

# *Equisetum* $\times$ *ascendens* Lubienski & Bennert: de eerste triploïde paardenstaartbastaard in Nederland

Wim de Winter\* & Marcus Lubienski\*\*

\* Alterra, Droevendaalsesteeg 3, 6708PB Wageningen;  
e-mail: wim.dewinter@wur.nl

\*\* Am Quambusch 25, 58135 Hagen, Duitsland;  
e-mail: m.lubienski@gmx.de

## ***Equisetum* $\times$ *ascendens* Lubienski & Bennert: de eerste triploïde paardenstaartbastaard in Nederland**

De triploïde hybride *Equisetum*  $\times$  *ascendens* Lubienski & Bennert, die twee genomen bevat van Schaafstro, *E. hyemale* L., en één van de Vertakte paardenstaart, *E. ramosissimum* Desf., is op twee locaties in Nederland gevonden. Het is de eerste keer dat deze hybride buiten het Duits-Franse Rijndal is aangetroffen. In dit artikel worden de morfologische kenmerken die deze bastaard onderscheiden van de diploïde hybride *E.  $\times$  moorei* Newman en beide oudersoorten besproken. Tevens wordt de verspreiding van het *E. hyemale*-*E. ramosissimum*-complex in Nederland behandeld. Bij vrijwel alle veronderstelde vindplaatsen van *E. hyemale* in het noordwesten van het land blijkt het feitelijk te gaan om klonen van de bastaard *E.  $\times$  moorei*.

## ***Equisetum* $\times$ *ascendens* Lubienski & Bennert: the first record of a triploid hybrid horsetail for the Netherlands**

The triploid hybrid *Equisetum*  $\times$  *ascendens* Lubienski & Bennert, which incorporates two genomes of *E. hyemale* L. and one of *E. ramosissimum* Desf., is recorded from two locations in the Netherlands. This is for the first time that this hybrid has been recorded outside the German-French Rhine Valley. This paper presents the morphological characters that distinguish the hybrid from the diploid hybrid *E.  $\times$  moorei* Newman and both parent species and discusses the distribution of the *E. hyemale*-*E. ramosissimum*-complex in the Netherlands. It is shown that nearly all clones in the northwest of the country, previously attributed to *E. hyemale*, actually belong to the hybrid *E.  $\times$  moorei*.

## **Inleiding**

De Paardenstaartenfamilie (Equisetaceae) telt wereldwijd 15 soorten<sup>1 2</sup>, waarvan er acht in Nederland gevonden worden. De familie bestaat uit één genus, *Equisetum* L., dat vaak wordt onderverdeeld in twee subgenera, namelijk subg. *Equisetum* met de zachte soorten en subg. *Hippochaete* (Milde) Baker met de harde soorten. Tot het eerste behoren bij ons Heermoes (*E. arvense* L.), Holpijp (*E. fluviatile* L.), Lidrus (*E. palustre* L.), Bospaardenstaart (*E. sylvaticum* L.) en Reuzenpaardenstaart (*E. telmateia* Ehrh.). Het subgenus *Hippochaete* is vertegenwoordigd door Schaafstro (*E. hyemale* L.), Vertakte paardenstaart (*E. ramosissimum* Desf.) en Bonte paardenstaart (*E. variegatum* Schleich. ex Web. & Mohr). Binnen beide subgenera zijn tussen vele combinaties van soorten bastaarden gevonden<sup>3</sup>, maar tussen soorten uit verschillende subgenera zijn tot op heden geen kruisingen vastgesteld.

Foute identificaties hebben in de botanische geschiedenis van *Equisetum* en *Hippochaete* in Europa tot de nodige verwarring geleid. Van diverse vormen en variëteiten van ruimer begrepen soorten is nog niet zo heel lang geleden komen vast te staan dat het om bastaarden gaat. Het feit dat hybridisatie in de negentiende eeuw niet algemeen geaccepteerd was heeft er zeker aan bijgedragen dat dit niet eerder onderkend werd. Naast de drie soorten werd vanouds alleen de Ruwe paardenstaart (*E. ×trachyodon* (A. Braun) Koch), de bastaard tussen *E. hyemale* en *E. variegatum* onderscheiden. De twee andere bastaarden, *E. ×moorei* Newman (= *E. ramosissimum* × *E. hyemale*) en *E. ×meridionale* (Milde) Chiov. (= *E. ramosissimum* × *E. variegatum*) waren weliswaar allang bekend<sup>4 5</sup>, maar men kon deze taxa maar moeilijk losmaken van de oudersoorten en ze bleven lange tijd bekend staan als *E. hyemale* var. *schleicherei* Milde, respectievelijk *E. variegatum* var. *meridionale* Milde.<sup>6</sup> Vooral in het geval van de bastaard *E. ×moorei*, die ook in Nederland wijd verbreid is, is dat vreemd. Al in 1950 toonde Manton<sup>7</sup> aan dat dit taxon een hybride betreft die op grond van zijn micromorfologie niet al te lastig te onderscheiden is van *E. hyemale*.

Recentelijk zijn er uit Duitsland en Frankrijk ook triploïde bastaarden in het subgenus *Hippochaete* bekend geworden.<sup>8–10</sup> Eén van deze triploïden, *Equisetum ×ascendens* Lubienski & Bennert, is nu ook op twee plaatsen in Nederland gevonden.

## Biologie en identificatie

*Equisetum ×ascendens* is morfologisch intermediair tussen *E. hyemale* en *E. ×moorei* en heeft een driedubbele set chromosomen (triploïd). Op grond hiervan wordt aangenomen dat het gaat om een kruising met twee genomen van *E. hyemale* (diploïd, genoomformule HH) en één genoom van *E. ramosissimum* (diploïd, genoomformule RR).<sup>10</sup> Eén van de H-sets in de kruising is afkomstig van *E. hyemale* zelf, de andere H-set en een R-set komen van *E. ×moorei* (diploïd, genoomformule HR). De genoomformule van *E. ×ascendens* wordt dan HHR.

Bennert & Lubienski<sup>8 9</sup> bespreken uitgebreid hoe zo'n hybride tussen een vruchtbare, sexueel reproducerende diploïde soort en een steriele diploïde bastaard zou kunnen zijn ontstaan. Het meest aannemelijk is, dat de bastaardouder *Equisetum ×moorei* zo nu en dan toch vruchtbare sporen produceert. Van diploïde paardenstaartbastaarden is bekend dat ze soms diplosporen maken die kunnen ontkiemen en dan een diploïde gametofyt vormen.<sup>11–15</sup> In enkele Nederlandse *E. ×moorei*-klonen hebben wij veel diplosporen gevonden.

