

Het *Dryopteris affinis*-complex in Nederland

P. Hovenkamp¹, B. Hendriks², H. Roskam¹, W. de Winter³

Key words

Dryopteris affinis
soortcomplex
species complex
uitbreiding
range expansion
genoomgrootte
genome size
cytotypes
polyploidie
polyploidy
morfometrie
morphometrics

Abstract – With the help of flow-cytometric analysis of nuclear DNA content and morphology, we establish the presence in the Netherlands of two taxa of the *Dryopteris affinis* complex: diploid *D. affinis* subsp. *affinis*, triploid *D. affinis* subsp. *borreri*, and the hybrids *D. ×complexa* (tetraploid) and *D. ×critica* (pentaploid).

Samenvatting – Onderzoek aan kern-DNA gewicht en morfologie van recente vondsten van het *Dryopteris affinis*-complex wijst uit dat in Nederland twee taxa en twee hybrides met redelijke zekerheid zijn gevonden: de diploïde *D. affinis* subsp. *affinis*, de triploïde *D. affinis* subsp. *borreri*, en de hybriden *D. ×complexa* (tetraploid) en *D. ×critica* (pentaploid). We analyseren een aantal onderscheidende kenmerken en maken de keuze om deze taxa te behandelen als ondersoorten van *D. affinis*.

Publicatiedatum – 10 juli 2018

INLEIDING

De laatste jaren worden steeds vaker waarnemingen gemeld van varens in het *Dryopteris affinis*-complex. Dit complex bestaat uit een aantal taxa, die alle apomictisch zijn, dat wil zeggen, zich ongeslachtelijk kunnen voortplanten. Het complex mag zich in het buitenland al langere tijd in de belangstelling van floristen en pteridologen verheugen. Dat de belangstelling in Nederland nu ook aan het toenemen is, zou kunnen komen doordat er steeds meer vestigingen plaatsvinden, al zal het ook zeker een rol spelen dat een aantal Nederlandse floristen ook de zoektocht naar deze varens met kracht ter hand heeft genomen.

In de meest recente edities van Heukels' Flora (Van der Meijden 1996, 2005) is alleen *Dryopteris affinis* als soort opgenomen, in eerdere drukken werd deze vermeld als *D. pseudomas*, ook wordt *D. ×tavellii* vermeld als hybride daarvan met *D. filix-mas*. Daarmee lopen we uit de pas met de ons omringende landen, waar zonder uitzondering meerdere taxa worden onderscheiden, en op verschillende taxonomische niveaus (Tabel 1). Daarnaast wordt in een veelgebruikt overzicht van de op de Britse eilanden voorkomende vormen Trewren et al. (2014) een aantal 'morphotypes' opgevoerd. Verder noteren we, dat de hybride met *D. filix-mas* in plaats van *D. ×tavellii* de naam *D. ×complexa* heeft gekregen, omdat de naam *D. ×tavellii* door Fraser-Jenkins is geïnterpreteerd als synoniem van *D. borreri* (Fraser-Jenkins 1987).

Het onderscheid tussen de taxa in het complex wordt voor een groot deel gebaseerd op kennis over het ploïdieniveau van de planten. Dit werd vroeger vooral vastgesteld door chromosoomtelling, tegenwoordig wordt het meestal afgeleid door meting van het gewicht van het DNA per celkern, idealiter in combinatie met een aantal chromosoomtellingen om de gevonden waardes te ijken. Ook patronen van inhoudsstoffen (phloroglucinol) en van variatie in DNA-sequenties dragen bij aan de herkenning van de taxa. Voor een overzicht van de gevonden taxa, de hier gehanteerde nomenclatuur, en vermoedelijke samenstelling van het genoom verwijzen we naar Fraser-Jenkins (1987, 2007) en Bennert et al. (2013).

Helaas heeft alle onderzoek nog niet geleid tot de herkenning van morfologisch scherp afgegrensde eenheden. In de bewerkingen voor de landen om ons heen wordt dit probleem signaleerd en als volgt omschreven (vertalingen door PH):

“Espèce très variable” – “Zeer variabele soort” (Lambinon & Verloove 2012: p. 35).

“Cependant, les choses sont sans doute moins tranchées” – “De situatie is ongetwijfeld minder duidelijk” (Tison & De Foucault 2014: p. 12).

“Recognition ... is possible only after considerable experience” – “Alleen zeer ervaren waarnemers kunnen (de taxa) herkennen” (Stace 2010: p. 35).

“...apparently “diagnostic” characteristics can on occasion vary sufficiently in some individuals so as to be misleading and may have to be overridden in order to place a specimen in its species or subspecies correctly.” – “op het eerste gezicht ‘diagnostische’ kenmerken kunnen in sommige exemplaren zo sterk afwijken dat ze misleidend worden en beter genegeerd kunnen worden om een plant in de correcte soort of ondersoort te kunnen plaatsen” (Fraser-Jenkins 2007).

¹ Naturalis Biodiversity Center, Postbus 9517, 2300 RA Leiden;
e-mail: peter.hovenkamp@naturalis.nl;
e-mail: harry.roskam@naturalis.nl

² Vrakkerstraat 28, 6002 AW Weert;

³ Plevierenweide 82, 6708 BX Wageningen;
e-mail: wim.dewinter@iconoclastica.nl

Correspondentie: peter.hovenkamp@naturalis.nl

Tabel 1. Overzicht van de taxa in het *Dryopteris affinis*-complex in enkele standaardflora's voor Noordwest-Europa.

Fraser-Jenkins (2007)	cytotype	Duitsland – Rothmaler (Jessen 2016)	België – Nouvelle Flore ... (Lambinon & Verloove 2012)	Frankrijk – Flora Gallica (Tison & De Foucault 2014)	Engeland – New Flora (Stace 2010)
<i>D. affinis</i> subsp. <i>affinis</i>	2n	<i>D. affinis</i> subsp. <i>affinis</i> var. <i>affinis</i> <i>D. affinis</i> subsp. <i>affinis</i> var. <i>disjuncta</i>	<i>D. affinis</i> subsp. <i>affinis</i>	<i>D. affinis</i> subsp. <i>affinis</i>	<i>D. affinis</i> subsp. <i>affinis</i>
<i>D. affinis</i> subsp. <i>punctata</i>	2n	<i>D. affinis</i> subsp. <i>punctata</i>	—	—	—
<i>D. affinis</i> subsp. <i>kerryensis</i>	2n?	—	—	—	<i>D. affinis</i> subsp. <i>kerryensis</i>
<i>D. affinis</i> subsp. <i>paleaceolobata</i>	2n	—	—	—	<i>D. affinis</i> subsp. <i>paleaceolobata</i>
<i>D. cambrensis</i> subsp. <i>cambrensis</i>	3n	<i>D. cambrensis</i> subsp. <i>cambrensis</i>	—	<i>D. affinis</i> subsp. <i>cambrensis</i>	<i>D. cambrensis</i> subsp. <i>cambrensis</i>
<i>D. cambrensis</i> subsp. <i>pseudocomplexa</i>	??	—	—	—	<i>D. cambrensis</i> subsp. <i>pseudocomplexa</i>
<i>D. cambrensis</i> subsp. <i>insubrica</i>	3n	<i>D. cambrensis</i> subsp. <i>insubrica</i>	<i>D. affinis</i> subsp. <i>cambrensis</i> var. <i>insubrica</i>	—	—
<i>D. pseudodisjuncta</i>	3n	<i>D. pseudodisjuncta</i>	<i>D. affinis</i> subsp. <i>pseudodisjuncta</i>	<i>D. affinis</i> subsp. <i>pseudodisjuncta</i>	—
<i>D. borrieri</i>	3n	<i>D. borrieri</i>	<i>D. affinis</i> subsp. <i>borrieri</i>	<i>D. affinis</i> subsp. <i>borrieri</i>	<i>D. borrieri</i>
<i>D. lacunosa</i>	3n	<i>D. lacunosa</i>	—	—	—

Alle hier in Tabel 1 opgenomen taxa worden in een veelgebruikt overzicht van de op de Britse eilanden voorkomende vormen (Trewren et al. 2014) ook als 'morphotypes' opgevoerd binnen één soort: *Dryopteris affinis*.

