

De verspreiding en oecologie van *Gymnocarpium dryopteris* L. (Gebogen driehoeksvaren) in Nederland

P. Bremer (Roelingsbeek 1, 8033 BM Zwolle)

The distribution and ecology of *Gymnocarpium dryopteris* L. in the Netherlands

Gymnocarpium dryopteris is rather rare in the Netherlands. Distribution and ecology have been surveyed, especially for the period 1979–1991. In this period the species was detected with more than 670 individual stands, 90% at the Kuinderbos. In this article the Kuinderbos population is compared with other Dutch populations. *Gymnocarpium dryopteris* prefers shadowy ditches, but may grow in various other habitats as well. Especially in the western and southern part of the Netherlands it is growing on walls. The vegetation on the sites belongs to different syntaxa, with a preference for the Quercion (Fago-Quercetum) or plantations (*Pseudotsuga*) and in the Kuinderbos especially plantations of *Picea sitchensis*. *Gymnocarpium dryopteris* is often accompanied by *Athyrium filix-femina*. Its rhizomes are creeping at 0.5–8 cm below surface, mostly in the ecto-organic layer, but along ditches also in the mineral layer. Most stands are within the influence of ground water. Usually individual stands are small, those with more than 1000 leaves are rare. Individual stands with more than 100 leaves are mostly fertile, with mostly less than 20% of the leaves bearing sori. On walls, small-sized individuals can be fertile as well.

Inleiding

Gymnocarpium dryopteris is een van de zeldzame varensoorten in Nederland¹, maar behoort niet tot de bedreigde soorten.² De afgelopen 15 jaar zijn van deze soort veel nieuwe vindplaatsen ontdekt. De belangrijkste hiervan liggen in het Kuinderbos. Het grote aantal groeiplaatsen hier bood de mogelijkheid de oecologie nauwkeurig te omschrijven.³ De belangrijkste reden om een onderzoek naar de soort uit te voeren betrof de vraag in hoeverre deze Kuinderbos-populatie oecologisch gezien aansloot bij de populaties elders in Nederland. De andere reden betrof het feit dat de laatste verspreidingskaart gedateerd en tamelijk grofmazig is. Deze werd gepubliceerd in 1985¹ en geeft een samengevat beeld van vóór en na 1950. In het hier gepubliceerde onderzoek is er juist naar gestreefd een 'momentopname' van de huidige verspreiding en populatieomvang te verkrijgen. Dit onderzoek sluit aan op het in 1993 door FLORON gestarte Rode Lijst project van bedreigde soorten.

Methode

Een formulier met allerlei vragen over vindplaats- en standplaatskenmerken werd opgesteld en toegestuurd aan floristen en vegetatiekundigen die in het verleden waarnemingen hadden doorgegeven aan het Rijksherbarium. In totaal werden van 27 deelnemers ingevulde formulieren dan wel andere informatie ontvangen⁵; 60% van de Nederlandse vindplaatsen* werd door de auteur bezocht en (nader) beschreven,

*) Wanneer in dit artikel over 'Nederlandse vind- of groeiplaatsen' wordt gesproken heeft dit betrekking op de Nederlandse groeiplaatsen uitgezonderd die van het Kuinderbos. In tekstgedeelten die betrekking hebben op beide wordt dit aangeduid met de **gehele** Nederlandse populatie.

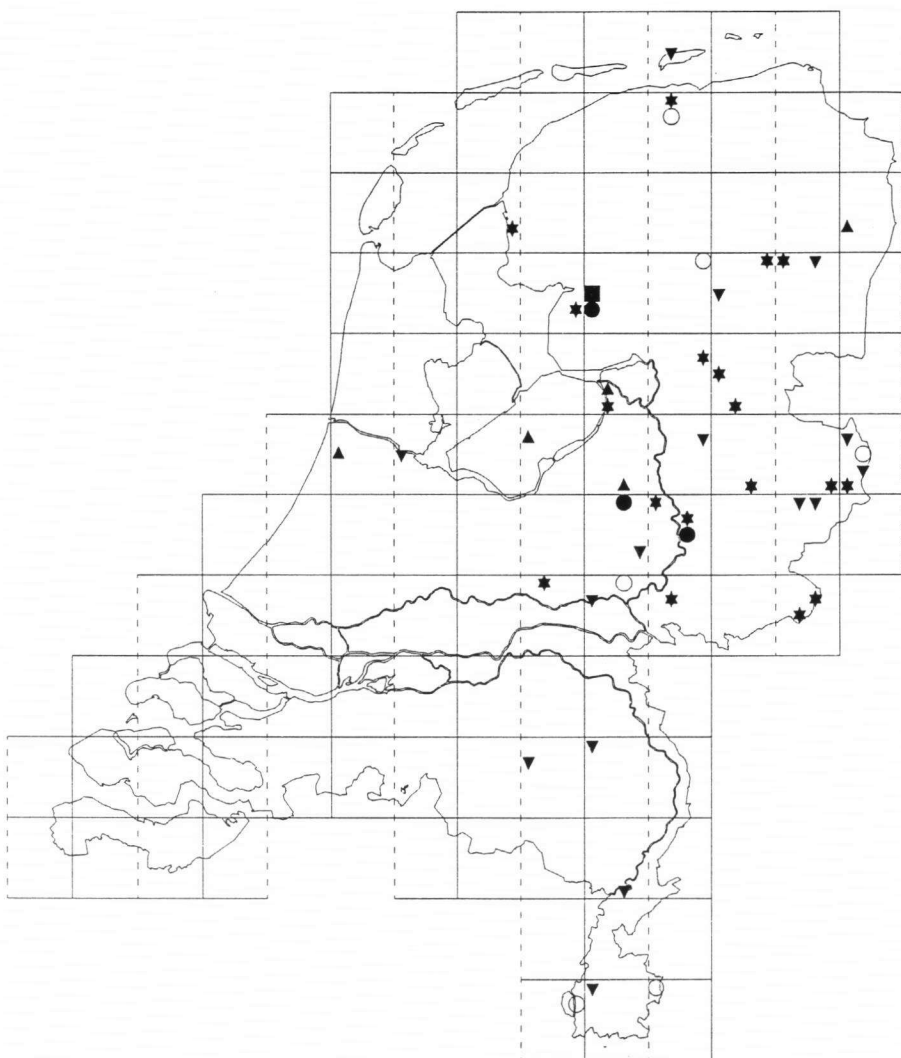


Fig. 1. Verspreiding⁴ van *Gymnocarpium dryopteris* in Nederland. Per uurhok is het totaal aantal bladen aangegeven. In de meeste uurhokken heeft dit betrekking op één kloon.