In de normale generatiewisseling maakt een diploïde ouderplant of sporofyt haploïde sporen die uitgroeien tot een haploïde gametofyt. Na bevruchting van de op de gametofyt gevormde (eveneens haploïde) eicel groeit hieruit weer een diploïde sporofyt. Bij een diplospore heeft de reductiedeling niet plaats gevonden en is de spore, en dus ook de daaruit voortkomende gametofyt, voorzien van een dubbele set chromosomen, net als de ouderplant. Na bevruchting van de door deze gametofyt gevormde diploïde eicel heeft de nieuwe generatie-sporofyt dus drie (of meer) sets chromosomen. In het geval van *Equisetum ×ascendens* (HHR) moet zo'n *E. ×moorei*-diplospore (HR) kiemen tot een diploïde gametofyt (HR), waarvan de gameet moet versmelten met een haploïde gameet (H) van een normale haploïde

*E. hyemale*-gametofyt (H), wat resulteert in de vorming van een triploïde *E. ×ascendens*-sporofyt ( $H + HR = HHR$ ).

Een andere mogelijkheid is, dat er al allotetraploïde sporofyten bestaan met de genoomformule HHRR, ontstaan door genoomverdubbeling uit *Equisetum ×moorei*. Secundaire soortsvorming door polyploidisering is nog niet waargenomen bij paardenstaarten.<sup>16</sup> Het is echter een proces dat onder de varenachtigen veel voorkomt en het kan daarom niet worden uitgesloten dat dergelijke planten in de natuur voorkomen. Hoewel zulke planten macromorfologisch nauwelijks zullen verschillen van een normale diploïde *E. ×moorei*, zouden ze een zelfstandige soort vormen.

De onderscheidende uiterlijke kenmerken van *Equisetum ×ascendens* ten opzichte van *E. ×moorei*, *E. ramosissimum* en *E. hyemale* zijn weergegeven in Tabel 1. Het onderscheid tussen soorten en bastaarden is soms wel eens lastig, iets wat nog verergerd wordt door de hoge mate van variabiliteit bij paardenstaarten in het algemeen. Een aantal van de kenmerken verandert gedurende de ontwikkeling van de plant en onder invloed van het milieu. Alleen volledig ontwikkeld materiaal dient daarom onderzocht te worden en soms is het nodig een kloon langere tijd te volgen, ter plaatse of in cultuur. In hardnekkige twijfelgevallen kan het vaststellen van het ploïdieniveau met behulp van cytologie of flow cytometry uitsluitsel geven.

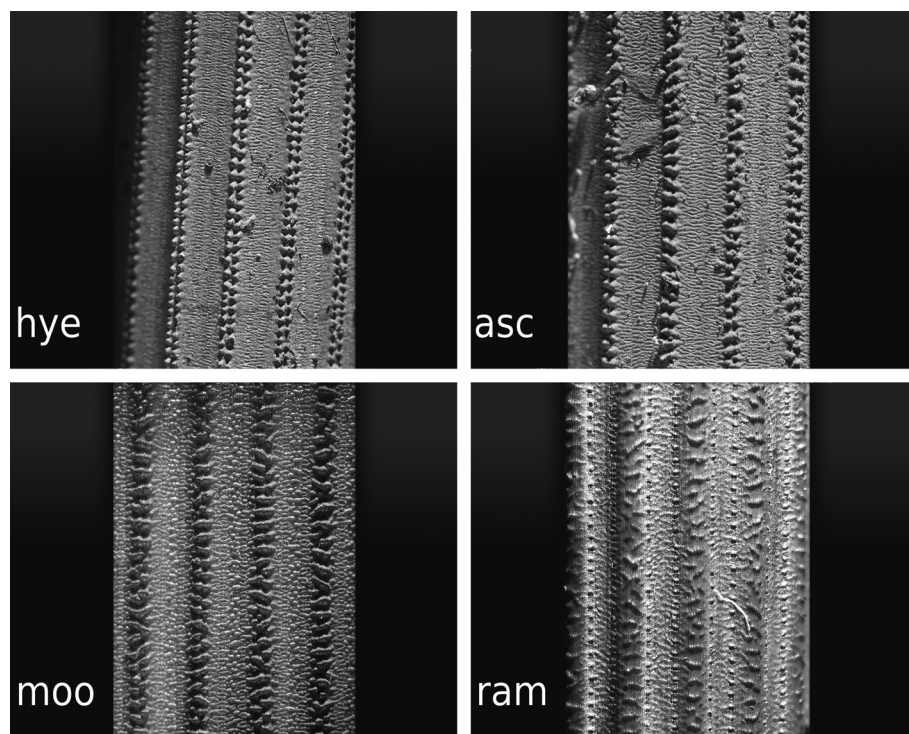


Fig. 1. Silicogrammen van *E. hyemale* L. (Schaafstro; hye), *E. ×ascendens* Lubienski & Bennert (asc), *E. ×moorei* Newman (moo) en *E. ramosissimum* Desf. (Vertakte paardenstaart; ram) met duidelijk zichtbaar de micromorfologische kenmerken van de stengelribben. Foto's: Wim de Winter.

Tabel 1. Onderscheidende uiterlijke kenmerken van *Equisetum ×ascendens* Lubinski & Bennert *hyemale* L. (Schaafstro). Opmerking bij schedekleur: jonge stengels van alle vier de taxa missen

|                                 | <i>E. hyemale</i>                                                                                                                                                                                           | <i>E. ×ascendens</i>                                                                                                                                                                                                          |
|---------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>genoomformule</b>            | HH                                                                                                                                                                                                          | HHR                                                                                                                                                                                                                           |
| <b>grootte en<br/>groeivorm</b> | Planten zelden groter dan 1,00 m;<br>rechtopstaand                                                                                                                                                          | Planten zeer groot, 1,20–1,50(–2,10) m;<br>rechtopstaand, later vaak liggend en<br>opstijgend                                                                                                                                 |
| <b>stengelkleur</b>             | Donker grauwgroen; jonge stengels<br>lichter, soms iets rood aangelopen                                                                                                                                     | Donker grauwgroen; jonge stengels<br>soms iets rood aangelopen                                                                                                                                                                |
| <b>fenologie</b>                | Wintergroen                                                                                                                                                                                                 | Wintergroen                                                                                                                                                                                                                   |
| <b>vertakking</b>               | Zelden vertakt, alleen bij beschadigde<br>stengeltop                                                                                                                                                        | Aanvankelijk meest onvertakt; na<br>de eerste winter met onregelmatige<br>zijtakken; in volgend jaar vaak met<br>vertakte zijtakken                                                                                           |
| <b>hoogte<br/>bladschede</b>    | Even hoog als breed, of hoger dan breed                                                                                                                                                                     | Hoger dan breed                                                                                                                                                                                                               |
| <b>zwarte<br/>knobbelzoom</b>   | Duidelijk                                                                                                                                                                                                   | Meestal duidelijk                                                                                                                                                                                                             |
| <b>schedekleur</b>              | Zwarte band 1/3 tot 1/2 van de<br>schedehoogte, vaak de hele schede<br>zwart                                                                                                                                | Zwarte band 1/3 tot 1/2 van de<br>schedehoogte, vaak de hele schede zwart                                                                                                                                                     |
| <b>schedetanden</b>             | Lang donkerbruin, zonder witte zoom,<br>met hier en daar doorn- of haakvormige<br>siliciumafzettingen, oppervlak daardoor<br>ruw; tanden scheuren doorgaans af<br>tijdens het strekken van de jonge stengel | Lang donkerbruin, zonder witte<br>zoom, oppervlak glad of zelden met<br>silicaatafzettingen; enige tijd blijvend<br>aan de hogere stengeldelen; tanden<br>scheuren doorgaans af tijdens het<br>strekken van de jonge stengel. |
| <b>micro-<br/>morfologie</b>    | Ribben met een dubbele rij<br>siliciumknobbels                                                                                                                                                              | Ribben met een dubbele rij<br>siliciumknobbels waarvan er vele<br>samenvloeien tot korte dwarsbanden                                                                                                                          |
| <b>sporen</b>                   | Normaal ontwikkeld, bolrond,<br>heldergroen, met vier functionele<br>elateren                                                                                                                               | Abortief, onregelmatig kruimelig<br>van vorm, kleurloos, zonder of met<br>verkommerde elateren                                                                                                                                |