Dat zijn geen erg bemoedigende opmerkingen. De vraag rijst in hoeverre het zinvol is om, in navolging van onze buurlanden, in Nederland meerdere eenheden in dit complex te proberen te herkennen, en zo ja, welke dat dan zouden moeten zijn. Vergeleken met die vraag is het vervolgens van relatief ondergeschikt belang op welk niveau we dan die eenheden zouden willen herkennen.

In dit artikel gaan we na welke taxa uit het *Dryopteris affinis*-complex in Nederland herkend kunnen worden, wat de beste kenmerken daarvoor zijn, en op welk taxonomisch niveau de taxa het beste kunnen worden onderscheiden. We baseren ons daarbij hoofdzakelijk op een aantal goed gedocumenteerde exemplaren, verzameld in de loop van 2014–2016 (zie Appendix 1). Van deze exemplaren is het gewicht van het DNA per kern bepaald door Ben Zonneveld, met propidium iodide tegen *Agave attenuata* met 7,9 pg als standaard. Metingen aan morfologische kenmerken zijn verricht door PH, alle aan gedroogd materiaal. De kenmerken met de afkortingen die in de figuren worden gebruikt staan in Tabel 2, waar nodig met een korte toelichting op de gebruikte terminologie (zie ook Fig. 1).

De selectie van kenmerken omvat zoveel mogelijk de kenmerken die in de literatuur als onderscheidend worden genoemd, voor zover die aan de hand van herbariummateriaal konden worden gemeten. Daarom zijn een aantal kenmerken noodzakelijkerwijs genegeerd, waaronder vorm en ontwikkeling van de indusia, omdat die bij deze collecties vaak niet in een vergelijkbaar stadium aanwezig waren; en kenmerken zoals kleur en textuur die alleen aan vers materiaal, en dan ook vaak niet duidelijk kwantificeerbaar, waargenomen kunnen worden.

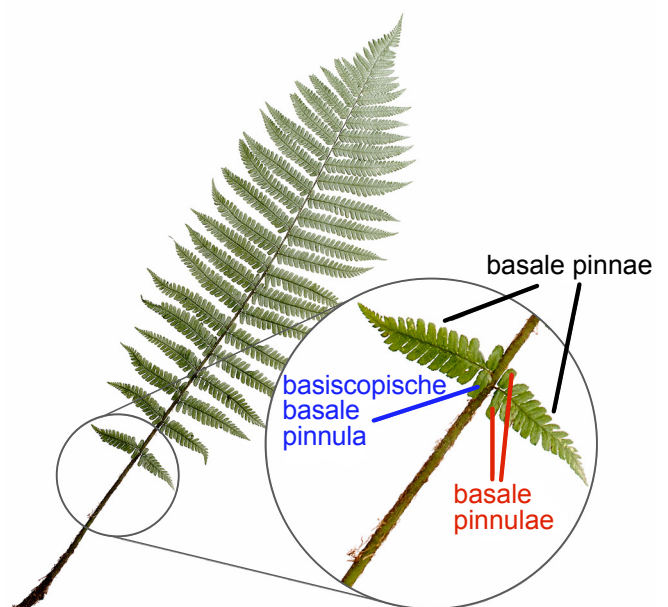


Fig. 1. Enkele van de gebruikte bladkenmerken en -terminologie.

Het zou interessant zijn om te proberen of een aantal van deze kenmerken op gestandaardiseerde wijze gemeten zou kunnen worden. De metingen zijn gedaan met het programma *ImageJ* aan de hand van foto's gemaakt met een Zeiss V20 microscoop van Naturalis te Leiden. Van ieder kenmerk is één meting per exemplaar gedaan. Er is natuurlijk meer variatie, zo hebben de twee meest basale pinnae zelden exact dezelfde lengte, maar de extra moeite verbonden aan het doen van substantieel meer metingen zou alleen de moeite waard zijn voor een poging om verschillende groepen exact te karakteriseren. Hier zijn we vooral op zoek naar duidelijk onderscheidende kenmerken.

De data zijn verder verwerkt met Excel en het programma PAST (Hammer et al. 2001), waarmee kenmerken gemakkelijk met elkaar vergeleken kunnen worden, ook met behulp van een multivariate analyse. Resultaten van multivariate analyse worden hier niet gegeven, maar hebben wel aanleiding gegeven om een aantal kenmerkcorrelaties nader te onderzoeken, wat is gedaan met behulp van zogenoemde scatterplots, waarbij de beide assen elk de gemeten waarde van een kenmerk weergeven, en de stippen overeenkomen met de exemplaren. Scatterplots zijn een handige manier om correlaties tussen kenmerken, en eventuele diagnostische waarde van de kenmerken, weer te geven.

Voor een overzicht van de geschiedenis van de verspreiding van het *Dryopteris affinis*-complex hebben we daarnaast gebruik gemaakt van de gegevens in de *Nationale Database Flora en Fauna (NDFF)*.

RESULTATEN

Geschiedenis van vondsten in Nederland

Vondsten van het *Dryopteris affinis*-complex plachten tot voor enkele jaren nogal schaars te zijn. In het herbarium van Naturalis (L, tegenwoordig inclusief WAG en U) is één locatie uit de 19^e eeuw, één uit de eerste helft van de 20^e eeuw, en uit de 60^{er} en 70^{er} jaren van de vorige eeuw één of enkele bij elkaar gelegen locaties terug te vinden. Pas sinds ca. 1980 neemt het

aantal vondsten toe (Fig. 2), met de sterkste toename vanaf 2015 (Fig. 3). Daarmee gaat een toename van het aantal vindplaatsen gepaard (Fig. 4).

Cytotypes

De resultaten van alle DNA metingen aan Nederlandse planten (daarbij ook een aantal die hier niet verder zijn onderzocht) zijn weergegeven in Fig. 5. Uit deze figuur blijkt, dat er duidelijk vier niveaus van genoomgrootte aanwezig zijn in Nederland. Op basis van de waarden van deze niveaus is zonder veel moeite af te leiden, dat die corresponderen met vier niveaus van ploëdie: diploïd ($2n = 2x$), triploïd ($2n = 3x$), tetraploïd ($2n = 4x$) en pentaploïd ($2n = 5x$), waarbij x overeenkomt met een genoomgrootte tussen $x = 8$ en $x = 8,5$ pg. Daarvan vormen de diploïden en triploïden samen de overgrote meerderheid, een verhouding die goed overeenkomt met de waarnemingen van Bennert et al. (2013).

Vormen en identificaties

In de NDFF is de overgrote meerderheid van de waarnemingen in Nederland geregistreerd onder de namen *Dryopteris affinis* subsp. *affinis* (verder 'affinis') en *D. affinis* subsp. *borreri* (verder: 'borreri'). Een klein deel is gedetermineerd als subsp. *pseudodisjuncta* of subsp. *cambrensis*, en vooral voor oudere waarnemingen wordt de naam *x tavelii* gebruikt, die nu synoniem is met *D. affinis* subsp. *borreri*, maar gebruikt zal zijn voor planten waarvan vermoed werd dat het hybrides waren.

De belangrijkste kenmerken die worden genoemd als diagnostisch voor deze twee meest genoemde taxa zijn op een rij gezet in Tabel 3. Omdat beide taxa ook verschillen in niveau van ploëdie ('affinis' 2x, 'borreri' 3x) is het in principe mogelijk om na te gaan of aan de hand van morfologische kenmerken de meeste planten correct tot één van de beschreven taxa zijn te brengen.

Tabel 2. Gemeten kenmerken (zie ook Fig. 1).

