

De zoetwatergetijde-dotter van de Biesbosch en de Oude Maas:

***Caltha palustris* L. var. *araneosa*, var. nov.**

door

C. G. G. J. VAN STEENIS
(Rijksherbarium, Leiden)

Een tweetal jaren geleden heb ik in dit tijdschrift (VAN STEENIS, 1968) een mededeling gedaan over de merkwaardigheid dat de dotters in de Biesbosch, behalve dat zij daar tot de „duikerplanten” behoren en — zoals veel andere plantesoorten — bijzonder fors zijn, een eigenaardige wijze van vegetatieve vermenigvuldiging hebben, die voorheen eigenlijk alleen aan Dr. Ir. I. S. Zonneveld duidelijk bekend en door hem summier beschreven was. Op de knopen van omgevallen stengels vormt zich namelijk een aantal dikke gekronkelde wortels die, uitstralend als de poten van een spin vanuit een massieve knoop, tenslotte overblijven na het vergaan van de stengel. Deze „dotterspinnen” zwerven bij duizenden door de Biesbosch rond, maar kunnen zich vastzetten en nieuwe planten vormen. Men zou ze als een vorm van turionen kunnen beschouwen, die bij water- en moerasplanten niet zelden voorkomen.

De heer J. MENNEMA (1968) kon aansluitend bevestigen, dat ook in het zoetwatergetijdegebied van de Oude Maas ditzelfde verschijnsel wordt gevonden.

Uiteraard heeft de Biesbosch-dotter mijn belangstelling gehouden, omdat er nog verscheidene punten onopgelost waren. Deze zaak is thans voor mij vrijwel rond en het is mij een bijzonder genoegen dat, hoewel mijn werkgebied niet onmiddellijk verband houdt met de Nederlandse flora, ik toch een kleine originele bijdrage kan leveren in dit feestnummer ter ere van de centrale figuur in de Nederlandse floristiek, mijn zozeer gewaardeerde medewerker doctor Simon J. van Ooststroom.

Ik heb namelijk in de afgelopen twee jaren niet stilgezeten en, zij het op wat primitieve wijze, enige experimentele systematiek aan de dotter verricht in het veld en in het vijvertje van de Leidse Hortus.

Zoals ik aan het einde van mijn eerste mededeling schreef, ware het van belang te weten of men door ombuigen van stengels van de gewone dotter — oppervlakkig verankerd in water — deze tot wortelvorming op de knopen zou kunnen aanzetten. Ik heb dit in 1969 op vele plaatsen rondom Leiden (Heempark, Wijde Aa, enz.) in het veld trachten te bewerkstelligen, doch zonder enig succes. In april-mei 1970

