Basischromosoomgetal $x = 34$.

1. *Lycopodium clavatum* L. - Grote wolfsklauw

Sp. pl. 2: 1100 (1753).

Kruipende chamaefyt. *Hoofdstengel* tot 1(-2) m lang kruipend, met verspreide wortels aan onderzijde. *Zijtakken* zijdelings van hoofdstengel, opstijgend, tot 15(-30) cm lang. *Onvruchtbare bladeren* schuin afstaand, vaak naar binnen gekromd, vrij ver uit elkaar op hoofdstengel en steel van sporenaar, dicht opeen op zijtakken, naaldvormig, 3-6 mm lang, heldergroen tot grijsgroen, met tot 2(-4) mm lange glasharen, die de takken een witte glans geven. *Vruchtbare bladeren* dicht opeen in

gesteelde aren die met 1-3 bijeen staan aan het eind van zijtakken en 1-4(-6) cm lang zijn, breed driehoekig, 3-5 mm × 1,5-2 mm, gelig, getand aan de rand en met lange punt. Sporen bolvormig tot enigszins hoekig, 30-35 µm in doorsnede, rijp in juli-augustus.

Chromosoomgetal 2n = 2x = 68; 2n = 3x = 102; 2n = 4x = 136.

Standplaats: *L. clavatum* groeit in droge tot iets vochtige heides, in open naaldbossen en soms in open eiken-berkenbossen. Wanneer het bos te donker wordt, krijgt de soort het moeilijk en zal op den duur verdwijnen. Zij heeft een voorkeur voor open, vaak enigszins verstoorde plekken op zure voedselarme zandbodem en zoekt in heides vaak noordhellingen op. *L. clavatum* is ook gevonden in schrale wegbermen en op stenige plaatsen, bijvoorbeeld in grind-groeven. Ze houdt niet van plekken waar regelmatig water blijft staan en kan slecht tegen brand vanwege de oppervlakkige wortels. *L. clavatum* kwam vroeger vooral voor in het *Cladonio-Pinetum sylvestris* (Korstmossen-Dennenbos, nu bijna verdwenen), maar is nu vaak te vinden in het *Genisto pilosae-Callunetum* (Associatie van Struikhei en Stekelbrem) en het *Vaccinio-Callunetum* (Associatie van Struikhei en Bosbes) (Stortelder et al. 1996; Hommel et al. 1999b; De Ronde 2017).

Verspreiding: Deze soort heeft een zeer groot areaal, dat de koude en gematigde streken omvat, voornamelijk op het noordelijk halfrond, alsmede de bergen in de tropen. Ze ontbreekt in warmere en drogere gebieden, waaronder een groot deel van Zuid-Europa en de grootste delen van Afrika. In Noord-, Midden- en Oost-Europa is de soort algemeen, in West-Europa zeldzamer. In Nederland komt *L. clavatum* vooral voor in de Pleistocene gebieden, met name in het gebied boven de grote rivieren. Vanouds was de soort vrij algemeen in het Midden- en Noord-Nederlandse zandgebied. *L. clavatum* is sinds het midden van de 20^e eeuw sterk achteruitgegaan door biotoopvernietiging en door luchtverontreiniging, met name de neerslag van stikstof, waardoor mogelijk de symbiose tussen de gametofyt en mycorrhiza is verstoord (Weeda et al. 1985; verspreidingsatlas.nl). Vanaf 2005 heeft de soort weer iets van het verloren terrein teruggewonnen, waarschijnlijk dankzij natuurontwikkeling. Concentraties van vindplaatsen bevinden zich in Gelderland (Veluwe), Overijssel en Drenthe. De soort is zeldzaam in

Noord-Brabant, Limburg, de kalkarme duinen en op de Waddeneilanden (recent alleen op Terschelling). Ondanks dit herstel staat *L. clavatum* nog steeds als bedreigd op de Rode Lijst (Sparrus et al. 2014); in België en Duitsland wordt *L. clavatum* geassocieerd als kwetsbaar. In de IUCN Red List is deze soort opgenomen in de categorie *Least Concern* en er wordt verondersteld dat geen beschermingsmaatregelen nodig zijn. De soort vertoont echter een duidelijke afname in verscheidene Europese landen als gevolg van habitatvernietiging en plaatselijk het verzamelen voor medicinale doeleinden; vooral in Oost-Europa wordt de soort ook verzameld ter versiering van kerken (Christenhusz et al. 2017).

Biologie: *L. clavatum* kan worden beschouwd als een pionier, waarvan de gametofyt open plekken koloniseert. Tegen de tijd dat de sporofyt zich heeft ontwikkeld, vaak pas na vele jaren, kunnen dit soort plekken alweer zijn dichtgegroeid. Op geschikte plaatsen, waar de plant voldoende ruimte krijgt en niet te veel overschaduwd wordt, kan zij met haar kruipende stengels forse afmetingen bereiken. De sporen kunnen al in het midden van de zomer rijp zijn, eerder dan bij andere wolfsklauwen.

Variatie: De lengte van de steel van de sporenaar is variabel en op basis hiervan worden verschillende subspecifieke taxa onderscheiden. Een hiervan wordt zelfs wel beschouwd als zelfstandige soort, *L. lagopus* (Laest. ex C.Hartm.) Zinserl. ex Kusen.; dit boreale taxon is ook gevonden in het Verenigd Koninkrijk en de Alpen (Rumsey 2007; Troia & Greuter 2015). Zij is in alle onderdelen wat kleiner dan *L. clavatum* en heeft niet of nauwelijks gesteelde, doorgaans alleenstaande sporenaars. Er is verondersteld dat er een correlatie is tussen de lengte van de aarsteel en het ploïdieniveau, maar onderzoek in Polen aan planten met zeer korte tot lange steelaar

Lycopodium clavatum

- A** habitus (— = 5 cm)
- B** idem (— = 5 cm)
- C** stengel (— = 1 cm)
- D** stengelblad (— = 1 mm)
- E** fertiel blad, bovenzijde (— = 1 mm)
- F** idem, rugzijde (— = 1 mm)
- G** sporenaars (— = 1 cm)