- ▲ = 1–10 bladen / uurhok;
- ▼ = 11–100 bladen / uurhok;
- ★ = 101–1000 bladen / uurhok;
- = 1001–10000 bladen / uurhok;
- = > 10000 bladen / uurhok;
- = aantal onbekend.

voor het Kuinderbos betreft dit 29% van de aanwezige klonen (totaal = 123). Per vindplaats konden gegevens worden genoteerd over locatie, grondsoort, bodemprofiel, ecto-organische laag, samenstelling boom-, struik-, kruid- en moslaag, begeleidende varensoorten, reliëf, inclinatie, expositie, grootte en vorm van de kloon, aantal bladen per kloon, aantal fertiele bladen en maximale bladlengte per kloon. Op 28 locaties werd de pH-KCl bepaald van het wortelmilieu. De relatie met de grondwaterstand werd in het Kuinderbos beoordeeld aan de hand van stijghoogten in grondwaterbuizen. Voor locaties elders is de gemiddelde hoogste grondwaterstand meestal geschat op grond van het waterpeil in (aangrenzende) watergangen.

Op 40 plaatsen werden vegetatieopnamen gemaakt. Deze opnamen zijn bewerkt met TWINSpan.⁶ Enkele opnamen zijn vanwege de grootte van het proefvak buiten de bewerking gehouden. Om de Nederlandse groeiplaatsen in een groter verband te kunnen plaatsen zijn ook gegevens verzameld van populaties in Frankrijk (Vogezes), Duitsland (Harz, Weserbergland, Teutenerwoud, Allgäu) en NO-Polen (Białowieża, Wigry).

Verspreiding en oecologie

Plate¹ geeft de verspreiding van de soort. Voor 1950 werd zij in 56 uurhokken aangetroffen, in de periode 1950–1984 in 78 uurhokken. Figuur 1 geeft de verspreiding voor de periode 1979–1991. In deze periode kwam de soort in 51 uurhokken voor. In 42 uurhokken had dit betrekking op één km-hok per uurhok, in 7 uurhokken op twee km-hokken, slechts in 1 uurhok kwam zij in respectievelijk 3 en 8 km-hokken voor, beide betreffende het Kuinderbos. Buiten het Kuinderbos komt per km-hok in de regel één kloon voor (81%), soms meerdere klonen tot maximaal 6 klonen (Paleispark 't Loo). In totaal gaat het om 74 klonen. In het Kuinderbos komen minimaal 0 en maximaal meer dan 300 klonen per km-hok voor; in totaal ging het in 1979 om 419 klonen; met nieuwe vestigingen sindsdien komt het totaal aantal waargenomen klonen hier boven de 600, ofwel 90% van de gehele Nederlandse populatie.

In Figuur 1 is de verspreiding voor de periode 1979–1991 weergegeven door per uurhok het totaal aantal bladeren te sommeren voor alle klonen. Het blijkt dat de hoofdverspreiding gelegen is in gedeelten van Gelderland, Twente, Drenthe en Flevoland. De populaties elders in Nederland zijn van beperkte omvang. Hoewel *Gymnocarpium dryopteris* in Amsterdam op 7 plaatsen is gevonden, betreft het kleine klonen met hoogstens 6 bladeren per kloon.⁷

Gymnocarpium dryopteris kan in een groot aantal verschillende habitats worden gevonden. Tabel 1a geeft een overzicht van alle klonen van voor 1979 waarbij in de documentatie het habitat is vermeld, van de recente vindplaatsen (1979–1991) en van de Kuinderbos-populatie (bij opgave aan Rijksherbarium, in literatuur of bij herbariummateriaal). *Gymnocarpium dryopteris* is vooral een soort van habitats met reliëf; het betreft in het Kuinderbos 89% van de klonen, elders in Nederland 75%. Dit reliëf betreft vooral greppelkanten, maar ook muren zijn tot deze categorie gerekend. In het verleden is de soort ook gevonden in knotwilgen, waterputten en in houtwallen. Van deze habitats zijn geen recente vindplaatsen bekend. Het optreden tussen basaltstenen op dijken (Lauwersmeerdijk, IJsselmeerdijk) is daarentegen van recente aard. De re-

cente groeiplaatsen in West- en Zuid-Nederland zijn voor 87% ($n = 15$) gebonden aan muren. *Gymnocarpium dryopteris* komt onder beschaduwde omstandigheden in Nederland het meest voor in *Pseudotsuga* opstanden, in het Kuinderbos is zij voor 83% gebonden aan *Picea sitchensis* (Tabel 1b). Van alle recente exemplaren zijn 14 (3%) bekend van onder *Fagus sylvatica*.

Gymnocarpium dryopteris klonen komen in Nederland meestal voor op matig fijne, grove en lemige zandgronden (Tabel 2). Deze bodems zijn kalkarm. Er werd op de Nederlandse groeiplaatsen een pH-KCl gemeten van $3.9 (\pm 1.0, n = 12)$. In het Kuinderbos bestaat de bovenste laag uit humeus fijn zand, matig grof zand, maar ook uit veen en klei. Hier is het fijne zand steeds kalkhoudend; veen en klei zijn kalkarm. Voor 52% van de onderzochte klonen ($n = 141$) is de bovenste decimeter kalkhoudend.³ De pH-KCl was $6.6 (\pm 0.9, n = 16)$. Veel klonen groeien op zwak tot sterk hellende greppelkanten. Wat inclinatie betreft bestaat er weinig verschil. Het verschil dat bestaat heeft te maken met het in Nederland groeien op muren en kaden ($80-90^\circ$) (Tabel 3).