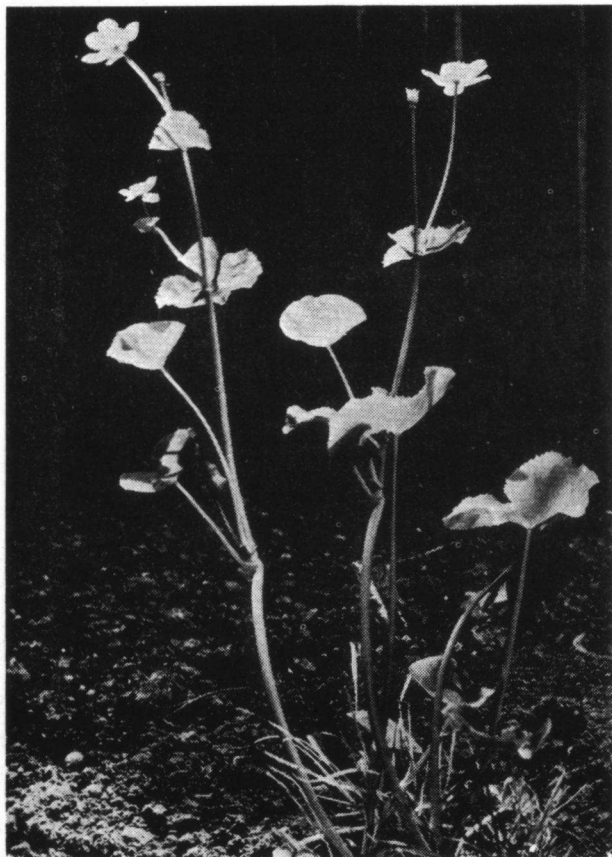


Fig. 1. Uit een dotterspin gekweekte Biesbosch-plant, op ca. $\frac{1}{4}$ \times nat. gr.

heb ik ook afgesneden stengels die op uitbloeien stonden — sommige met jonge vruchten, andere waarvan ik deze had verwijderd — in de Hortus horizontaal in oppervlakte-water verankerd, doch van wortelvorming was geen sprake.

Een ander punt was het opkweken van dotters uit de dotterspinnen. Hiervan had ik er twee, dank zij de heer W. F. Prud'homme van Reine, die deze tijdens de Biesboschexcursie der Kon. Ned. Bot. Ver. in 1968 had verzameld. Uitgeplant in een in het Hortus-vijvertje staande pot „kiemden” deze binnen enkele dagen en produceerden na enkele weken in 1968 enkele kleine bladeren. In 1969 hoopte ik hieruit bloeiende planten te krijgen, doch dat lukte niet, het bleven vrij armetierige rozetten. De oorzaak hiervan heb ik even gezocht in het feit dat de pot hoofdzakelijk met bladaarde was gevuld in plaats van met kleiige modder en ik heb er daarom eind 1969 nog een flinke kluit klei aan toegevoegd. Maar achteraf denk ik toch dat de spinnen waarschijnlijk altijd een jaar nodig hebben om zich te vestigen. Ik herinner me namelijk, hoe het mij opviel dat er in de grienden van de Biesbosch, waar veel losse dotterspinnen in het slijk lagen, bijzonder veel van dergelijke „jonge planten” waren, die ik thans beschouw als uit spinnen opgegroeide, een jaar oude planten.

In mei 1970 produceerden beide jonge planten in de Hortus een slanke, volkomen stijf rechtopstaande bloeistengel (*fig. 1*). Deze vertoonden een merkwaardigheid, namelijk dat ze op de knopen een elleboogvormige knik hebben. Deze knoop is massief en verdikt en in de oksel van het blad op de knoop was een vegetatieve spruit te zien. Bovendien braken al heel gauw korte, dikke bijwortels uit deze knopen, zoals in *fig. 2, a* is te zien. Ter vergelijking is hierbij gevoegd *fig. 2, b*, die de situatie weergeeft bij de gewone dotter; deze vertoont noch de knik, noch de verdikking, noch de kleine vegetatieve spruit, noch de korte worteltjes; op de knoop is bij doorsnijden een dun schot, waar boven en onder de stengel hol is.

Uiteraard begonnen de kleine worteltjes in die droge warme dagen, aan de lucht blootgesteld, bruinig te worden en tekenen van verdroging te geven. Dat gebeurt in de Biesbosch natuurlijk gewoonlijk niet, want daar komen ze regelmatig door de vloedbeweging onder water. Afgezien daarvan worden in het getijdewater stengels vaak omgeknikt zonder zich daarna te kunnen oprichten, waardoor de ontwikkeling der wortels rustig haar gang kan gaan.

Ik heb daarna de stengel van een der uit de spinnen opgegroeide planten afgesneden en oppervlakkig in water verankerd. Van de tweede plant werd de stengel omgebogen en in een soortgelijke stand gebracht. Tenslotte heb ik alsnog van de gewone dotter (van de Wijde Aa) enige forse losse stengels ter controle ernaast ook in die stand bevestigd.