Code	Kenmerk	Code	Kenmerk
STI	Lengte van de bladsteel (in de hoop dat het beschikbare materiaal volledig is verzameld...)	BPL	Lengte van de meest basale pinna
LAM	Lengte van het blad	BSA	Breedte van de aanhechting van de basale basiscopische pinnula van de basale pinna.
MPL	Lengte van een pinna (deelblad van de 1 ^e orde) in het midden van het blad	BSW	Basale breedte van de naar beneden wijzende basale pinnula van de basale pinna.
MBL	Lengte van basale basiscopische (naast de hoofdnerf geplaatste, naar beneden wijzende) pinnula (deelblaadje 2 ^e orde) van een middelste pinna	BBA	Breedte van de aanhechting van de basale acroscopische pinnula van de basale pinna.
MSL	Idem, van de tweede pinnula	BBW	Basale breedte van de basale acroscopische pinnula van de basale pinna.
M10L	Idem, van de 10 ^e pinnula	BBD	Diepte van de insnijdingen van de basale basiscopische pinnula van de basale pinna.
LS10	Lengte van de pinna tot het 10 ^e pinnula	BBM	De met het vorige kenmerk corresponderende afstand van buitenste rand van de pinnula tot de middennerf ervan
MSN	Aantal pinnulae (aan de bovenzijde geteld) tot de halve lengte van de pinna	BDD	De hieruit berekende relatieve insnijding van de basale basiscopische pinnula.
BAA	Breedte van de aanhechting van de basale acroscopische (naast de hoofdnerf geplaatste, naar boven wijzende) pinnula midden op het blad	BVG	Het aantal nerfjes in de meest basale lob van de basale basiscopische pinnula van de basale pinna
BAW	Basale breedte van diezelfde pinnula		
MBA	Breedte van de aanhechting van de basale basiscopische pinnula midden op het blad		

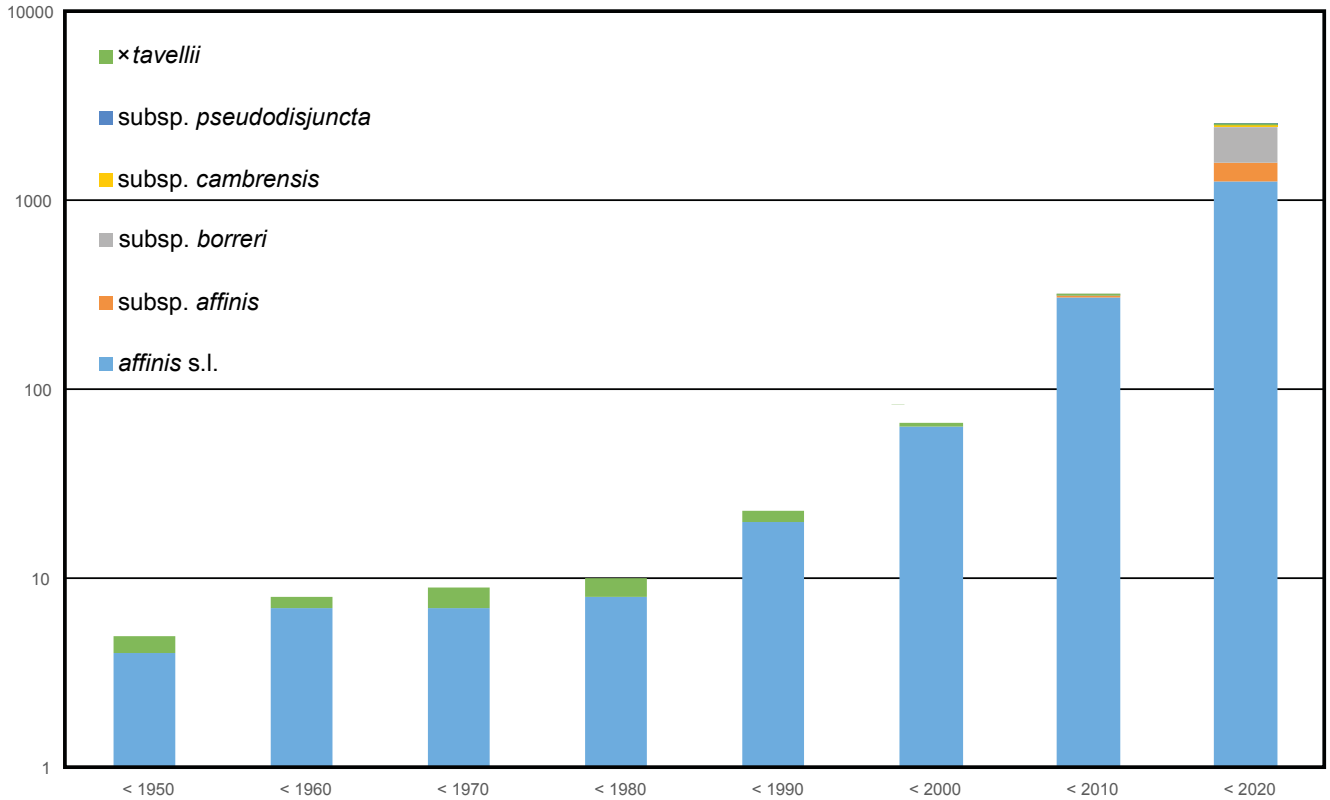


Fig. 2. Toename van het aantal waarnemingen van het *Dryopteris affinis*-complex in Nederland sinds 1950. Bron: NDFB, selectie van waarnemingen met status 'betrouwbaar' en zoveel mogelijk met uitsluiting van dubbel geregistreerde exemplaren.

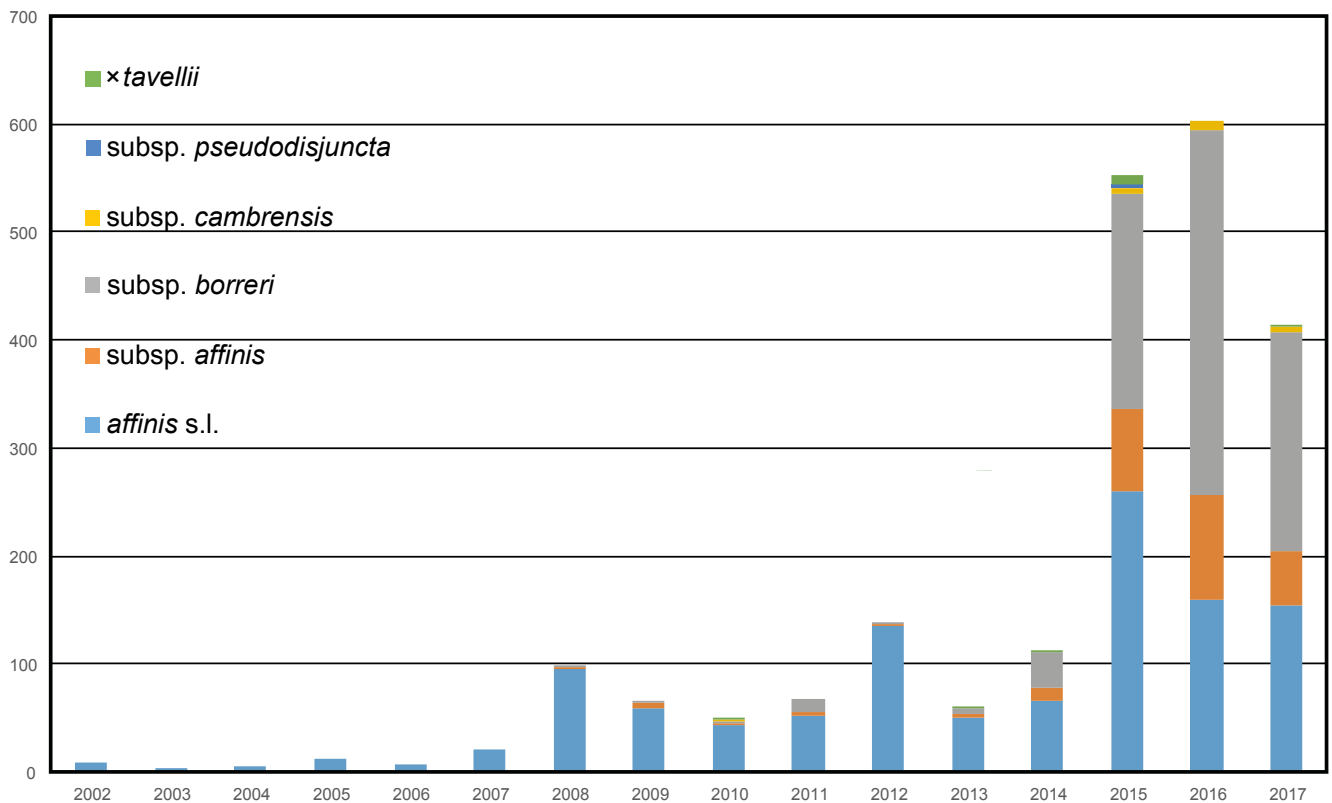


Fig. 3. Aantal vondsten van het *Dryopteris affinis*-complex per jaar sinds 2002. Bron en selectie als voor Fig. 1.