In geval van reliëf komt de soort binnen de Nederlandse populatie significant meer voor op naar het noorden dan naar het zuiden gerichte plekken ($X^2 = 10.5, p < 0.001$) (Tabel 4). In het Kuinderbos lopen de meeste greppels van NW-ZO; hier bestaat geen voorkeur voor een ZW- of NO-expositie ($X^2 = 0.8, p > 0.1$). Tabel 5 geeft de verdeling van de dikte van de ecto-organische laag voor de onderzochte klonen. De dikte heeft betrekking op strooisel- en fermentatielaag. In bossen is zij gemiddeld 4,7 cm, in het Kuinderbos is zij relatief dun met gemiddeld 1,5 cm. Dit hangt samen haar sterke voorkeur voor greppelkanten. Door erosie is de ecto-organische laag op deze kanten dun of afwezig. Rhizomen groeien hier ondiep in een basische bodem, terwijl bovenaan de greppel bladeren van dezelfde kloon in de regel in de ectoorganische laag groeien, waar een veel lagere pH geldt (Tabel 6). Dit geldt ook voor klonen elders in Nederland, maar hier is zowel bovenin als op de greppelkant de pH laag. Ondiep wortelen komt ook voor waar klonen tot in wegbermen groeien waar geen strooiselophoping plaatsvindt. Hier groeien de rhizomen in de minerale bodem. Waar exemplaren onder *Picea* of *Pseudotsuga* groeien kunnen de rhizomen zowel in de minerale laag, de fermentatielaag dan wel de strooisellaag groeien, afhankelijk van de dikte van beide ecto-organische lagen. Klonen bij Warnsveld groeien in een greppel met 2–10 cm strooisel met daaronder een fermentatielaag die tot 8 cm dik is. Hier groeien de rhizomen vooral in de strooisellaag. De bewortelingsdiepte varieert, beoordeeld aan verschillende klonen, van 0,5 tot 8 cm onder maaiveld, de gemiddelde bewortelingsdiepte bedraagt 2,6 cm ($n = 157$). Op natuurlijke groeiplaatsen in het buitenland kan de bewortelingsdiepte ook sterk variëren (Tabel 6). Op muren groeien rhizomen van *Gymnocarpium dryopteris* ondiep tussen de voegen.

In het Kuinderbos groeien de meeste klonen binnen de invloedssfeer van het grondwater. Dit geldt het sterkst voor de meest laag gesitueerde gedeelten van deze klonen op greppelkanten. Deze kunnen voor korte tijd onder kletsnatte omstandigheden leven of onder water staan. Ook elders in Nederland komen klonen (of gedeelten) meestal voor binnen de invloedssfeer van het grondwater, maar kunnen ook buiten deze invloedssfeer leven (Tabel 7).

Vegetatie en populatiekenmerken

In totaal zijn op de groeiplaatsen van 37 klonen vegetatieopnamen gemaakt. Met het programma TWINSPAN⁶ zijn deze opnamen nader geordend. In totaal 97 hogere planten en 38 blad- en levermossen begeleiden *Gymnocarpium dryopteris* op deze plaatsen. In de synoptische tabel (Tabel 8) zijn enkele clusters herkenbaar. Groep I betreft muurvegetaties. *Gymnocarpium dryopteris* wordt hier onder andere begeleid door *Dryopteris filix-mas* en *Thelypteris palustris*. Deze vegetaties zijn verwant met het Asplenietum trichomano-ruta-murariae. Groep II betreft vegetaties met een aspect van acidofytische soorten. Het betreft voor een deel opnamen in opstanden van exoten. De opnamen vertonen een duidelijke verwantschap met het Quercion (en daarbinnen zowel met het Fago-Quercetum als het Querco-Betuletum). De opnamen onder *Picea sitchensis* (Kuinderbos) vallen ook in deze groep. Groep III betreft opnamen die differentiëren door onder andere *Sorbus aucuparia*, *Fagus sylvatica* (kiemplant of juveniel) en *Lonicera periclymenum*. Deze opnamen laten zich duidelijk rekenen tot het Fago-Quercetum en in feite tot een vochtige vorm van deze associatie met *Athyrium filix-femina* en *Lysimachia vulgaris*. Groep IV betreft een opname met onder andere *Geranium robertianum*, *Aegopodium podagraria*, *Oxalis fontana* en *Conocephalum conicum* die zich laat plaatsen in het Pruno-Fraxinetum. Groep V betreft opnamen met relatief veel grassen. Kenmerkend voor deze groep zijn onder andere *Festuca rubra*, *Holcus lanatus*, *Cerastium fontanum* en *Taraxacum officinale*. Het betreft groeiplaatsen van *Gymnocarpium dryopteris* op basaltdijken en in bermgreppels met in de opnamen veel soorten die in de aangrenzende wegbermen voorkomen. Ook de groeiplaats in de *Calamagrostis epigejos*-ruigte in het Knarbos behoort tot deze categorie. De opnamen laten zich niet in één syntaxon plaatsen. Vegetatieopnamen die verwant zijn met het Stellario-Carpinetum ontbreken in Tabel 8; voor één kloon in Zuid-Limburg, waarvan geen opname bekend is, geldt dat ze ligt op een overgang van Stellario-Carpinetum naar Fago-Quercetum.

Athyrium filix-femina, *Dryopteris dilatata*, *Rubus fruticosus* s.l. zijn de trouwste begeleiders van *Gymnocarpium dryopteris*.

Bij in totaal 128 klonen zijn ook de begeleidende varensoorten genoteerd. Binnen de gehele Nederlandse populatie zijn *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris filix-mas*, *D. dilatata* en *D. carthusiana* de meest voorkomende begeleiders. Buiten het Kuinderbos komen 14 varensoorten als begeleiders voor. Verschillende bijzondere soorten, zoals *Gymnocarpium robertianum*, *Polystichum aculeatum* en *Asplenium trichomanes* zijn als begeleidende varens waargenomen op grachtmuren. In het Kuinderbos wordt *Gymnocarpium dryopteris* door 12 varensoorten begeleid. Opvallend is het relatief veel voorkomen van *Dryopteris carthusiana* (Tabel 9). Van de vijf klonen van *Phegopteris connectilis* in het Kuinderbos groeien bij vier beide soorten samen. Op de grootste groeiplaats van *Phegopteris connectilis* vestigde *Gymnocarpium dryopteris* zich recent pal naast de kloon. Buiten het Kuinderbos komen beide soorten op enkele plaatsen direct naast elkaar voor (Delden, Boswachterij Hooghalen, Lonnekerberg), elders komen ze in hetzelfde gebied voor (Lonnekerberg, Zuidbroek, paleispark 't Loo).