Een betrouwbaar micromorfologisch kenmerk om de verschillende taxa in het subgenus *Hippochaete* te onderscheiden bestaat uit de kiezelafzettingen op de ribben. Bij *Equisetum ramosissimum* en z'n hybrides vloeien deze tezamen tot dwarsbandjes,

ten opzichte van *E. ×moorei* Newman, *E. ramosissimum* Desf. (Vertakte paardenstaart) en *E. de zwarte band aan de voet*; deze ontwikkelt zich pas in de loop van het seizoen.

| <i>E. ×moorei</i>                                                                                                                                    | <i>E. ramosissimum</i>                                                                                                                                                                                                                   |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| HR                                                                                                                                                   | RR                                                                                                                                                                                                                                       |
| Planten groot, 1,00–1,20 m; rechtopstaand                                                                                                            | Planten groot, 1,00–1,20(–1,70) m, soms kleiner blijvend; rechtopstaand of opstijgend, later vaak liggend                                                                                                                                |
| Licht tot donker grauwgroen; jonge stengels geelgroen                                                                                                | Licht geelgroen tot grauwgroen                                                                                                                                                                                                           |
| Deels overwinterend, afhankelijk van winterkoude; soms sterft alleen het bovenste stengeldeel af                                                     | Sterft vrijwel geheel af in de winter                                                                                                                                                                                                    |
| Aanvankelijk onvertakt; stengels ontwikkelen soms onregelmatige zijtakken                                                                            | Met regelmatige takkransen                                                                                                                                                                                                               |
| Hoger dan breed                                                                                                                                      | Duidelijk hoger dan breed (tot 2×)                                                                                                                                                                                                       |
| Meestal onduidelijk                                                                                                                                  | Afwezig                                                                                                                                                                                                                                  |
| Zwarte band 1/4 tot 1/3 van de schedehoogte                                                                                                          | Scheden geheel groen tot lichtgrijs, met een smalle zwarte band aan de voet                                                                                                                                                              |
| Lang donkerbruin, met een smalle lichte zoom of zonder zoom, oppervlak glad; aan jongere stengels steeds voorhanden, maar later afvallend            | Licht, vaak als kleurloze golvende naald op een zeer kort-driehoekige, zwarte basis, vaak ook met een donkere kern en brede witte huidrand, oppervlak glad; doorgaans blijvend, indien afvallend een donkere, gekerfte rand achterlatend |
| Ribben met duidelijke, korte dwarsbanden (soms zeer regelmatig), deze zelden onderbroken tot losse knobbels                                          | Ribben met lange, smalle, enigszins kronkelige dwarsversieringen die over de rand van de ribbe afdalen                                                                                                                                   |
| Abortief, onregelmatig kruimelig van vorm, meestal kleurloos, zonder of met verkommerde elateren; af en toe voorkomend als grote, groene diplosporen | Normaal ontwikkeld, bolrond, heldergroen, met vier functionele elateren                                                                                                                                                                  |

in tegenstelling tot de dubbele rij knobbels op de ribben van *E. hyemale* (Fig. 1 ).<sup>18</sup>

Verder kunnen alle hybride taxa gemakkelijk als zodanig herkend worden doordat de sporen geaborteerd zijn. Bij sexueel voortplantende soorten zijn de sporen helder

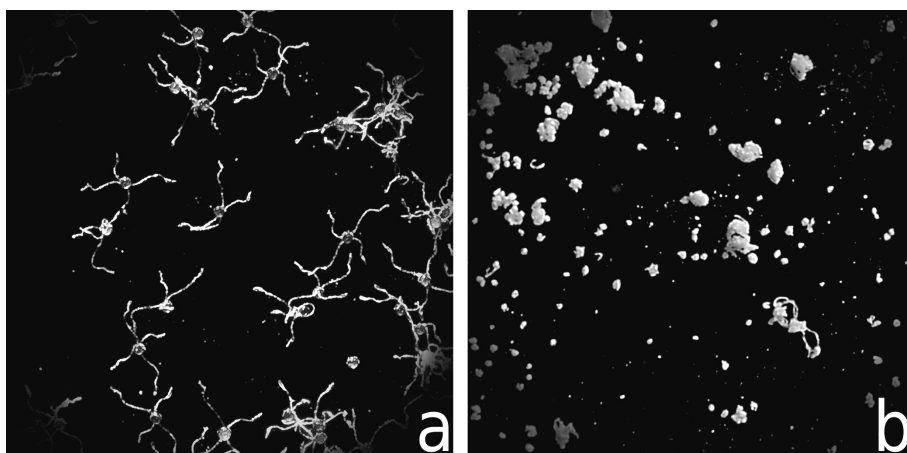


Fig. 2. Sporen: a. normaal ontwikkelde sporen van *E. hyemale* L. (Schaafstro) met vier elateren en een helder groen sporenlichaam; b. misvormde sporen van *E. x moorei* Newman – elateren ontbreken geheel of grotendeels, de sporenmassa is grauwwit en verkruid. Foto's: Wim de Winter.

groen, bolrond, en voorzien van vier lepelvormige elateren, terwijl de abortieve sporen van bastaarden wittig en onregelmatig gevormd zijn, waarbij bovendien een groot deel van hun elateren ontbreekt (Fig. 2). Wel kan er bij hybriden een klein aantal ogenschijnlijk normaal ontwikkelde diplosporen tussen zitten – zie de tweede alinea van deze paragraaf.