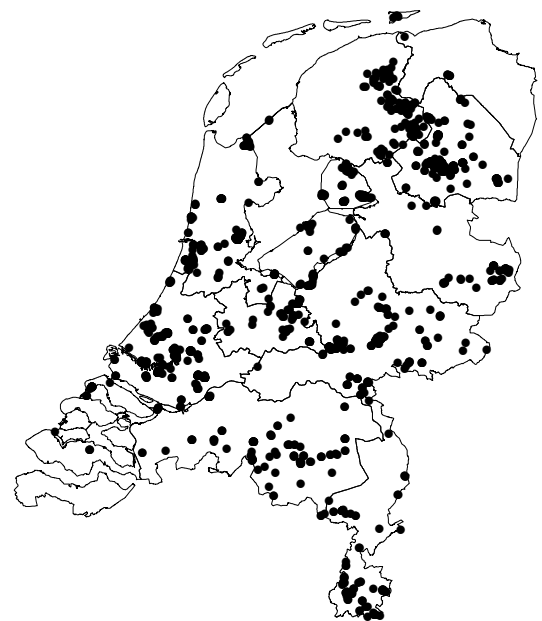
1950



2000



2010



2018

Fig. 4. Verspreiding van het *Dryopteris affinis*-complex op vier peildata. Bron en selectie als voor Fig. 1.

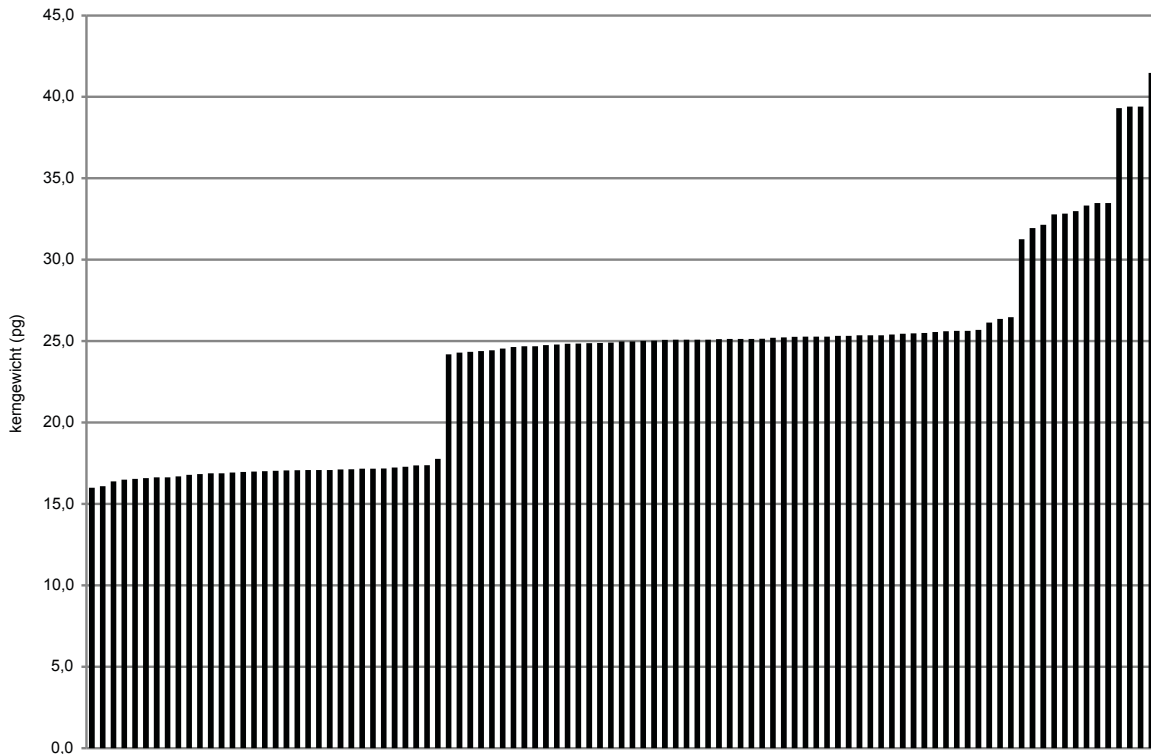


Fig. 5. Kern-DNA gewichten van in Nederland gevonden planten van het *Dryopteris affinis*-complex. Bron: door Ben Zonneveld gemeten planten van wilde herkomst.

Onderscheidende kenmerken

Diploïden en triploïden

Hoe individuele kenmerken correleren met een verschil in cytotype is onderzocht door te kijken bij welke grenswaarde een kenmerk het meest succesvol diploïden en triploïden van elkaar onderscheidt, waarbij het succes is gemeten als het percentage correcte identificaties als di- of triploïd bij een bepaalde grenswaarde.

Uit deze vergelijking blijkt, dat de diploïden en triploïden het beste kunnen worden onderscheiden met behulp van een aantal kenmerken van de basale basicopische pinna (Tabel 4). Op basis van de diepte van de insnijding van de basale basicopische pinnula (BBD) en een aantal andere kenmerken dat daarmee correleert (vergelijk ook Tabel 3), kunnen we stellen, dat het diploïde Nederlandse materiaal redelijk overeenkomt met 'affinis' en het triploïde met 'borreri'. Met een scheidend vermogen van ca. 80 procent blijken daarmee 7 exemplaren echter niet correct geplaatst te kunnen worden. Er zijn twee groepen van deze 'misplaatste' exemplaren: diploïden die ten onrechte als 'borreri' worden herkend (5 exemplaren, verder aangeduid als tussenvorm T1), en triploïden die ten onrechte als 'affinis' worden geïdentificeerd (2 exemplaren, verder aangeduid als tussenvorm T2).

We zullen de herkenning van deze groepen bespreken aan de hand van Fig. 6, 7, 8, 9 & 10, waarin de verschillende categorieën exemplaren met de volgende symbolen zijn weergegeven:

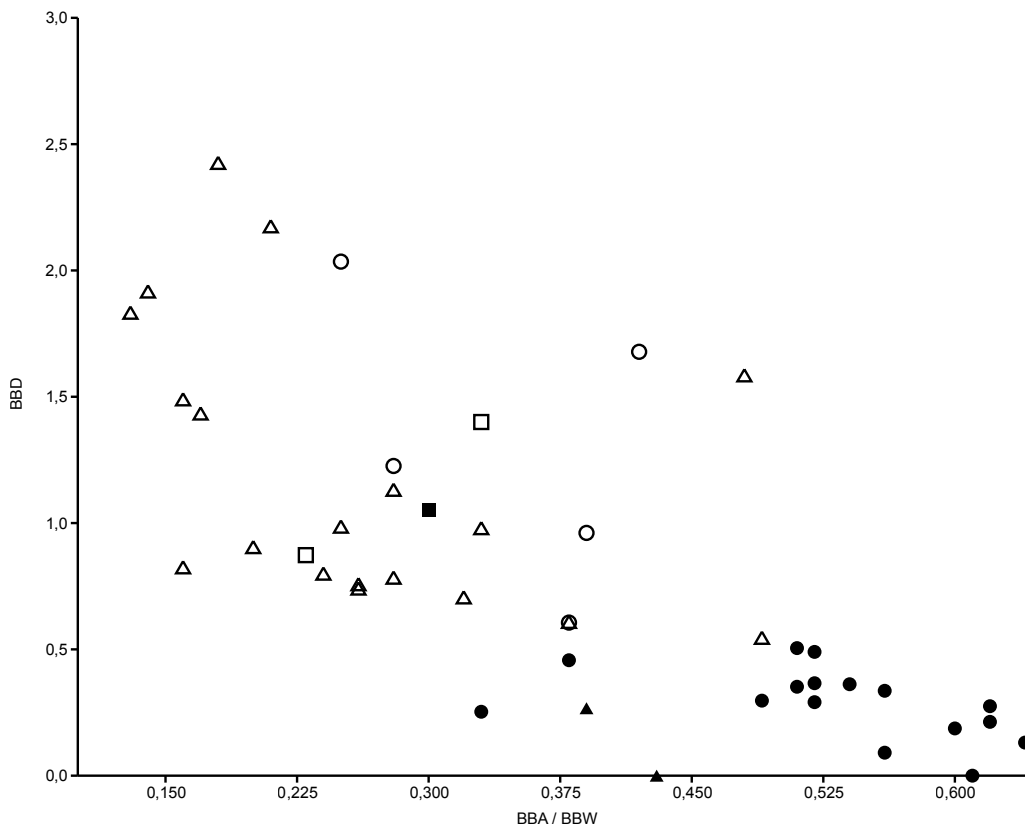
- 2x 'affinis'
- 2x T1
- △ 3x 'borreri'
- ▲ 3x T2
- 4x hybride
- 5x hybride