De grootte van klonen laat zich meten in oppervlakte, dwarsdoorsnede of totaal aantal bladen. In Nederland heeft 69% van de klonen minder dan 100 bladen. Grote exemplaren van meer dan 1000 bladen komen zelden voor; recent maar op één plek in het paleispark 't Loo. De verdeling voor het Kuinderbos (situatie 1990) vertoont hiermee sterke overeenkomsten (Tabel 10), maar heeft relatief meer exemplaren met meer dan 1000 bladen (tot maximaal 3000). Gedurende 15 jaar zijn in dit bos verschillende populaties gevolgd. Onder zware schaduw kunnen exemplaren langdurig dezelfde grootte houden. Bij sterke toename van licht (bijvoorbeeld na stormschade) kan het aantal bladen gedurende enkele jaren maximaal met 400 bladen/jaar toenemen.⁸ Van de Nederlandse klonen is 95% kleiner in omvang dan deze jaarlijkse toename!

Bij recente vestigingen ontbreekt een duidelijk vorm. Met het groter worden, worden duidelijke plekken herkenbaar. Deze plekken zijn vaak ovaal of rond van vorm. Bij het afsterven in het midden kan een heksenkring ontstaan, wat op enkele plaatsen is waargenomen. Waar zij in smalle stroken langs greppels of beken groeit kan de ovale vorm overgaan in een langwerpige vorm. Bij oude plekken kunnen deze uit elkaar vallen, waardoor het lijkt of er enkele klonen naast elkaar voorkomen. Dit wordt in Nederland zelden waargenomen, omdat klonen van beperkte omvang blijven. In Nederland zijn 'recent' 74 klonen waargenomen. Van deze zijn onderhand al weer minimaal 7 klonen verdwenen (10%). Groeiplaatsen op muren zijn altijd klein en daarom kwetsbaar. Maar ook grote plekken kunnen in enkele jaren aftakelen. Van 41 Nederlandse klonen waar precies of bij benadering de leeftijd berekend kon worden, bleek 88% niet ouder te zijn dan 20 jaar. In het Kuinderbos bleek bij langdurige monitoring van vier proefvakken na 15 jaar 63% van de oorspronkelijke populatie verdwenen (n = 95).

Overige aspecten

Gymnocarpium dryopteris is een van de niet wintergroene soorten. De bladen ontkiemen in de regel vanaf het begin van mei. Na een zachte winter kunnen de bladen al eind april verschijnen. De soort kan dan schade oplopen door late nachtvorsten, zoals geconstateerd tijdens de aprilvorst van 1991. Vorst kan ook het afsterven in oktober versnellen. Maar ook zonder vorst zijn de bladen voor november afgestorven. Schade kan ook optreden na zware onweersbuien. De fragiele bladen kunnen dan doorbuigen en afsterven. Tot in september kunnen nog nieuwe, in de regel kleinere, bladen worden gevormd. Vraat komt bij *Gymnocarpium dryopteris* weinig voor. Binnen het Kuinderbos worden op bladen regelmatig rupsen aangetroffen. Zelden worden bladen geheel afgevreten. Deze vraatschade is ook geconstateerd bij populaties elders in Nederland. Vraat door slakken komt zelden voor. Waar *Gymnocarpium dryopteris* op dijken groeit kan vraatschade door vee optreden. Fertiele bladen worden in de regel gevonden bij exemplaren met meer dan 50 bladen (Fig. 2). Een uitzondering hierop vormen exemplaren op muren, waar weinig bladen samen kan gaan met fertiele bladen. Bij grote klonen is meestal minder dan 20% van de bladen fertiel, maar in een aantal grote klonen bleek meer dan 50% van de bladen fertiel. Fertiele bladen zijn in de regel langer dan steriele bladen en steken dan ook boven de overige bladen uit.

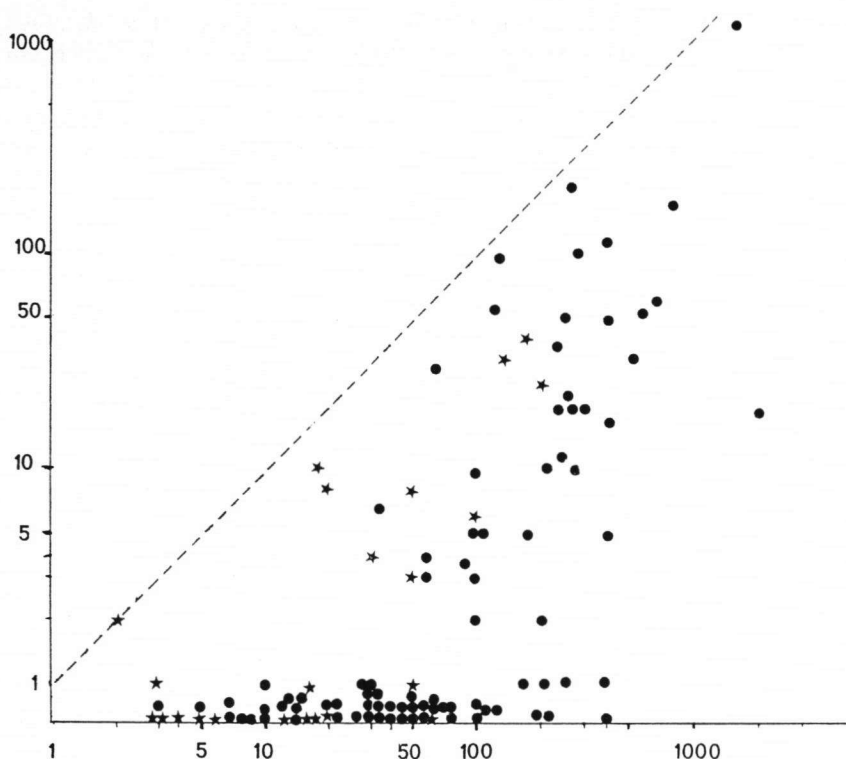


Fig. 2. Het totaal aantal fertiele bladen uitgezet tegen het totaal aantal bladen per kloon.
● = Kuinderbos; ★ = overige klonen in Nederland.