Mej. SMIT (1970), thans Mevr. P. G. de Vries-Smit, had reeds iets soortgelijks gedaan met in haar proeftuin overgebrachte planten uit de Biesbosch en had aan stengels in horizontale toestand gebracht, wortelvorming waargenomen.

Het was dus te verwachten, dat dit ook zou gebeuren met mijn twee uit dotterspinnen opgekweekte planten; dit geschiedde inderdaad en is in *fig. 2, d* afgebeeld. Het eigenaardige was dat deze wortels, hoewel in structuur volkomen gelijk aan die welke aan normale dotters worden gevonden (dik, wit, aanvankelijk onvertakt en met groot wortelmutsje), van meet af aan wat kronkeliger waren dan bij de gewone dotter. Dit zal wel het gevolg zijn van het feit, dat ze rondom de knoop

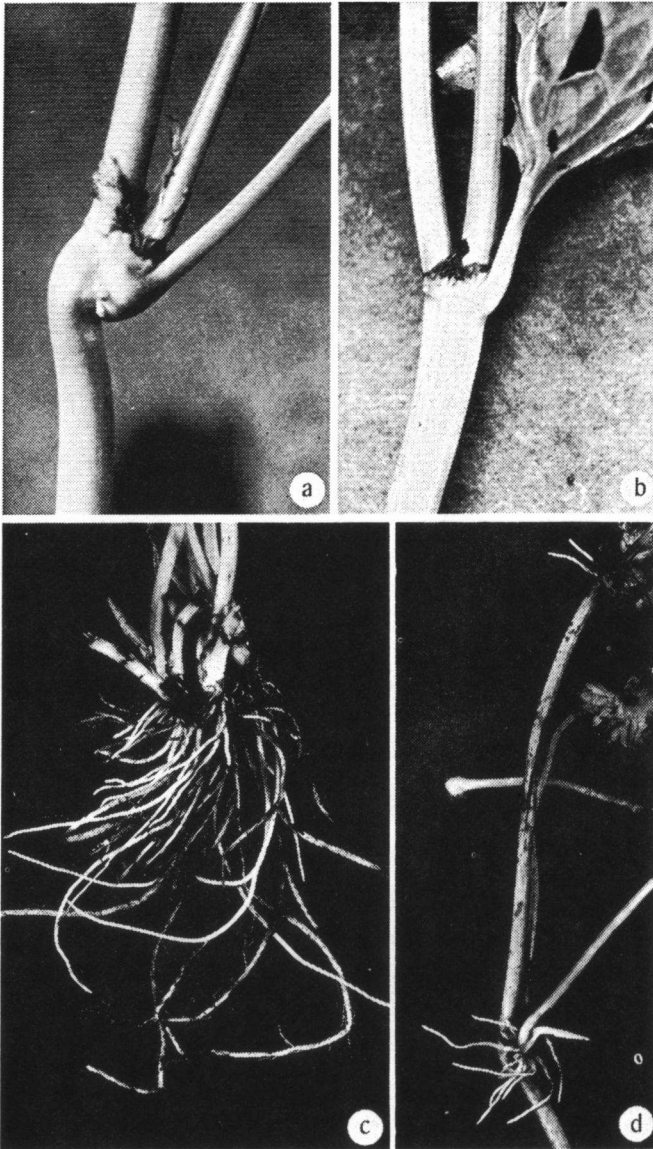


Fig. 2. a: Stengelknoop van de plant uit *fig. 1* met okselstandige spruit en enkele naar buiten tredende wortels; **b:** stengelknoop van de gewone dotter ter vergelijking; in de bladoksel bevindt zich een bloemsteel; **c:** wortelselsel van de gewone dotter, de drie rozetten behoren tot een pol; **d:** zich ontwikkelende spinnen aan twee knopen van een omgebogen stengel van de plant van *fig. 1* en *2, a*.

ontspringen en schuin naar beneden moeten groeien. Het sterk gekronkelde karakter van de wortels aan de dotterspinnen zou wel eens het gevolg kunnen zijn van het hot en haar drijven en op verschillende plaatsen aan de grond raken waardoor telkens opnieuw hun stand wordt bepaald door positieve geotropie.