In z'n algemene voorkomen doet *Equisetum x ascendens* denken aan een forse en onregelmatig vertakte *E. hyemale* met langgerekte stengelschedes. De stengels blijven tot drie jaar groen en ontwikkelen allengs meer zijtakken die soms sporenaren dragen. In de loop van hun eerste overwintering blijven de stengels niet meer rechtovereind staan, maar zoeken steun tegen stammen en takken van de bomen (Fig. 3) of liggen neer in dichte matten op de grond (Fig. 4). In Duitsland zijn er vindplaatsen bekend waar de zijtakken die uit de neerliggende stengels opstijgen net zo'n dicht bestand vormen als de primaire stengels van andere soorten.

Deze unieke habitus helpt bij het onderscheid met de stijve, rechtopstaande stengels van *Equisetum hyemale* en met vertakte exemplaren van de 's winters deels afstervende *E. x moorei*.

Desondanks werd *Equisetum x ascendens* in het verleden gewoonlijk niet als verschillend gezien van *E. hyemale*. Hiervan kan hij echter goed onderscheiden worden op grond van de geaborteerde sporen en de deels samenvloeiende siliciumknobbels op de ribben. Daarbij heeft *E. hyemale* stengelschedes die gewoonlijk ongeveer even hoog als breed zijn (Fig. 5) en vormt hij slechts zelden onregelmatige zijtakken na beschadiging van de stengeltop.

Ondanks de typische groeiwijze is het onderscheid van *Equisetum x ascendens* met *E. x moorei* veel lastiger, aangezien deze laatste ook abortieve sporen heeft, evenals langere stengelschedes en siliciumdwarsbandjes op de ribben, en soms ook onregelmatig vertakt is. Hier moet men afgaan op variabele kenmerken als





Fig. 3. *Equisetum x ascendens* Lubienski & Bennert. Hoewel de stengels aanvankelijk overeind staan is het kenmerkend voor deze bastaard dat hij steun zoekt in de omringende vegetatie (Fortmond, Overijssel). Foto: Marcus Lubienski.

stengelhoogte en -kleur, winterhardheid, en de allengs toenemende expressie van dwarsbandjes bij *E. x moorei*.<sup>10 17 19</sup>



Fig. 4. *Equisetum x ascendens* Lubienski & Bennert. Een grote massa neerliggende en over elkaar heen hangende groene stengels bedekt de bodem na de winter (Fortmond, Overijssel). Foto: Marcus Lubienski.

### Voorkomen in Europa

Het verspreidingsgebied van *Equisetum x ascendens* was tot nu toe beperkt tot de Rijnvallei in Duitsland en Frankrijk (Fig. 6 – zie Lubienski et al.<sup>10</sup> voor gedetailleerde kaart). Vrijwel alle bekende vindplaatsen bevinden zich langs de rivier of



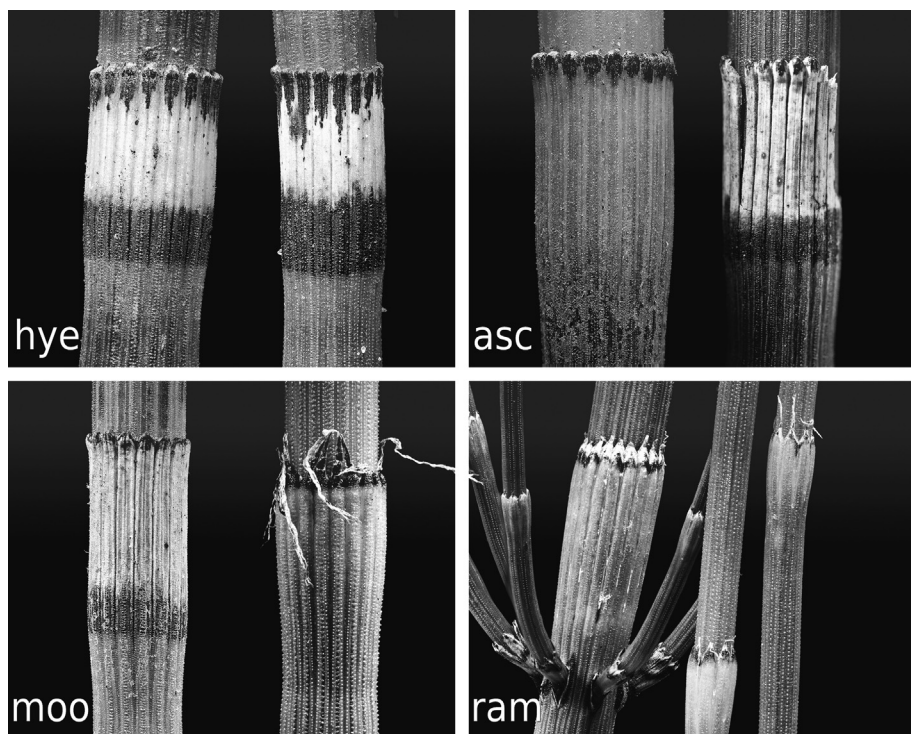


Fig. 5. Stengelschedes: *E. hyemale* L. (Schaafstro; hye); *E. ×ascendens* Lubienski & Bennert (asc) met links een jonge, groene schede en rechts één van een overwinterde stengel; *E. ×moorei* Newman (moo) met links een schede uit het basale deel van de stengel en rechts één uit het bovenste deel; *E. ramosissimum* Desf. (Vertakte paardenstaart; ram), links een schede met takkrans uit het basale deel van de stengel en rechts twee uit het bovenste deel. Foto's: Wim de Winter.

zijn hoogstens een paar kilometer ervan verwijderd. Eén locatie bevindt zich op ongeveer achttien kilometer afstand van de Rijn aan een zijrivier op een spoorwegtalud (Lauter, bij Wissembourg, Dépt. Bas-Rhin, Frankrijk). Het centrum van de verspreiding ligt in het dal van de Boven-Rijn tussen Basel en Mannheim. Buiten deze streek waren er slechts vier vindplaatsen bekend: één nabij Mainz (Rijnland-Palts) en drie in het dal van de Beneden-Rijn in Noordrijn-Westfalen.<sup>17</sup> De nieuw gevonden Nederlandse vindplaatsen in het stroomgebied van de IJssel breiden het verspreidingsgebied in noord-westelijke richting uit.