Discussie

Gymnocarpium dryopteris is in Nederland een zeldzame varensoort. De soort werd in de periode 1979–1991 met 670 klonen waargenomen in 51 uurhokken. In de meeste uurhokken betrof het slechts één kloon. Alleen in het Kuinderbos gaat het om een hoge dichtheid. De bijzondere situatie in het Kuinderbos heeft te maken met de aanwezigheid van begreppelde opstanden van *Picea sitchensis*. De soort is sterk aan deze boomsoort gebonden, ongeacht of de ecto-organische laag rust op fijn zand, veen of klei. Uit de worteldiepte blijkt de soort vlak onder het oppervlak te leven. Daarmee reageert zij sterk op de samenstelling van de ecto-organische laag, die bepaald wordt door het strooisel van *Picea sitchensis*. Opvallend is dat op haar groeiplaatsen steeds veen in de ondergrond voorkomt. Juist dit veenpakket kan gezien worden als een dikke spons van waaruit de bovenste afzettingen capillair worden gevoed. Bij langdurige droogte (zoals in 1992 van mei tot in augustus) kan bij veel exemplaren wel een verminderde vitaliteit worden geconstateerd, maar van massaal afsterven is geen sprake. Op greppelwanden komen de rhizomen ondieper voor dan in het bos. Dit kan samenhangen met het feit dat hier de vochtthuishouding gunstiger is dan in het aangrenzende bos. Klonen komen hier vaak voor tot dichtbij de greppelbodem. In het Kuinderbos leven de meeste klonen binnen de invloedsfeer van het

grondwater, elders ook wel buiten deze invloedsfeer. Ze wordt dan ook aangeduid als plaatselijke freatofyt.⁹ Hoewel de soort in de wortelzone geen natte omstandigheden verdraagt¹⁰, kunnen gedeelten van klonen tijdelijk onder kletsnatte omstandigheden leven. De worteldiepte vertoont in Nederland maar ook daarbuiten een grotere variatie, namelijk meer dan de 2–3 cm die Page¹¹ opgeeft. Zij varieert van 0,5 tot 8 cm. De gemiddelde waarde stemt hiermee wel overeen.

Gymnocarpium dryopteris komt in Nederland op zure plekken voor. Afwijkend zijn groeiplaatsen op grachtmuren, waar in de voegen de mortel voor een hogere pH zorgt. Ook in het Kuinderbos is vaak sprake van hoge pH waarden, maar dit kan ten dele een artefact zijn omdat bij het verzamelen van grond ook onder de rhizomen gelegen materiaal is verzameld. Juist op greppelkanten groeit zij direkt in kalkhoudend fijn zand. De pH hiervan is 3 tot 4 eenheden hoger dan die op de meestal zure standplaatsen elders in Nederland. Zelfs binnen één kloon kunnen grote verschillen in pH voorkomen. Veel klonen groeien zowel naast de greppel als op de greppelkant. Naast de greppel groeien de wortels in een zure ecto-organische laag, bovenaan het talud in basisch zand en onderaan het talud in zuur veen.

Page¹¹ vermeldt voor Groot Brittannië dat *Gymnocarpium dryopteris* bij verschillende pH waarden kan groeien. Dostál¹² vermeldt de soort van kalk met daarop een laag ruwe humus en noemt haar zowel van bodems met een mull- als modderprofiel. Mull als humusvorm ontstaat op basenrijke bodems met hoge pH waarden. In Noord-Amerika bestaat een voorkeur voor zwakzure substraten.¹³

Westhoff & Den Held¹⁴ noemen de soort kensoort voor het Stellario-Carpinetum. Hiervan is in deze studie niets gebleken; de soort is geenszins aan één syntaxon gebonden; zij komt in verschillende bostypen voor zoals het Fago-Quercetum en Pruno-Fraxinetum, steeds op relatief vochtige plaatsen, vaak in gezelschap van *Athyrium filix-femina*.

Buiten het Kuinderbos zijn opstanden van *Pseudotsuga* belangrijk. Deze zijn vaak geplant op plaatsen met als potentieel bostype het Fago-Quercetum. Sissingh¹⁵ spreekt zelfs van een Dryopterido-Pseudotsugetum met onder andere acidofytische bladmosen en verschillende varens, waaronder *Gymnocarpium dryopteris*, als kenmerkende soorten. Juist in deze opstanden zijn bij intensief zoeken meer vondsten te verwachten. Het voorkomen in opstanden van *Picea sitchensis* is binnen Nederland beperkt tot Abbertbos (oostelijk Flevoland) en vooral het Kuinderbos. Ook in de natuurlijke Sitkabossen aan de westkust van de Verenigde Staten en Canada komt deze varen veel voor¹⁶, maar de soort wordt bijvoorbeeld niet vermeld van de uitgestrekte aanplanten van *Picea sitchensis* in Schotland.^{17 18} Pas recent is gebleken dat na sterke dunningen in voorheen zeer dichte opstanden van *Picea abies* binnen het Kuinderbos *Gymnocarpium dryopteris* zich snel op een groot aantal plaatsen kan vestigen. Ze lijkt daarmee niet strikt gebonden aan *Picea sitchensis*. Als in dit gebied *Pseudotsuga* was aangeplant waren vergelijkbare dichtheden te verwachten geweest, omdat deze conifeer voor een goed lichtklimaat en gunstige bodemopbouw kan zorgen, met name na dunningen. Daarnaast zijn begreppeling en een sterk vochthoudende veenondergrond de voorwaarden waardoor deze hoge dichtheden hier wel maar elders in Nederland niet voorkomen.

Voor Zuid-Duitsland wijkt de situatie sterk af van die in Nederland. *Gymnocarpium dryopteris* wordt hier vermeld van 31 bostypen (op een totaal van 68 bostypen),

waarvan in 8 bostypen met een presentie van meer dan 20%. Het gaat hier om ravijnbossen (*Ulmo glabrae-Aceretum pseudoplatani*), beukenbossen (onder andere *Dentario-Fagetum* en *Aceri-Fagetum*) en sparrenbossen (onder andere *Asplenio-Piceetum*).¹⁹ Daarnaast komt zij voor in 'Hochstaudenfluren', in spleten van rotsen en stenen. In de Harz komt zij voor in alle typen beukenbossen in subassociaties op beschaduwde, luchtvochtige plekken.²⁰

In Groot-Britannië heeft de soort haar zwaartepunt van verspreiding in eiken-berkenbossen in Schotland¹¹, maar komt ook langs stroompjes met bosvegetaties voor die verwant zijn met het *Pruno-Fraxinetum*.²¹ In Scandinavië is de soort algemeen in sparren-, dennen- en berkenbossen^{22 23}, maar ook in *Carpinus*-bossen²⁴ en kan in het uiterste noorden ook buiten het bos voorkomen in droge, schrale graslanden.²⁵ Haar voorkomen op basaldijken in grazige vegetaties sluit daar enigszins op aan, omdat het in beide gevallen om onbeschaduwde, laagblijvende vegetaties gaat.