Eind mei werden ook fijne draadvormige voedingsworteltjes aan de bijwortels der spinnen gevormd.

De heer Mennema heeft medio juni nog waarnemingen aan de Oude Maas gedaan, waarbij bevestigd werd dat alle stengels daar rechtop staan, op de knopen wortels voortbrengen en in alle opzichten overeenstemmen met die van de Biesbosch. De laagste knopen hadden uiteraard de langste wortels, daar ze langer geïnundeerd zijn.

Behalve voor het gemakkelijker vasthechten en onder slik begraven worden, dunkt me dat de wortels der spinnen nog twee functies hebben, nl. als opslag van reservevoedsel en als drijforgaan. Ze bezitten geen holten of luchtkanalen; het parenchym is dunwandig en zeer rijk aan zetmeelkorrels, vooal in het dikkere onderste gedeelte. Hier en daar, vooral subepidermaal en bij de pericykel is wat olie zichtbaar te maken met osmiumzuur. Deze onderste stukken van de wortels zinken, de uiteinden daarentegen niet. Bij uitknippen onder water kan men er wat luchtbelletjes uitpersen. De lucht bevindt zich in de intercellulaire ruimten op de hoeken der in de lengterichting gestrekte cellen. Ze komen in sterke mate overeen met de gewone (bij)wortels van de dotterbloem (*fig. 2, c*).

Het feit, dat Zonneveld voor de Biesbosch aanneemt dat daar vegetatieve vermeningvuldiging door middel van dotterspinnen en niet door zaad de hoofdzaak is en dat Mennema in het getijdegebied van de Oude Maas ook alleen deze vorm aantrof, wijst er op dat wij hier met een bepaald morfologisch en oekologisch onderscheidbaar taxon te maken hebben, dat ik een getijde-ras zou willen noemen, al vormen alle planten tezamen dus mogelijk maar een cloon.

Waar de morfologische kenmerken volmaakt behouden blijven onder niet door de getijden beïnvloede omstandigheden (*fig. 1*) en ik experimenteel de Biesbosch-oekologie benaderend aan gekweekte planten dotterspinnen kon verkrijgen, wijst dit er mijns inziens duidelijk op dat moet worden aangenomen, dat deze eigenschappen erfelijk zijn. Er is geen kwestie van een phenotypische standplaats-modificatie, zoals nogal eens bij waterplanten pleegt voor te komen.

Mevrouw de Vries-SMIT (1970) wil het Biesbosch-ras tot var. *radicans* (Forst.) Beck rekenen. Deze variëteit, die zij ook in Ulvenhout aantrof en opkweekte, is volgens MENNEMA en mij (1970) een ander taxon, dat in ondiep water zonder getijdebeweging kruipende, op de knopen wortelslaande en blijkbaar onvertakte, één- of althans armbloemige stengels heeft. Als ik de gegevens die zij ons schriftelijk deed toekomen goed begrijp, heeft var. *radicans* een grote verspreiding op het noordelijk halfmond en is ook gebonden aan een beperkt aantal biotopen. Zij heeft natuurlijk voor haar studie, die een monografie betreft van het geslacht *Caltha*, veel meer materiaal bestudeerd dan wij en zij zegt dat var. *radicans* van zeer tener tot vrij fors kan zijn. Voorts vond zij bij drie populaties uit Drente in de proeftuin ook wortelslaande, op uitlopers gelijkende stengels, een verschijnsel dat aan die populaties in natuurlijke omstandigheden niet is waargenomen. Haar conclusie is, dat er dus tussen var. *radicans* van Ulvenhout en de Biesboschplanten „continue overgangen” bestaan.