De twee best onderscheidende kenmerken blijken te zijn de mate waarin de basale basicopische pinnula gelobd is (BBD) en de relatieve breedte van de aanhechting van die pinnula (BBA/BBW, zie Fig. 6). Dit komt goed overeen met wat meestal als verschilkenmerk voor 'affinis' tegen 'borreri' wordt opgegeven: een breed aangehechte, gaafrandige tegen een smal aangehechte of duidelijk vrije ('gesteelde'), relatief diep gelobde basale basicopische pinnula. De lengte van de bladsteel (ST1) lijkt op het eerste gezicht ook een redelijk goede scheiding te geven, maar bij dit kenmerk is het probleem dat verschillende verzamelaars de bladstelen verschillend lijken af te knippen: de bladstelen van bladen die door Batenburg & Pettinga verzameld zijn, zijn gemiddeld ca. 4 cm korter dan die van de planten die door Hovenkamp e.a. zijn verzameld (het verschil is sterk significant).

De vorm van het blad, al dan niet smal toelopend (lengte van de basale pinna, BPL, vergeleken met de middelste pinnae, MPL), geeft een licht onderscheid tussen diploïden en triploïden te zien (Fig. 7), maar voor dit kenmerk is de overlap dusdanig groot dat het als onderscheidend kenmerk weinig bruikbaar is.

Tabel 3. Bladkenmerken opgevoerd als diagnostisch voor de twee meest voorkomende taxa in het *Dryopteris affinis*-complex (vertaald en gedeeltelijk aangepast door PH).

	Fraser-Jenkins 2007	Duitsland	België	Frankrijk	Engeland
<i>Dryopteris affinis</i> subsp. <i>affinis</i>	Bladen vlak, dik leerachtig, glanzend, schubben bleek, roodachtig of bruin, de nerven aan de bovenzijde duidelijk gegroefd, naar de basis versmald, pinnae lang, met parallelle zijdes, niet wisselend van lengte, de basale basiscopische meestal $\frac{1}{4}$ – $\frac{1}{2}$ adnaat.	Schubben smal, glanzend licht- tot donkerbruin, zelden gedraaid, pinnulae dicht opeen, rechthoekig, breed aangehecht, weinig getand, top afgeknot.	Blad min of meer glanzend, leerachtig, pinnulae niet of weinig gelobd, met afgeknotte of afgeknot-afgeronde top, aan de acroscopische basis geheel of bijna geheel adnaat.	Bladen min of meer leerachtig, glanzend, pinnulae met pinnulae bijna gave, bijna evenwijdige zijkan-ten, basale basiscopische pinnulae niet anders dan de andere, adnaat of bijna adnaat, rachis sterk beschubd.	Bladstelen zeer dicht goudkleurig beschubd, bladen glanzend, basale pinnae half zo lang als de langste, pinnae met tot halverwege vrijwel recht verlopende kanten, pinnulae met bijna gave kanten en afgerond-afgeknotte korte stomp getande top, de basale basiscopische pinnulae niet verlengd, niet of ondiep gelobd.
<i>Dryopteris borrieri</i>	Bladen mat, schubben bleek of bruin, pinnulae duidelijk getand, met afgeknotte top, basale basiscopische meestal gesteeld, soms tot $\frac{1}{4}$ adnaat.	Schubben bleek tot gelig bruin, niet glanzend, pinnae met parallelle zijdes, pinnulae van de middelste pinnae afgeknot, afgerond of iets spits toelopend, met weinig tot duidelijk getande top, aan de acroscopische basis niet over de volle breedte aangehecht, basale basiscopische pinnula meestal groter, gelobd en getand.	Blad dof, weinig leerachtig, pinnulae ingesneden of gelobd, top afgeknot-afgerond of iets toegespitst, aan de acroscopische basis niet geheel adnaat.	Blad min of meer buigzaam, weinig glanzend, rachis niet dicht beschubd, pinnulae met duidelijk getande randen, de basale basiscopische pinna sterker getand en vaak een beetje verlengd.	Bladstelen matig dicht beschubd met licht-goudkleurige schubben, bladen nauwelijks glanzend, de basale pinna langer dan de helft van de langste, pinnae met tot halverwege ongelijk verlopende kanten door de wisselende lengtes van de pinnulae, pinnulae met truncate top, in de basale helft van het blad vaak met een grote scherpe tand op de 'schouder', en met duidelijk getande kanten, de laagste duidelijk gelobd.

Fig. 6. Scheiding van het Nederlandse materiaal van het *Dryopteris affinis*-complex aan de hand van drie kenmerken van de basale basiscopische pinnula: breedte van de aanhechting van in verhouding tot de breedte van de pinnula (X-as) en diepte van de insnijdingen (Y-as, in mm). Symbolen: zie tekst.

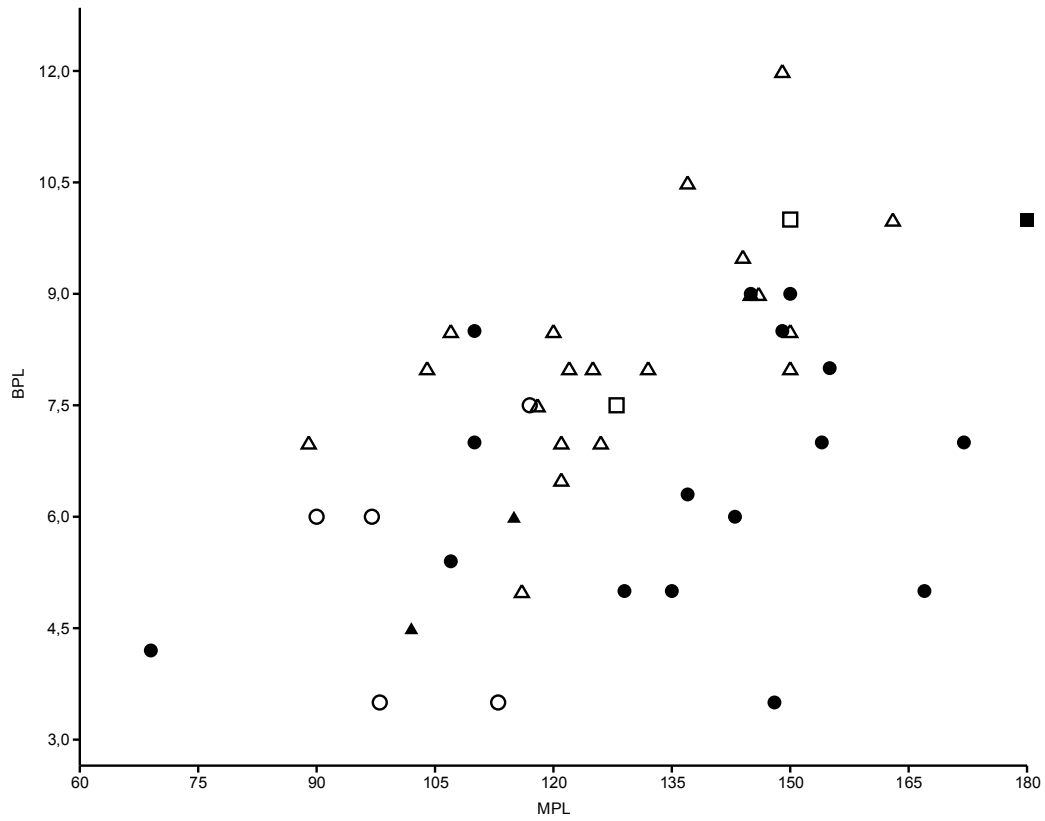


Fig. 7. Verschillen in bladvorm van het Nederlandse materiaal van het *Dryopteris affinis*-complex: lengte van middelste pinna (X-as, in mm) vergeleken met de lengte van de basale pinna (Y-as, in cm). Van linksboven naar rechtsonder in toenemende mate versmalde bladvoet. Symbolen: zie tekst.