Opvallend is dat *Gymnocarpium dryopteris* zo vaak begeleid wordt door *Phegopteris connectilis*. In Nederland komt zij op zeven plaatsen met *Gymnocarpium dryopteris* voor, in het Kuinderbos groeit *Phegopteris connectilis* bijna steeds met *Gymnocarpium dryopteris* samen. Voor Midden-Europa wordt vermeld dat *Gymnocarpium dryopteris* eerder overgaat op kalkverweringsgronden, namelijk wanneer zich daarop een zure laag gevormd heeft, dan *Phegopteris connectilis*.²⁶ Page¹¹ noemt als oecologisch verschil dat *Phegopteris connectilis* op iets drogere hellingen groeit. De oecologische verschillen lijken klein. Opvallend blijft dat *Phegopteris connectilis* in Nederland, maar ook daarbuiten relatief zeldzamer is dan *Gymnocarpium dryopteris*. De Nederlandse populatie van *Gymnocarpium dryopteris* omvatte in de jaren tachtig minimaal 670 klonen, met c. 80.000 bladen. Op haar beste groeiplaatsen (montane gebieden) kunnen binnen één ha meer dan 100.000 bladen voorkomen, zoals waargenomen in de Harz (Tabel 10). Klonen met meer dan 1000 bladen betreft in Nederland ruim 1.7% van de populatie, in het Kuinderbos 6% van de populatie, in eerdergenoemde Harz 41% en in een oerbos in het Weserbergland (Steinköpfe) zelfs 47%.

Hoewel onder gunstige omstandigheden klonen snel in omvang kunnen toenemen blijven zij in Nederland klein. Echt oude groeiplaatsen ontbreken. Veel vestigingen zijn in bossen die na 1850 zijn aangeplant. De oudste groeiplaatsen liggen in het paleispark 't Loo, vermeld uit 1853. Mogelijk komen dezelfde exemplaren nog voor, die dan 140 jaar oud zijn. De meeste klonen zijn jonger dan 20 jaar, wat enerzijds wijst op recente vestigingen, maar ook te maken heeft met een hoog sterftecijfer. In het Kuinderbos heeft deze sterfte te maken met lichtgebrek waardoor klonen geleidelijk kleiner worden en na een aantal jaren verdwijnen. Elders in Nederland zijn klonen o.a. verdwenen door biotoopvernieling, sterke betreding en verdroging.

Klonen blijven meestal als duidelijk begrensde plekken herkenbaar. Oinonen²⁷ constateerde in Finland dat na 450 jaar klonen nog herkenbaar waren. Pas in heel oude, ongestoorde bossen kunnen deze klonen uiteenvallen, zodat ze niet meer herkenbaar zijn. Peterken¹⁷ heeft op dit verschijnsel gewezen bij rhizoomgeofyten in oude loofbossen. Bij *Gymnocarpium dryopteris* kan in één van de meest ongestoorde oerbossen binnen Europa, namelijk Bialowieza, een zeer disperse groeiwijze worden waargenomen, die alleen doorbroken wordt op plekken waar wortelkluiten van omgewaaide bomen een nieuw habitat vormen.

1. C.L. Plate, 1985. *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newman. In: J. Mennema, A.J. Quené-Boterbrood & C.L. Plate (red.), 1985. Atlas van de Nederlandse flora. 2: 164. Utrecht.
2. E.J. Weeda, R. van der Meijden & P.A. Bakker, 1990. FLORON-Rode Lijst 1990. *Gorteria* 16: 2–26.
3. P. Bremer, 1980. Varens in het Kuinderbos. Groningen.
4. Het verspreidingskaartje is gemaakt met het programma STIPT versie 4.6, verkrijgbaar bij IKC-NBLF, Wageningen.
5. Gegevens werden ontvangen van A. Aptroot, J.J. Barkman, F. Bos, S. van den Brand, R.J. Bijlsma, O. de Bruijn, P. Chardon, J. Cortenraad, T. Denters, A.C.J. Dijkstra, A.J. Dijkstra, F. Eysink, J. Hermans, M.T. Jansen, J.R. Marquart, H. Menke, H. Leys, D.T.E. van der Ploeg, J. Schreurs, F. Sollman, B.F. van Tooren, E.J. Weeda, W. van der Weerd, S. van der Werf, J. Werschull, O. Zijlstra en C. Zonneveld.
6. M.O. Hill, 1979. TWINSPLAN, a program for arranging multivariate data in an ordered two-way tabel by classification of individuals and attributes: 1–90. New York.
7. T. Denters, 1990. Muurplanten in Noord-Holland: bijzonder en bedreigd. Natuur in stedelijke omgeving. Haarlem.
8. P. Bremer, 1994. Flora, vegetatie en bosverjonging in het Kuinderbos. Driebergen.
9. C.B.S., 1992. Botanisch basisregister 1991. Voorburg.
10. J. Britten, z.j. European Ferns. London.
11. C.N. Page, 1982. The Ferns of Britain and Ireland. Cambridge.
12. J. Dostál, 1984. Pteridophyta. In: G. Hegi, Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Band I. Editie 3. Berlin.
13. D.B. Lellinger, 1985. A Field Manual of the Ferns & Fern-allies of the United States & Canada. Washington.
14. V. Westhoff & A.J. den Held, 1969. Plantengemeenschappen van Nederland. Zutphen.
15. G. Sissingh, 1970. De plantengemeenschappen in onze naaldboutbossen. Nederlands Bosbouwkundig Tijdschrift 42: 157–162.
16. R.W. Fonda, 1974. Forest succession in relation to river terrace development in the Olympic National Park. *Ecology* 55: 927–942.
17. G. Peterken, 1985. Woodland conservation and management. Cambridge.
18. M.O. Hill, 1979. The development of a flora in even-aged plantations. In: E.D. Ford, D.C. Malcolm & J. Atterson, The Ecology of Even-aged Forest Plantations: 178–192. Edinburgh.
19. E. Oberdorfer, 1992. Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil IV. Wälder und Gebüsche. Editie 2. Stuttgart.
20. H. Böttcher, I. Bauer & H. Eichner, 1981. Die Buchenwaldgesellschaften des Fagion sylvaticae in Südlichen Niedersachsen. In: H. Dierschke (ed.), Ber. Intern. Symp. Intern. Ver. Vegetationskunde, Rinteln 1980: 547–577. Vaduz.
21. A.G. Tansley, 1965. The British Islands and their vegetation. Vol. I. Cambridge.
22. E.I. Aune, 1982. Structure and dynamics of the forests at the western distribution limit of spruce (*Picea abies*) in central Norway. In: H. Dierschke, Struktur und Dynamik von Wäldern: 388–399. Vaduz.
23. P. Havas & E. Kubin, 1985. Structure, growth and organic matter content in the vegetation cover of an old spruce forest in North Finland. *Annales Botanici Fennici* 120: 115–149.
24. U. Mäkirinta. 1982. Zur struktur der Südfinnischen Hainwälder. In: H. Dierschke, Struktur und Dynamik von Wäldern: 371–388. Vaduz.
25. V. Westhoff & M.M. Schoof-van Pelt, 1982. Iterum iter lapponicum. Excursieverslagen van het Botanisch Laboratorium. Nijmegen.
26. K. Rasbach & O. Willmans, 1976. Die Farnpflanzen Zentraleuropas. Stuttgart.
27. E. Oinonen, 1971. The time-table of vegetative spreading in Oak Fern and May-lily in Southern Finland. *Acta Forest. Fennica* 118: 11–37.