Met alle respect voor haar formidabel werk, dat wij te zijner tijd in druk hopen te zien, kan ik deze bewijsvoering noch volgen noch beamen. Immers, indien men zou mogen veronderstellen dat het getijde-biotop van Biesbosch en Oude Maas een var. *radicans* „zou hebben gedwongen rechtop te staan” teneinde zich

te kunnen handhaven, waarom zouden onze planten in cultuur in ondiep water zonder getijden zich dan ook exact zo handhaven, zoals uit *fig. 1* blijkt?

Zonder twijfel is het getijde-ras van de Biesbosch en Oude Maas het naast verwant aan var. *radicans*, waarmede het de voortbrenging van wortels en de vegetatieve voortplanting gemeen heeft, want ik neem aan dat ook bij var. *radicans* uit de wortelslaande knopen, na het vergaan van de internodiën, een nieuwe plant ontstaat.

Het wil me verder voorkomen, dat het optreden van wortelende knopen binnen de soort *Caltha palustris* een „afgeleid” kenmerk is.

Moelijker wordt het de vraag te beantwoorden of de Biesbosch-dotter uit var. *radicans* is ontstaan, dan wel omgekeerd of dat beide zich onafhankelijk door genetische selectie, geïnduceerd door milieu-omstandigheden, uit de gewone dotter hebben ontwikkeld. Zowel var. *radicans* als de getijde-dotter behoren tot het $2n = 56$ cytotype. Voorlopig blijft het zoeken naar het antwoord op deze vraag een onvruchtbare speculatie.

Wat de systematische rang van de Biesbosch-planten betreft, komt het me redelijk voor die gelijk te stellen aan die van var. *radicans* sensu stricto en dit taxon dus eveneens als een variëteit te onderscheiden. Het epitheton dat ik daarvoor heb gekozen, zinspeelt op het spinachtig voorkomen van de vegetatieve verspreidingseenheden.

Caltha palustris L. var. *araneosa*, var. nov.

Sicut in var. *radicans* nodis caulinis cubiti modo incrassata atque germina vegetativa radicesque generans, sed erecta, robusta et pluriflora; gemmae radicales in turiones solutos prodere possunt. — Typus: Neerlandia, Biesbosch, 30.6.1968, van Steenis 3546 (L).

Voorkomen: Biesbosch, Oude Maas, in zoetwatergetijde-gebied.

Caltha palustris is zeker, o.a. door de door Mevr. de Vries-Smit aangetoonde chromosoomrassen, een vormenrijke soort, zoals de meeste soorten met grote arealen. Het zal dus heel goed mogelijk zijn dat er in een complete infraspecifiche indeling der soort misschien moet worden besloten om alle vormen met wortelslaande knopen formeel als één variëteit op te vatten. Het zou echter ook dan wenselijk blijven om binnen de var. *radicans* sensu lato twee subvariëteiten te onderscheiden, de kruipende en de rechtopstaande, omdat ze een verschillende morfologie en oekologie hebben.

Een juister gebruik van de rang zou zijn geweest de term subspecies te gebruiken, omdat dit de meest wenselijke is voor onderscheidbare geographische of oekologische rassen. Maar het onaangename is dat hiervoor maar één term aanwezig is, die van subspecies, die men dan voor „kleine” zowel als voor „grote” rassen moet gebruiken. Men kan volgens de Code wel andere termen invoeren, doch deze moeten dan ook een zekere gangbaarheid verkrijgen; subspecies lijkt weinig aantrekkelijk voor een „klein” ras. En dat zal toch wel eens voorkomen, aangezien er in rassen of ecotypen, naar de onderzoekingen van Turesson bij enigszins wijdverspreide, polymorphe soorten ook een hiërarchie van rangen behoort. Het zijn deze praktische overwegingen die mij tot de onderscheiding in de rang van variëteit hebben gebracht. Men zou kunnen overwegen een rang aangeduid door „ecot.” voor ecotypen en „cyt.” voor chromosoomrassen in te voeren.