## De vindplaatsen in Nederland

Tot nu toe is *Equisetum ×ascendens* op twee plaatsen in Nederland gevonden (Fig. 7). Van beide is triploidie door middel van flow cytometrie vastgesteld.<sup>20</sup> De eerste vindplaats is gelegen bij Fortmond (202, 486), waar een grote kloon met een oppervlakte van circa 500 m<sup>2</sup> in een strook van 90 m lang en ruim 5 m breed de landwaartse

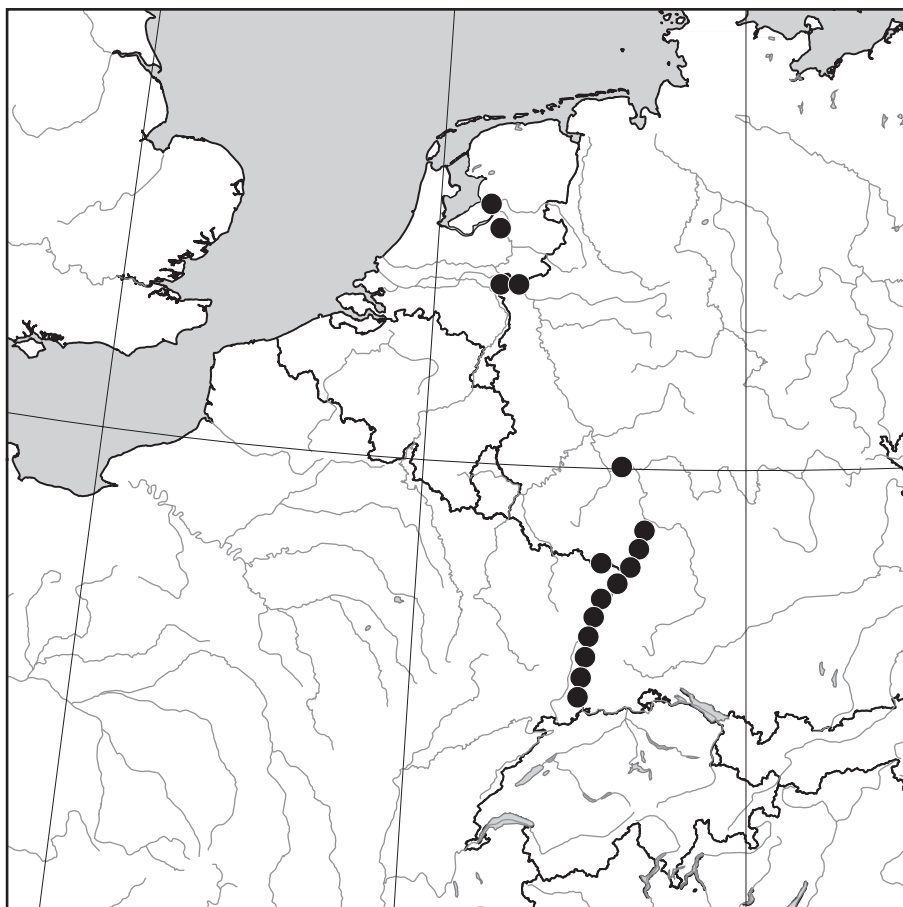


Fig. 6. Verspreiding van *Equisetum xascendens* Lubienski & Bennert in Europa.

zoom van een hardhout-ooibos volgt. Dit ooibos is een restant van een zeer oud bos dat op een aantal zandruggen langs de IJssel ligt. Het ooibos was in gebruik voor hakhoutcultuur, maar is in de Tweede Wereldoorlog te zwaar geoogst. Eind jaren vijftig van de vorige eeuw is een groot deel aangeplant met naaldbout. Ten dele is dat na 1980 weer omgevormd naar loofbos.<sup>21</sup> De vindplaats van *E. xascendens* bevindt zich aan de rand van een loofhoutperceel met Zomereik (*Quercus robur* L.) en Wilde lijsterbes (*Sorbus aucuparia* L.) in een zoomvegetatie met Braam (*Rubus spec.*), Hop (*Humulus lupulus* L.) en Bosrank (*Clematis vitalba* L.), waarin de paardenstaart de ondergroei domineert. De locatie ligt zo hoog dat zij niet vaak overstroomt, maar ze wordt bij zeer hoge rivierstand wel door het water bereikt.

De andere vindplaats is op een dijk aan het Zwarte Meer nabij de Kadoelerkeersluis (195, 519). Dit is oorspronkelijk een zeedijk die in de beschutting lag van de pieren van het Zwolsche Diep. De planten groeien hier in de volle zon in een ruigte

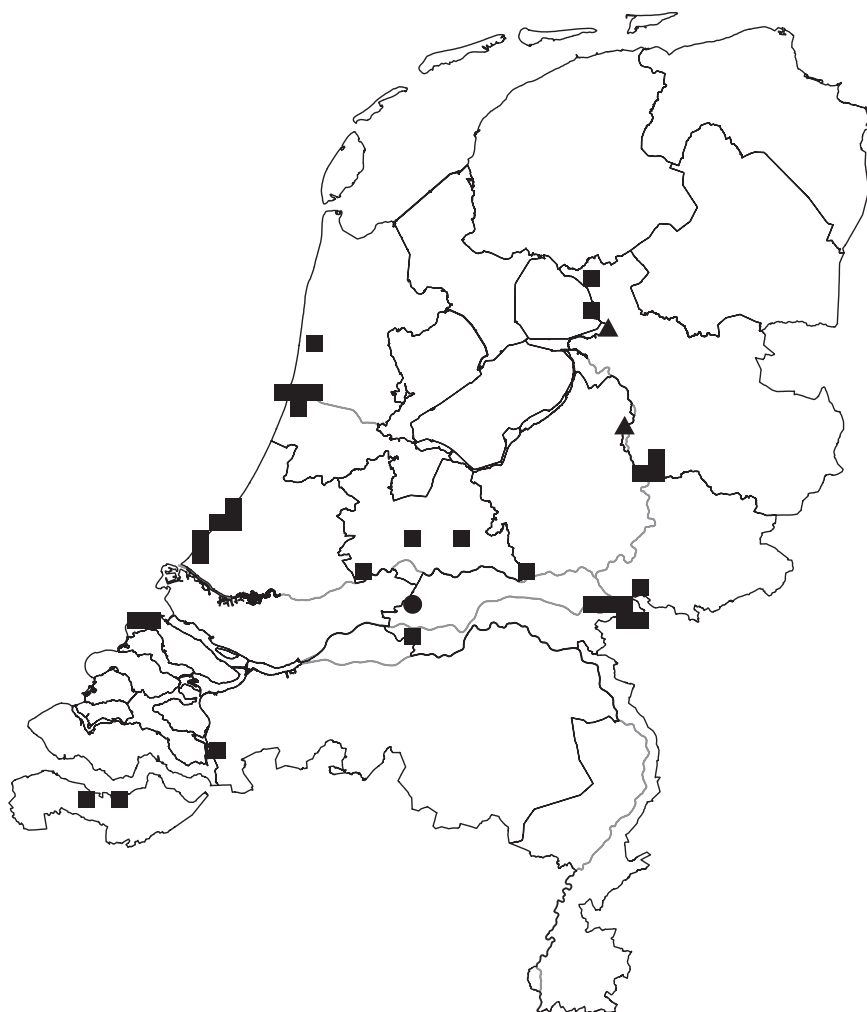


Fig. 7. Bastarden van *Equisetum hyemale* L. (Schaafstro) in Nederland: *E. xmoorei* Newman (■); *E. xascendens* Lubienksi & Bennert (▲); *E. xtrachyodon* (A.Braun) Koch (●).<sup>43</sup>

van Riet (*Phragmites australis* (Cav.) Steud.), Braam, Gewone vlier (*Sambucus nigra* L.) en Wilgenroosje (*Chamerion angustifolium* (L.) Holub). Het gaat hier om een kleine kloon met een gering aantal stengels.