Tabel 1a. Habitatvoorkeur van *Gymnocarpium dryopteris* in Nederland. In de tabel wordt het aantal klonen per habitat vermeld.

Er is onderscheid gemaakt tussen populaties die voor 1979 zijn verdwenen dan wel niet teruggevonden, voor populaties die in de periode 1979–1991 aanwezig waren (exclusief het Kuinderbos) en de populaties in het Kuinderbos (uitgaande van maximale dichtheid in 1979).

Habitat	voor 1979	1979–1991	Kuinderbos
bosbodem naaldbos	23	6	47
bosbodem loofbos		9	1
bosgreppel naaldbos		9	357
bosgreppel loofbos		1	14
bermsloot/greppel	1	10	–
beek	8	8	–
gracht-, kademuur	16	8	–
droge muur	8	2	–
basaltdijk	–	9	–
berm	–	3	–
houtwal	3	–	–
wetering	2	–	–
knotwilg	2	–	–
waterput	2	–	–
holle weg	1	–	–
steilrand	1	–	–
Totaal	67	64	419

Tabel 1b. Nadere specificering naar overheersende boomsoort.

Overheersende boomsoort	voor 1979	1979–1991	Kuinderbos
<i>Pseudotsuga</i>	2	16	–
<i>Pinus</i>	5	2	–
<i>Picea abies</i>	1	2	19
<i>Quercus robur</i>	1	10	2
<i>Picea sitchensis</i>	–	2	349
<i>Fagus</i>	–	2	12
<i>Larix</i>	–	2	–
<i>Betula</i>	–	5	–
overige boomsoorten	22	5	37
overige habitats	36	18	–
Totaal	67	64	419

Tabel 2. Samenstelling van de bovenste decimeter substraat waarop klonen van *Gymnocarpium dryopteris* in Nederland en in het Kuinderbos groeien.

Samenstelling bovenste dm	Nederland	Kuinderbos
humeus matig fijn zand	16	—
matig grof zand	14	16
zand op leem of lemig zand	10	—
leem	1	—
stenig substraat	10	—
tussen basalt	8	—
humueus zeer fijn zand	—	59
venig zeer fijn zand	—	27
veen	—	30
klei	—	9
Totaal	59	141

Tabel 3. Inclinatorie van klonen op muren en greppels. Per kloon is uitgegaan van de hoogste inclinatorie.

Inclinatorie	Nederland	Kuinderbos
0–10°	2	17
11–20°	5	2
21–30°	5	1
31–40°	2	5
41–50°	13	12
51–60°	3	20
61–70°	1	6
71–80°	—	4
80–90°	12	—
Totaal	67	67

Tabel 4. Expositie van groeiplaatsen met hellingshoek >10°.

Expositie	Nederland	Kuinderbos
N	13	—
NO	10	172
O	10	—
ZO	—	—
Z	3	1
ZW	6	189
W	2	—
NW	3	—
geen	14	57
Totaal	61	419

Tabel 5. Dikte ecto-organische laag op groeiplaatsen van *Gymnocarpium dryopteris*. Voor elke kloon geldt de hoogste waarde.

Dikte (cm)	Nederland	Kuinderbos
0-1	5	32
1-2	1	35
2-3	3	15
3-4	—	3
4-5	3	9
5-6	1	2
6-7	—	2
7-8	1	1
8-9	—	—
9-10	5	—
Totaal	61	419
Gemiddeld	4,7	1,5

Tabel 6. Diepte van rhizomen beoordeeld aan aanhechtplaats van de bladeren in cm. De metingen zijn per gebied verricht aan 1-4 verschillende klonen. n = totaal aantal bepalingen. a. Kuinderbos, klonen op bosbodem en greppelkanten onder *Picea sitchensis* (16.31), b. Delden, beschaduwde bermgreppel, (34.16). c. Lonnekerberg, beschaduwde bermgreppel (28.58), d. Landgoed 't Velde, beschaduwde greppel (33.37). e. Harz, Bremketal, in Luzulo-Fagetum, op berghelling, f. Allgäu, Wiederhofen, in Abieti-Fagetum op berghelling.

Diepte	a	b	c	d	e	f
1	32	10	17	—	—	24
2	16	—	—	6	4	18
3	9	4	—	1	8	5
4	12	—	—	7	21	3
5	2	—	—	8	20	—
6	4	—	—	19	3	—
7	—	—	—	9	5	—
8	—	—	—	1	3	—
9	—	—	—	—	1	—
n	75	14	17	51	65	50
Gemiddeld	1,8	1,3	0,5	4,8	4,3	1,5

Tabel 7. De gemiddeld hoogste grondwaterstand (GHG) voor klonen van *Gymnocarpium dryopteris*.

GHG	Nederland	Kuinderbos
< 0.4 m	15	23
0.4-0.8	4	27
0.8-1.2	1	—
> 1.2 m	9	—
op muren	10	—
Totaal	39	50

Tabel 8. Synoptische opnamentabel met *Gymnocarpium dryopteris*. De tabel is gebaseerd op een TWINSpan bewerking van 37 opnamen, waarvan er twee gemaakt zijn in Duitsland (Teutoburgerwoud) en de overige in Nederland. In de tabel zijn de blad- en levermossen niet vermeld, evenals zaadplanten en varens die maar één keer zijn waargenomen. In de tabel is steeds het aantal opnamen per opnamengroep vermeld.