Uiteraard blijven er bij elk onderzoek desiderata over, zo ook hier.

Wij zouden graag een proef in de natuur doen door Biesbosch-exemplaren over te planten naar Ulvenhout en omgekeerd, om te zien hoe ze zich op hun nieuwe standplaats in de natuur gedragen. Heel eenvoudig uit te voeren lijkt dit niet, interessant lijkt het wel.

Het zou voorts interessant zijn te weten of de Biesbosch-dotter ook in andere zoetwatergetijdengebieden in Europa optreedt. Daarover hebben wij geen gegevens.

Verder willen wij gaarne planten uit zaad opkweken om nog verdere bewijzen te krijgen over de erfelijkheid van de eigenschappen der Biesbosch-plant. Zaad meegebracht door de heer Mennema van de Oude Maas kiemde voortreffelijk na ca. 2—3 weken. Het zaad drijft, omdat er aan de zijde van de chalaza een sterk luchthoudend, op schuimplastic gelijkend parenchym is gevormd, dat aan de buitenzijde door de bleke kleur kenbaar is. Gewoon in water gelegd kiemt zaad slecht, doch Dr. Ding Hou kreeg zeer overvloedige kieming (80—90%) van vers zaad gelegd tussen vochtig filtreerpapier. Jonge kiemplanten groeien uitstekend op gewone tuinaarde.

Tenslotte willen wij ook kruisingen uitvoeren met de gewone dotter. Maar of men er ooit achter zal komen hoeveel genen verantwoordelijk zijn voor de verschillen wordt voorlopig betwijfeld.

Het is mij tenslotte een genoegen Mevrouw de Vries-Smit te danken voor haar belangstelling en inlichtingen, en voorts de heren P. Baas, B. F. Bruinsma, W. van Heel, Ding Hou, J. Mennema, W. F. Prud'homme van Reine, H. Sleumer en E. Vijsma voor hun hulp.

Literatuur

- MENNEMA, J., 1968. „Dotterspinnen” ook aan de Oude Maas. *Gorteria* 4(5), p. 65—66.
SMIT, P. G., 1970. De dotterbloem in Nederland. *Gorteria* 5(1), p. 10—15.
STEENIS, C. G. G. J. VAN, 1968. De vegetatieve vermenigvuldiging en verspreiding van *Caltha palustris* L. in de Biesbosch. *Gorteria* 4(5), p. 62—64.
—, & J. MENNEMA, 1970. Nogmaals de dotters van het zoetwatergetijdengebied. *Gorteria* 5(1), p. 15—16.

Summary

In tidal freshwater swamps c.q. river banks in the Biesbosch and Oude Maas (tidal level difference ca. 2 m), 51°45' N, 4°30'—4°35' E, a special ecological race of *Caltha palustris* L. occurs, here newly described as var. *araneosa*. Its tall, erect, multiflorous stem is characterized by elbow-like thickened nodes (*fig. 1*), producing an axillary turion-like vegetative sprout (*fig. 2, a and d*), with roots, emanating from the nodes (*fig. 2, a*), similar to those of the common form (*fig. 2, c*). These elbow-like thickened nodes with an axillary turion-like vegetative sprout are absent in the common form (*fig. 2, b*). After decay of the stem these nodes with roots form a spider-shaped, vegetative diaspore described in an earlier paper (VAN STEENIS, 1968). This seems to be the common method of dispersal under the unusual tidal environmental conditions. Transplantation experiments of the turions have shown that the same characters are maintained under constant water level conditions and from transplanted specimens similar turions were thus obtained. Control experiments simultaneously executed showed that normal *Caltha palustris* did not show anything similar. It is also shown that besides serving for attachment, the roots of the turions could provide the node with its buoyancy power.

Var. *araneosa* is assumed to have the same taxonomic rank as var. *radicans* sens. stricto.