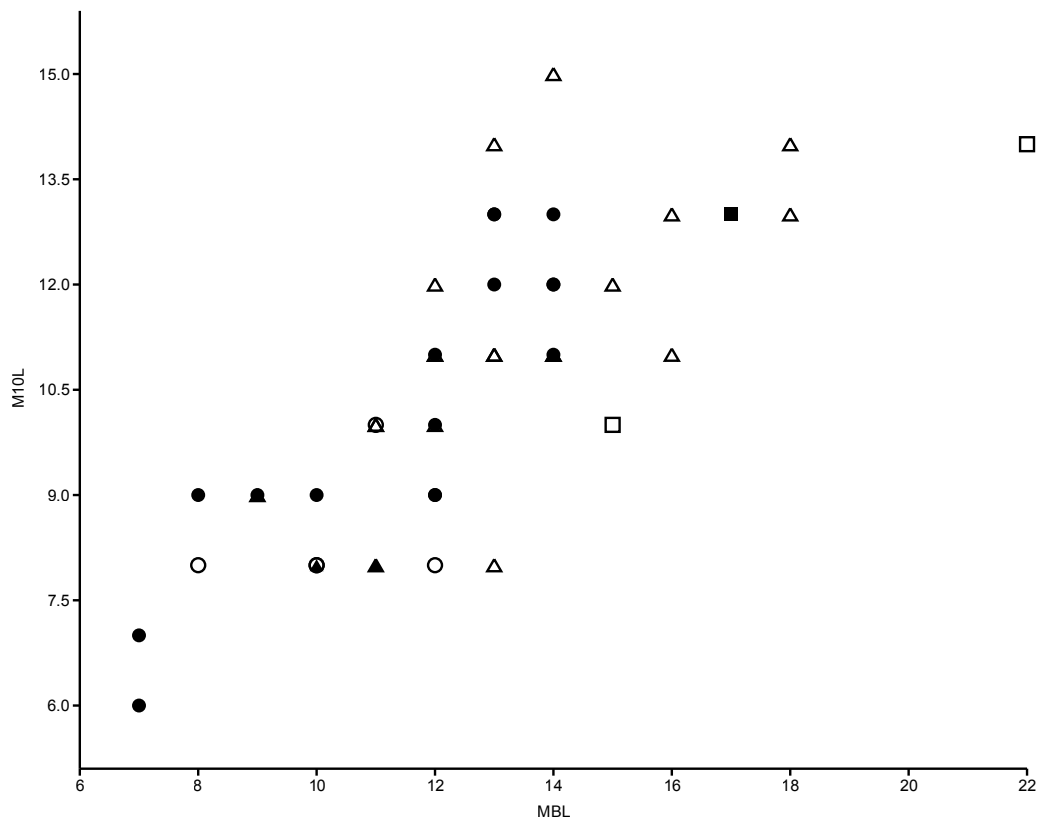


Fig. 8. Verschillen in pinnavorm van het Nederlandse materiaal van het *Dryopteris affinis*-complex: Lengte van de basale pinnula (X-as, in mm) vergeleken met de tiende pinnula (Y-as, in mm), aan de middelste pinna. Van linksboven naar rechtsonder in toenemende mate verlengde basale pinnulae. Symbolen: zie tekst.

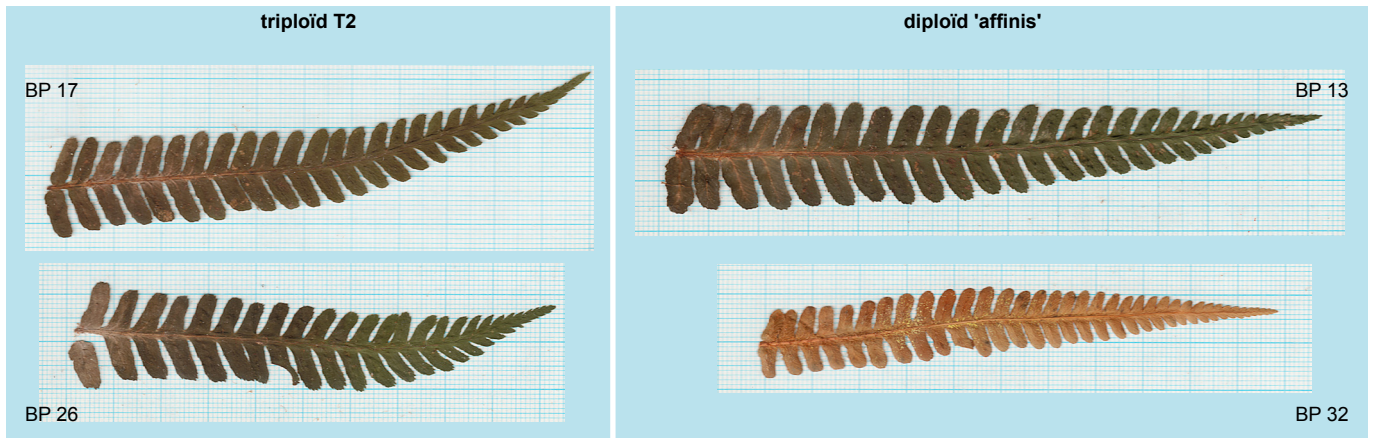


Fig. 9. Middelste pinnae van de afwijkende triploïden T2 (links) vergeleken met pinnae van twee willekeuring geselecteerde diploïde exemplaren (rechts) van het Nederlandse materiaal van het *Dryopteris affinis*-complex.