De twee locaties verschillen onderling sterk. Het ooibos bij Fortmond doet denken aan het natuurlijke habitat aan de bovenloop van de Rijn. Het gaat hier dan ook waarschijnlijk om een natuurlijke vestiging. De eerste ons bekende waarneming op deze plaats stamt uit 1919.<sup>22</sup> Herbariummateriaal uit 1954 in de collectie van het Nationaal Herbarium Nederland in Leiden vertoont grote overeenkomst met het huidige bestand, dus vermoedelijk heeft dezelfde kloon hier al die tijd bestaan.



Fig. 8. Verspreiding van *Equisetum hyemale* L. (Schaafstro) in Nederland, met geverifieerde vindplaatsen (■) en gerapporteerde vindplaatsen waarvan geen materiaal onderzocht is (●).<sup>43</sup>

Ten Raai heeft het al over een grote groeiplaats, zodat we mogen aannemen dat de vestiging meer dan honderd jaar geleden heeft plaatsgevonden. Deze bastaarden, die zich waarschijnlijk door middel van losgespoelde rhizoomfragmenten verspreiden, hebben veel baat bij een ongebonden rivier, wat de IJssel tot de eerste helft van de 19<sup>e</sup> eeuw zeker was.

Op de andere vindplaats is een natuurlijk scenario ook niet ondenkbaar, waarin rhizoommateriaal afkomstig vanuit de IJssel op de dijk is geworpen en de plant zich heeft weten te vestigen. Van *Equisetum ×moorei* is bekend dat het rhizoom





Fig. 9. Verspreiding van *Equisetum ramosissimum* Desf. (Vertakte paardenstaart) in Nederland, met geverifieerde vindplaatsen (■) en gerapporteerde vindplaatsen waarvan geen materiaal onderzocht is (●).<sup>43</sup>

transport door zeewater verdraagt<sup>14</sup> en aan de Hollandse, Ierse en Baltische<sup>23</sup> kust vestigt de bastaard zich dan ook regelmatig op de zeereep of vlakbij de zee. Maar minstens even aannemelijk is, dat *E. ×ascendens* tijdens één van de vele herstelwerkzaamheden aan de dijk heeft geprofiteerd van het slepen met bouw- en verstevigingsmaterialen vanuit het IJsselgebied. Een opvallende samenloop is dat de eerste waarneming<sup>24</sup> op deze plaats dateert uit 1968, kort na de bouw van een gemaal in de onmiddellijke nabijheid van de vindplaats.

## Het *Equisetum* *×moorei*-complex in Nederland

Net als in de andere Europese landen heeft het complex van soort en bastaarden rond het Schaafstro steevast tot verwarring en foute determinaties geleid. Bijvoorbeeld, van de paardenstaart die Du Mortier<sup>25</sup> in 1825 als *Equisetum trachyodon* bij Beverwijk verzamelde nam Van Oostroom<sup>26</sup> bijna 125 jaar later aan, dat dit waarschijnlijk om de “duinvorm” *E. hyemale* var. *schleicheri* zou gaan. Later bevestigde hij dat<sup>27</sup>, toen *E. ×trachyodon* werkelijk in Nederland gevonden werd. De ironie wil, dat genoemde var. *schleicheri* ook een bastaard is, weliswaar niet *E. ×trachyodon* (*E. hyemale* *×* *variegatum*) maar *E. ×moorei* (*E. hyemale* *×* *ramosissimum*).<sup>28</sup> Een ander voorbeeld: toen in de 19<sup>e</sup> eeuw de Flora Batava werd samengesteld, namen de auteurs voor het artikel over Schaafstro<sup>29</sup> als voorbeeld voor de bijbehorende afbeelding kennelijk materiaal dat in Zuid-Holland verzameld was. *Equisetum hyemale* komt hier niet voor en de illustratie toont dan ook niet deze soort, maar een zovuldig getekende *E. ×moorei* – mogelijk zelfs de eerste afbeelding die er ooit van is gemaakt.

In het laatste kwart van de twintigste eeuw rees bij een aantal botanici onafhankelijk van elkaar het vermoeden dat in Nederland naast *Equisetum hyemale* wellicht ook *E. ×moorei* voor zou kunnen komen.<sup>30–33</sup> Even is hij zelfs in de Heukels' Flora opgedoken<sup>31</sup>, maar bij latere drukken verdween hij weer uit de sleutel en daarmee uit het bewustzijn van de floristen.

Bij het bestuderen van materiaal in het herbarium in Leiden<sup>34</sup> in 2005 bleek, dat *Equisetum ×moorei* niet alleen tot de Nederlandse flora behoort, maar waarschijnlijk niet eens heel zeldzaam is. Aangezien we in die tijd nog niet zo zeker waren van de onderscheidende kenmerken, zijn zoveel mogelijk bekende vindplaatsen bezocht om vergelijkingsmateriaal te krijgen en om sporendragend materiaal te verzamelen ten einde per locatie ondubbelzinnig te kunnen vaststellen of de betreffende paardenstaart al dan niet een hybride betrof.

Het beeld dat *Equisetum ×moorei* een zeldzame verschijning zou zijn is niet correct. Van de 49 bestanden die we onderzocht hebben, behoorden er 28 tot deze bastaard, waarvan het merendeel (23) bevestigd kon worden op grond van geaborteerde sporen. Daarentegen vonden we er maar 19 van *E. hyemale* (11 met vruchtbare sporen, de andere zonder rijpe aren; Tabel 2). Herbariumonderzoek in Leiden en Wageningen leverde hetzelfde beeld op (69 bastaarden tegen 41 *E. hyemale*), met dien verstande dat bij het meeste herbariummateriaal geen zichtbare sporen voorhanden waren en de determinatie alleen op uiterlijke kenmerken kon plaatsvinden. In alle gevallen kwamen de exemplaren met goede sporen morfologisch overeen met *E. hyemale* en die met geaborteerde sporen met *E. ×moorei*, respectievelijk *E. xascendens*. Alleen de kloon op het strand van IJmuiden kan op morfologische grond voor *E. ramosissimum* gehouden worden. De verspreidingskaarten bieden opvallende verschillen in beeld voor *E. ×moorei* resp. *E. hyemale*. De bastaard komt voor langs de grote rivieren en in de duinen in het westen. Daarnaast heeft hij zich langs een aantal spoorwegtrajecten in Holland, Utrecht en Gelderland weten te verspreiden. Mogelijk bevindt zich hieronder nog een aantal klonen van *E. xascendens* (Fig. 7).