Opnamengroep:	I	II	III	IV	V
Aantal opnamen:	4	16	8	1	8
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	4	16	8	1	9
<i>Athyrium filix-femina</i>	2	7	8	1	1
<i>Dryopteris dilatata</i>	1	14	4	—	—
<i>Rubus fruticosus</i> s.l.	4	9	6	—	—
<i>Dryopteris filix-mas</i>	4	4	3	1	2
<i>Asplenium ruta-muraria</i>	2	—	—	—	—
<i>Asplenium trichomanes</i>	2	—	—	—	—
<i>Thelypteris palustris</i>	3	—	—	—	—
<i>Sagina procumbens</i>	2	—	—	—	—
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	2	—	—	—	—
<i>Viola palustris</i>	—	2	—	—	—
<i>Rubus idaeus</i>	—	7	—	—	—
<i>Betula pendula</i>	—	5	—	—	—
<i>Cardamine pratensis</i>	—	3	—	—	—
<i>Ceratocarpus claviculata</i>	—	5	—	—	—
<i>Quercus robur</i>	—	4	—	—	—
<i>Eupatorium cannabinum</i>	—	2	—	—	1
<i>Chamerion angustifolium</i>	—	6	—	—	1
<i>Oxalis fontana</i>	—	1	2	1	—
<i>Geranium robertianum</i>	—	—	1	1	—
<i>Anthriscus sylvestris</i>	—	—	1	1	—
<i>Festuca rubra</i>	—	—	1	—	7
<i>Cerastium fontanum</i>	—	—	—	—	4
<i>Lycopus europaeus</i>	—	—	—	—	3
<i>Taraxacum officinale</i>	—	—	—	—	6
<i>Tussilago farfara</i>	—	—	—	—	3
<i>Lolium perenne</i>	—	—	—	—	2
<i>Phragmites australis</i>	—	3	—	—	2
<i>Polypodium vulgare</i>	1	1	—	—	—
<i>Stellaria media</i>	—	2	1	1	1
<i>Urtica dioica</i>	—	3	4	1	2
<i>Agrostis capillaris</i>	—	3	6	—	1
<i>Galium aparine</i>	—	1	3	—	2
<i>Lysimachia vulgaris</i>	—	2	6	—	1
<i>Hieracium laevigatum</i>	—	2	2	—	1
<i>Juncus effusus</i>	—	4	1	—	1
<i>Poa trivialis</i>	—	2	1	—	2
<i>Dryopteris carthusiana</i>	—	2	2	—	1
<i>Holcus mollis</i>	—	5	3	—	—
<i>Deschampsia flexuosa</i>	—	4	3	—	—
<i>Sorbus aucuparia</i>	—	1	6	—	—
<i>Lonicera periclymenum</i>	—	—	6	—	—

→

(Tabel 8 vervolg)

Opnamengroep:	I	II	III	IV	V
Aantal opnamen:	4	16	8	1	8
<i>Fagus sylvatica</i> (j)	–	1	5	–	–
<i>Ranunculus repens</i>	–	–	2	1	–
<i>Holcus lanatus</i>	–	4	–	–	5
<i>Festuca ovina</i>	–	2	–	–	–
<i>Galium saxatile</i>	–	2	2	–	–
<i>Humulus lupulus</i>	–	2	–	–	–
<i>Molina caerulea</i>	–	1	2	–	–
<i>Rumex obtusifolius</i>	–	1	1	–	–
<i>Ajuga reptans</i>	–	1	1	–	–
<i>Angelica sylvestris</i>	–	–	1	1	–
<i>Equisetum arvense</i>	–	–	2	–	–
<i>Luzula multiflora</i>	–	–	2	–	–
<i>Phegopteris connectilis</i>	–	1	–	–	1
<i>Galium palustre</i>	–	1	–	–	1
<i>Heracleum sphondylium</i>	–	1	–	–	1
<i>Potentilla erecta</i>	–	–	1	–	1
<i>Prunella vulgaris</i>	–	–	2	–	1
<i>Calamagrostis epigejos</i>	–	2	–	–	2
<i>Epilobium spec.</i>	1	1	–	–	1
<i>Senecio vulgaris</i>	1	–	–	–	1

Tabel 9. Begeleidende varensoorten (binnen afstand van ongeveer 3 m vanaf kloon).
 Nederland: betreffende 63 klonen, Kuinderbos: betreffende 65 klonen.

Soort	Frekwentie	
	Nederland	Kuinderbos
<i>Dryopteris dilatata</i>	40	50
<i>Athyrium filix-femina</i>	36	35
<i>Dryopteris filix-mas</i>	22	25
<i>Dryopteris carthusiana</i>	14	40
<i>Asplenium trichomanes</i>	4	1
<i>Phegopteris connectilis</i>	4	3
<i>Blechnum spicant</i>	4	–
<i>Polypodium vulgare</i>	3	1
<i>Thelypteris palustris</i>	3	–
<i>Pteridium aquilinum</i>	2	–
<i>Asplenium ruta-muraria</i>	1	–
<i>Polystichum aculeatum</i>	1	2
<i>Gymnocarpium robertianum</i>	1	1
<i>Asplenium scolopendrium</i>	1	4
<i>Polystichum setiferum</i>	–	2
<i>Dryopteris pseudomas</i>	–	1
Gemiddeld aantal soorten bij kloon	2,2	2,5

Tabel 10. Grootte van klonen van gebaseerd op het aantal bladeren/kloon.
a. Nederlandse populatie 1979–1991; **b.** populatie in het Kuinderbos in 1979; **c.** populatie in het Kuinderbos in 1990; **d.** populatie in Luzulo-Fagetum dryopteridetosum in Harz, Bremketal (1989); **e.** Fago-Quercetum, oerbos Steinköpfe in het Weserbergland (1989), **f.** Abieti-Fagetum in Allgäu (1991).

Grootte	a	b	c	d	e	f
1–10	11	35	19	1	–	2
11–100	29	124	75	13	5	6
101–1000	23	45	72	18	18	6
1001–10000	1	–	8	15	14	–
10001–10 ⁵	–	–	–	4	2	–
100001–10 ⁶	–	–	–	3	–	–
Totaal	64	204	174	54	39	14