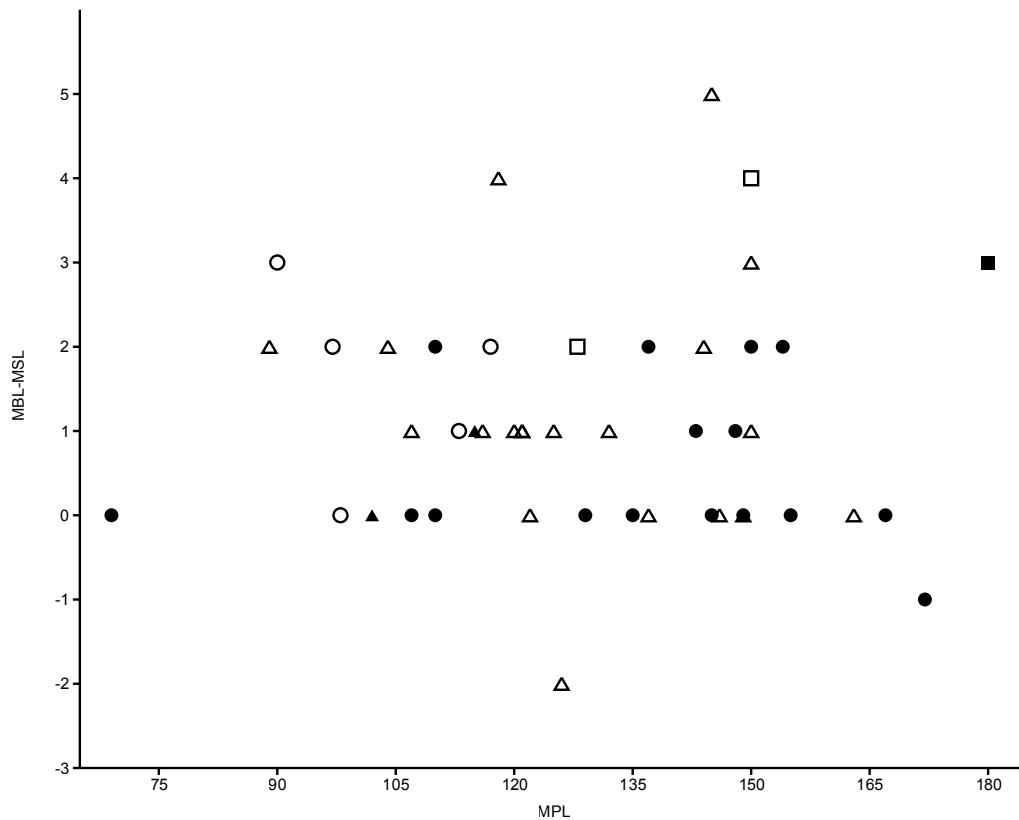


Fig. 10. Lengte van de pinnae (X-as, in cm) als onderscheidend kenmerk tussen de triploïde 'borreri' en T2 van het Nederlandse materiaal van het *Dryopteris affinis*-complex, vergeleken met het mate waarin de basale pinnulae verlengd is (Y-as, in mm), gemeten aan de middelste pinnae. Symbolen: zie tekst.

'Misplaatste' diploïden

Diploïde exemplaren die als 'triploïd' worden herkend (T1: EBS22, BP03, BP04, BP28, HR02), hebben basale basiscope pinnulae meer dan ca. 1 mm diep gelobd ($BBD > 1$) en een aanhechting (uitgedrukt als breedte van de aanhechting ten opzichte van de breedte van de pinnula, BBA/BBW) die voor triploïden relatief breed, voor diploïd relatief smal is. Deze combinatie van kenmerken is beschreven voor *D. affinis* subsp. *paleaceolobata*, subsp. *punctata*, en subsp. *jessenii* maar voor die taxa worden gesteelde basale basiscope pinnulae als kenmerkend opgegeven (Fraser-Jenkins 2007). Bij de 4 exemplaren hier zien we echter geen opvallend lage

waardes voor BBA/BBW (zie Fig. 6), en het ligt dus niet voor de hand om voor deze exemplaren een van deze namen te gebruiken. Ook bij subsp. *kerryensis* geeft Fraser-Jenkins op dat de pinnulae gelobd en/of iets geoord zijn, maar voorzover bekend is deze ondersoort is beperkt tot Ierland. Wel verschillen de afwijkende diploïden T1 van de triploïden in de lengte van de pinnulae aan de middelste pinnae (MSL), die bij diploïden 9 mm of minder is, bij triploïden 10 mm of meer. Omdat er echter maar vier exemplaren zijn gemeten, is de betrouwbaarheid van dit kenmerk niet erg hoog: meer observaties zullen moeten uitwijzen of dit een consistent verschil is.

'Misplaatste' triploïden

Triploïde exemplaren met weinig ingesneden pinnulae (BBD ca. 0,5 mm of minder) komen in dit kenmerk meer met diploïden overeen dan met de overige triploïden. (T2: BP17, BP26). Dit zou kunnen overeenkomen met *Dryopteris cambrensis* of met *D. pseudodisjuncta*.

Dryopteris cambrensis wordt door Fraser-Jenkins (2007) onderscheiden van *D. affinis* op basis van onder andere: bladen versmald naar de basis, pinnae korter, pinnulae gesteeld, meer gelobd, de basale vaak wat verlengd, sporen groter; *D. pseudodisjuncta* op basis van minder glanzende schubben en V-vormige insnijdingen tussen de pinnulae (meer U-vormig bij *D. affinis*). In ons materiaal levert echter geen van deze bladkenmerken een duidelijk onderscheid op tussen de diploïden en de afwijkende triploïden T2 (Fig. 7, 8, 9 & 10).

Het is mogelijk dat met meer beschikbaar materiaal dan de huidige twee exemplaren een duidelijker resultaat behaald zou kunnen, maar vooralsnog lijkt er geen reden te zijn om voor deze exemplaren de naam *Dryopteris cambrensis* var. *cambrensis* of *D. pseudodisjuncta* te gebruiken. De aanwezigheid van deze taxa is daarmee in Nederland (nog) niet bevestigd.

Hybriden

Van de bestudeerde exemplaren zijn er twee tetraploïde, en één pentaploïde, waardes die een hybride herkomst van deze exemplaren aangeven.

Tetraploïde hybriden kunnen alleen gevormd worden met één diploïde (apomictische) en één tetraploïde (normaal seksuele) ouder, en in de Nederlandse situatie betekent dat dus dat alleen 'affinis' en *Dryopteris filix-mas* als oudersoorten in aanmerking komen. Hoewel de twee tetraploïde planten morfologisch vooral overeen lijken te komen met 'borreri', is alleen een identificatie als *D. ×complexa* daarom mogelijk, maar zonder dat dit taxon morfologisch duidelijk gekarakteriseerd kan worden.

Op basis van de kenmerken die de tot nog toe herkende vormen het beste scheiden (zie Fig. 6) is ook de pentaploïde plant niet goed te onderscheiden van de triploïde 'borreri'. De sporen van deze hybride zijn sterk onregelmatig gevormd, maar niet alle abortief, en het ligt daarmee voor de hand de plant te identificeren als *Dryopteris ×critica* (Fraser-Jenkins 2007).

Soorten of ondersoorten?

Over de vraag op welk niveau de taxa die we hier kunnen herkennen moeten worden onderscheiden zijn twee opvattingen

dominant (Tabel 1): *Dryopteris affinis* en *D. borreri* worden als aparte soorten onderscheiden of ze worden opgevat als ondersoorten van *D. affinis*. Dit is niet alleen maar een arbitraire keuze. De vraag welke eenheden in de natuur onderscheiden moeten worden als soorten is een fundamentele vraag in de biologische systematiek, die nog steeds bediscussieerd wordt onder biologen en filosofen – een goed recent overzicht wordt gegeven door Zachos (2016).

Door veel biologen wordt het begrip 'soort' op een of andere manier gekoppeld aan kruisbaarheid en/of isolatie van populaties, vooral dankzij de ideeën van Ernst Mayr. Voor het probleem dat hier voorligt, is het belangrijk om te bedenken dat een soortsbegrip gebaseerd op kruisbaarheid in zekere zin 'vooruitkijkt' – het kan nooit worden uitgesloten dat kruisingen in de toekomst alsnog optreden, of dat andere vormen van isolatie worden opgeheven. Een uitspraak, vanuit dit perspectief, of twee herkenbare eenheden als soort moeten worden onderscheiden heeft dan ook altijd een speculatief element: honderd procent zekerheid dat er geen kruising meer kan optreden hebben we pas als een soort is uitgestorven (Kornet 1993).

Daar staat tegenover een soortsbegrip dat lijkt te zijn toegepast door Fraser-Jenkins (2007), daarin gevolgd door Stace (2010) en Jessen (2016). Deze auteurs zoeken bevestiging van morfologisch onderscheidbare eenheden in een 'verschillende cytologische en genomische basis' (Fraser-Jenkins 2007, vert. PH). Dit soortsbegrip geeft dus vooral aandacht aan de specifieke samenstelling van het genoom en het daarbij behorende kern-DNA-gewicht. In plaats van vooruit, kijkt het daarmee eerder terug op de manier waarop de eenheden zijn ontstaan uit voorouders met verschillende genomen.

Ten slotte is er de breed ondersteunde opvatting dat soorten ook morfologisch duidelijk te onderscheiden moeten zijn.

Voor de vraag naar de 'status' van de eenheden in het *Dryopteris affinis*-complex zijn er een aantal overwegingen.