*Equisetum xmoorei* komt elders in Europa voor in zandige dennenbossen, duinen en halfsteppes, maar ook in weides en langs wegen en spoordijken. Het is een zonliefhebber die zich zelden onder de bomen waagt. In Frankrijk en Duitsland is hij vrij gewoon langs de grote rivieren<sup>35–40</sup> in tamelijk droge pioniersvegetaties en op hellingen, veelal tussen struiken. Daarnaast wordt hij in vaak grote aantallen gevonden op (spoor-)dijken en bij grindwinningen. In Ierland groeit hij op open, zandige en kleiige steiltes, vaak net boven de hoogwaterlijn, waardoor hij flink wat zout krijgt te verduren vanuit het stuifwater en de zeewind. De bodem is op zulke plaatsen vaak aan erosie onderhevig.<sup>41</sup> Bij ons staat hij, net als op een aantal Estse Oostzee-eilanden<sup>23</sup>, ook veel in de duinen. In een duingebied bij Scheveningen, waar *E. xmoorei* voorheen veelvuldig voorkwam, is hij vrijwel verdwenen nadat de toegang beperkt werd. Het gebied werd niet langer doorkruist door wandelaars die de zandbodem open hielden en de soort kon de toenemende concurrentie van grassen niet het hoofd bieden.<sup>42</sup>

In zijn habitatvoorkeur komt *Equisetum xmoorei* dus nogal overeen met *E. ramosissimum*. Bij Babberich en langs de Rijn in Noordrijn-Westfalen (Duitsland) komen beide samen voor op een dijktafud. Bij Gendt wordt *E. xmoorei* tezamen met beide oudersoorten gevonden. *Equisetum xascendens* daarentegen groeit in zijn hoofdverspreidingsgebied in het Boven-Rijndal op vergelijkbare plaatsen als *E. hyemale*.

In Nederland is *Equisetum hyemale* vrijwel beperkt tot de bossen ten oosten van de IJssel en ten zuiden van de grote rivieren (Fig. 8). Daarnaast komt deze soort voor op een beperkt aantal verspreide vindplaatsen in een atypisch milieu, zoals in een verlaten kleiput bij Asperen en op de Stampersplaat in de Grevelingen. Uit de 19<sup>e</sup> eeuw zijn waarnemingen bekend uit “de moerassen bij Wemeldinge” (Van den Bosch, 1841) en, midden in *E. xmoorei*-gebied, bij Haarlem (Van Hall, 1830) – beide gebaseerd op planten met goede sporen. *Equisetum hyemale* preferereert vochtige loofbossen en in vergelijking met *E. xmoorei* nattere omstandigheden. Daling van de waterstand heeft een negatief effect op de soort, hoewel het lang kan duren voordat een grote kloon helemaal verdwenen is.

De andere oudersoort, *E. ramosissimum*, is in tegenstelling tot *E. hyemale*, en meer nog dan *E. xmoorei*, een soort van milieus die aan erosie en bodeminstabiliteit

Tabel 2. Aantal vindplaatsen per taxon op grond van voor dit onderzoek verzameld materiaal en herbariumcollecties van het Nationaal Herbarium Nederland te Leiden (L) en Wageningen (WAG) en het herbarium van het Natuurmuseum Nijmegen (NMNL).

|                     |               | <i>E. hyemale</i> | <i>E. xmoorei</i> | <i>E. xascendens</i> | totaal |
|---------------------|---------------|-------------------|-------------------|----------------------|--------|
| eigen materiaal     | totaal        | 19                | 28                | 2                    | 49     |
|                     | sporen gezien | 11                | 23                | 2                    | 36     |
| herbariumcollecties | totaal        | 41                | 69                |                      | 110    |
|                     | sporen gezien | 6                 | 18                |                      | 24     |

onderhevig zijn, zoals rivieroeveren en steile hellingen. Hij komt op een beperkt aantal plaatsen voor in het oostelijke rivierengebied (Fig. 9). Een vreemde uitzondering is Utrecht, waar hij midden in een nieuwbouwwijk staat.

Van een aantal gerapporteerde vindplaatsen waarvan we geen materiaal hebben gezien mag ook verondersteld worden dat het om *E. ×moorei* gaat.

1. R.L. Hauke. 1963. A taxonomic monograph of the genus *Equisetum* subgenus *Hippochaete*. Beih. Nova Hedwigia 8: 1–123.
2. R.L. Hauke. 1978. A taxonomic monograph of *Equisetum* subgenus *Equisetum*. Nova Hedwigia 30: 385–455.
3. M. Lubienski. 2010. A new hybrid horsetail *Equisetum ×lofotense* (*E. arvense* × *E. sylvaticum*, Equisetaceae) from Norway. Nord. J. Bot. 28: 530–540.
4. E. Newman. 1854. New Irish *Equisetum*. Phytologist 5: 17–20.
5. J. Milde. 1862. Wissenschaftliche Ergebnisse meines Aufenthaltes bei Meran. Bot. Zeitung 20: 429–438, 441–454, 457–460.
6. J. Milde. 1865. Monographia Equisetorum. Nov. Actorum Acad. Caes. Leop.-Carol. German. Nat. Cur. 32: 1–605.
7. I. Manton. 1950. Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta. Cambridge.
8. H.W. Bennert, M. Lubienski, S. Körner & M. Steinberg. 2005. Triploidy in *Equisetum* subgenus *Hippochaete* (Equisetaceae, Pteridophyta). Ann. Bot. 95: 807–815.
9. M. Lubienski & H.W. Bennert. 2006. *Equisetum ×alsaticum* (Equisetaceae, Pteridophyta) in Mitteleuropa. Carolinea 64: 107–118.
10. M. Lubienski, H.W. Bennert & S. Körner. 2010. Two new triploid hybrids in *Equisetum* subgenus *Hippochaete* for Central Europe and notes on the taxonomic value of „*Equisetum trachyodon* forma *Fuchsii*” (Equisetaceae, Pteridophyta). Nova Hedwigia 90: 321–341.
11. F. Krahulec; L. Hrouda & M. Kovářová. 1996. Production of gametophytes by *Hippochaete* (Equisetaceae) hybrids. Preslia 67: 213–218.
12. L. Hrouda & F. Krahulec. 1982. Taxonomická a ekologická analýza společného výskytu druhu rodu *Hippochaete* (Equisetaceae) a jejich křížencu. Taxonomic and ecological analysis of the occurrence of *Hippochaete* species and hybrids (Equisetaceae). Preslia 54: 19–43.
13. J. Duval-Jouve. 1864. Histoire naturelle des *Equisetum* de France. Baillière, Paris.
14. C.N. Page & M. Barker. 1985. Ecology and geography of hybridization in British and Irish horsetails. Proc. Roy. Soc. Edinburgh 86b: 265–272.
15. T. Dubois-Tylski & B. Girerd. 1986: Étude comparative de quelques *Equisetum* du sous-genre *Hippochaete*. Bull. Soc. Bot. France 133: 125–135.
16. C.H. Haufler. 2008. Species and speciation. In: T.A. Ranker & C.H. Haufler: Biology and evolution of ferns and lycophytes: 303–331. Cambridge University Press, Cambridge.
17. M. Lubienski; W. Jäger & H.W. Bennert. 2011. *Equisetum ×ascendens* Lubienski & Bennert (Subg. *Hippochaete*, Equisetaceae), eine neue Schachtelhalm-Sippe für die Flora Nordrhein-Westfalens. Jahrb. Bochumer Bot. Ver. 3: 7–20.
18. Omdat de afzettingen bestaan uit een glasachtig silicium dat zowel transparant als hoogglanzend is, is het bijzonder lastig om de vorm goed te zien of te fotograferen. Voor de silicogrammen in dit artikel is het oppervlak doffer en minder doorschijnend gemaakt door de stengels een paar keer door een walmende vlam van een olielampje heen en weer te bewegen, tot er een heel lichte roetafzetting is gevormd. Daarna is het stengeloppervlak met een 8× macrolens onder strijklucht gefotografeerd.
19. M. Lubienski. 2011. Die Schachtelhalme (Equisetaceae, Pteridophyta) der Flora Deutschlands – ein aktualisierter Bestimmungsschlüssel. Jahrb. Bochumer Bot. Ver. 2: 68–86.
20. Flow cytometrisch onderzoek is uitgevoerd door Dr. R. Viane van de Universiteit Gent, België, waarvoor wij hem zeer erkentelijk zijn.
21. R.J.A.M. Wolf, A.H.F. Stortelder, R.W. de Waal, K.W. van Dort, S.M. Hennekens, P.W.F.M. Hommel; J.H.J. Schaminée & J.G. Vrieling. 2001. Ooibossen. Boscossyst. Ned. 2 / Natuurhist. Bibl. 68. KNNV, Utrecht.

22. A.W. Ten Raa. 1919. [excursieverslag Fortmond]. *Natura* 18 (No. 252, 15 september, 1919(9): 77–78.
23. O. Eklund. 1929. Beiträge zur Flora der Insel Wormsö in Estland. *Acta Soc. Fauna Fl. Fenn.* 55: 1–136.
24. Herbariumexemplaar in het Nationaal Herbarium Nederland te Leiden verzameld door D.T.E. van der Ploeg op 3 juni 1968 bij “Kadoelen (Ov.)” op “een dijkje langs meer”, door hem op naam gebracht als *Equisetum hyemale* L.
25. B. Du Mortier. 1869. Bouquet du littoral belge. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique* 7: 318–371.
26. S.J. van Ooststroom. 1948. Articulatae – Equisetaceae. In: Th. Weevers et al. (red.). *Flora Neerlandica*. 1, 1. Pteridophyta, Gymnospermae: 16–31. Koninklijke Nederlandse Botanische Vereniging, Amsterdam.
27. S.J. van Ooststroom & T.J. Reichgelt. 1960. Floristische notities 59–67. 59. *Equisetum trachyodon* A.Br. *Acta Bot. Neerl.* 9: 197–199.
28. W.P. de Winter. 2003. De Spoorwegpaardestaart (*Equisetum ×moorei*) in Nederland. *Varenvaria* 16, 3: 5–11.
29. J. Kops & J.E. van der Trappen. 1846. *Flora Batava of Afbeelding en Beschrijving van Nederlandsche Gewassen*, IX. J.C. Sepp en Zoon, Amsterdam.
30. E.J. Weeda, R. Westra, Ch. Westra & T. Westra. 1994. *Nederlandse Ecologische Flora* 1. IVN (i.s.m. VARA en Vewin), Amsterdam.
31. R. van der Meijden. 1996. Heukels' *Flora van Nederland*, ed. 22. Wolters-Noordhoff, Groningen.
32. B. te Linde & L.-J. van den Berg. 2003. *Atlas van de flora van Oost-Gelderland*. Stichting De Maandag, Ruurlo.
33. G.M. Dirkse, S.M.H. Hochstenbach; A.I. Reijerse, R.-J. Bijlsma & D. Cerff. 2007. *Flora van Nijmegen en Kleef 1800–2006: catalogus van soorten met historische vindplaatsen en recente verspreiding*. Het Zevendal, Mook.
34. Dit deel van het onderzoek alsmede het meeste veldwerk in Nederland is uitgevoerd door de eerste auteur in samenwerking met Gerard Dirkse.
35. R. Prelli. 2001. *Les Fougères et plantes alliées de France et d'Europe occidentale*. Belin, Paris.
36. J.-E. Loiseau & J.-C. Felzines. 1991. L'*Equisetum ×moorei* Newm. dans la vallée de la Loire moyenne (distribution, phytocénologie, biologie). *Bull. Soc. Bot. France* 138: 159–168.
37. H. Haeupler & P. Schönfelder. 1989. *Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland*, ed. 2. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart.
38. H. Haeupler, A. Jagel & W. Schumacher. 2003. *Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen in Nordrhein-Westfalen*. Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten NRW, Recklinghausen.
39. W. Lang & P. Wolff. 2011. *Flora der Pfalz. Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen für die Pfalz und ihre Randgebiete*. Zweite, stark erweiterte und aktualisierte Auflage. Speyer (CD-ROM).
40. G. Philippi. 1993. Equisetaceae. In: O. Sebold, S. Seybold & G. Philippi, *Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs*. 1. Allgemeiner Teil – Spezieller Teil (Pteridophyta, Spermatophyta) – Lycopodiaceae bis Plumbaginaceae, ed. 2. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart.
41. C.N. Page. 1997. *The Ferns of Britain and Ireland*. Cambridge University Press, Cambridge.
42. Persoonlijke mededeling Harry van der Hagen, Duinwaterbedrijf Zuid-Holland.
43. De verspreidingskaarten zijn samengesteld op basis van diverse bronnen, te weten onze eigen waarnemingen, FlorBase, Synbiosys, waarneming.nl, de collecties van het Nationaal Herbarium Nederland te Leiden (L) en Wageningen (WAG), het herbarium van het Natuurmuseum Nijmegen (NMNL), het spoorwegonderzoek van A. Koster en een lijst van vindplaatsen ons vriendelijk ter beschikking gesteld door J. Cevat.