- 1. De apomictische eenheden in dit complex vormen, door hun ongeslachtelijke vorm van voortplanting, zuivere lijnen van planten die bij strikte toepassing van een soortsbegrip gebaseerd op kruisbaarheid in feite allemaal als aparte soorten beschouwd zouden moeten worden (het zal de Braam- en Paardenbloemkenners bekend voorkomen). Die kant gaan we liever niet op.
- 2. Het morfologisch onderscheid tussen de in Nederland voorkomende cytotypes is niet scherp. Hoewel het redelijk goed mogelijk om is exemplaren te classificeren als 'affinis' of 'borreri' op basis van een aantal kenmerken, hebben we hier kunnen aantonen dat deze herkenbare eenheden niet 100 % overeenkomen met cytologisch onderscheidbare eenheden. Wij zien dat als een reden om de cytotypes (ondanks de grote verschillen in kern DNA-gewicht) niet op soort-, maar op een lager niveau te onderscheiden. Misschien dat we ooit, op basis van een grotere steekproef, of van andere, scherper onderscheidende kenmerken, een andere conclusie kunnen trekken.
- 3. De isolatie tussen de cytotypes lijkt niet volledig te zijn. Tussen de verschillende apomictische eenheden van het complex en de soorten net daarbuiten komen (sporadisch) kruisingen voor, die mogelijk niet allemaal voor de volle honderd procent steriel zijn. Bij onderzoek aan de pentaploïde kruising *Dryopteris ×critica* hebben Ekr & Koutecky (2016) bijvoorbeeld gevonden, dat deze niet volledig steriel is, maar ook een weliswaar klein aantal levensvatbare sporen kan vormen, waaronder zowel ongereduceerde (5x) als gereduceerde (2,5x). Als dit zich ook voor zou doen bij andere kruisingen, zouden

Tabel 4. Onderscheidende kracht van een aantal kenmerken voor het identificeren van diploïden en triploïden. Voor afkortingen kenmerken (eerste kolom): zie Tabel 2.

kenmerkcode	grenswaarde	percentage correct
BBD	0,5 mm	81
BBA/BBW	0,5	81
STI	21 cm	79
BBD/BBM (= BDD)	0,2	76
BBA	1,3 mm	72
BPL/MPL	0,5	69

op die manier de verschillende cytotypes, zij het met een vermoedelijk lage frequentie, een zekere mate van uitwisseling kunnen vertonen. We zien dit als nóg een reden om niet de soortsgrenzen te laten samenvallen met verschillen in cytotype.

Alles afwegend maken we hier de keus om *D. borrieri* en *D. affinis* (en eventuele andere Nederlandse, nu nog niet herkende, taxa uit het *D. affinis*-complex) niet als afzonderlijke soorten op te vatten. Daarmee kiezen we voor de traditie die de processen waarin planten en populaties nu een rol spelen, of wellicht in de toekomst nog een rol kunnen gaan spelen, belangrijker vindt dan het verleden ervan. Door vervolgens de keuze voor het lagere niveau waarop we de taxa onderscheiden bij ondersoort (subsp.) te leggen sluiten we aan bij de Flora's van België en Frankrijk (Tabel 1).

CONCLUSIES

In Nederland kunnen we de aanwezigheid van de volgende taxa vaststellen:

- *Dryopteris affinis* subsp. *affinis* ($2n = 2x$, genoomgrootte ca. 16,9 pg): wijd verspreid, en sterk in aantal toenemend.
- *Dryopteris affinis* subsp. *borrieri* ($2n = 3x$, genoomgrootte ca. 25 pg): wijd verspreid en sterk in aantal toenemend.

Morfologisch onderscheid tussen deze taxa is in de meeste gevallen mogelijk met behulp van de volgende kenmerken:

1. De eerste beneden gerichte pinnula van de onderste pinna meestal minder dan 0.5 mm ingesneden, voor de helft of meer met de middennerf verbonden, onderste pinnae meestal korter dan de helft van de middelste, bladsteel tot ongeveer 20 cm lang, blad meestal helder groen, stevig, en vaak wat glanzend, wintergroen subsp. *affinis*
- De eerste naar beneden gerichte pinnula van de onderste pinna meestal duidelijk gelobd, meer dan 0,5 mm diep ingesneden, vaak voor minder dan de helft met de middennerf verbonden of soms duidelijk los, onderste pinnae ongeveer half zo lang als de middelste of langer, bladsteel meestal langer dan 20 cm, bladen meest matgroen, afstervend in de winter subsp. *borrieri*

Voor de aanwezigheid van andere taxa in het *Dryopteris affinis*-complex zijn vooralsnog niet voldoende sterke aanwijzingen. Een deel van de planten kan met behulp van deze kenmerken niet correct op naam worden gebracht, maar het is met het beperkte materiaal nog niet mogelijk om deze planten voldoende scherp te karakteriseren en te matchen aan andere beschreven taxa.

Hybriden tussen beide taxa met *Dryopteris filix-mas* komen sporadisch voor, maar zijn zonder kennis van het ploëdieniveau moeilijk te onderscheiden van de ouderplanten. Beide hybriden zijn zeldzaam, maar kunnen verwacht worden vaker te ontstaan als de *D. affinis*-ouder verder toeneemt. We benoemen deze hybrides hier voor het gemak met de naam die ze hebben op 'soortsniveau':

- *Dryopteris* × *complexa* ($2n = 4x$, genoomgrootte ca. 33,6 pg), vermoedelijk ontstaan uit niet gereduceerde sporen ($2x$) van *D. affinis* subsp. *affinis* en gereduceerde sporen ($2x$) van *D. filix-mas*.

– *Dryopteris* × *critica* ($2n = 5x$, genoomgrootte 40,1 pg), vermoedelijk ontstaan uit niet gereduceerde sporen ($3x$) van *D. affinis* subsp. *borrieri* en gereduceerde sporen ($2x$) van *D. filix-mas*.

HOE NU VERDER?

De sterke toename van planten uit het *Dryopteris affinis*-complex in Nederland geeft aanleiding om te denken, dat er in de loop van de komende jaren nog wel meer taxa met zekerheid kunnen worden vastgesteld. De kiene florist zal de ogen speciaal openhouden voor de meer wijdverspreide taxa subsp. *cambrensis*, subsp. *insubrica*, subsp. *punctata*, subsp. *pseudodisjuncta* (Fraser-Jenkins 2007) en *D. lacunosa* (Jessen et al. 2011). Om voor nieuwe vondsten bruikbaar bewijsmateriaal te krijgen, zijn instructies voor het verzamelen van materiaal uit dit complex opgenomen in Appendix 2. Daarnaast kan het nodig zijn om ook het kern-DNA gewicht van planten te bepalen, waarvoor vers materiaal nodig is. Probeer daarom van individuele planten de vindplaats zo goed te bepalen dat er eventueel vers materiaal kan worden herverzameld.

Dankwoord – Onze dank gaat vooral uit naar Ben Zonneveld, die het DNA-kerngewicht van de onderzochte planten heeft bepaald, en verder naar iedereen die op een of andere manier materiaal heeft bijgedragen en ons in het veld heeft begeleid: Koos Ballintijn, Sipke Gongrijp, Arjen de Groot, Aino Juslén, Emily Sessa (en John), naar alle andere floristen die waarnemingen hebben bijgedragen, en ten slotte naar Laurens Sparrius voor het verstrekken van de data uit de NDDF.

Literatuur

- Bennert HW, Neikes N, Gausmann P, Jaeger W, Lubienski M, Viane R. 2013. Erstnachweis von *Dryopteris affinis* s. str. (Dryopteridaceae, Pteridophyta) für Nordrhein-Westfalen. *Kochia* 7: 87–107.
- Ekr L, Koutecky P. 2016. Between sexual and apomictic: unexpectedly variable sporogenesis and production of viable polyploids in the pentaploid fern of the *Dryopteris affinis* agg. (Dryopteridaceae). *Annals of Botany* 117(1): 97–106.
- Fraser-Jenkins CR. 1987. Taxonomic and Nomenclatural notes 5, *Dryopteris*. In: Derrick LN, Jermy AC, Paul AM (eds.), Checklist of European Pteridophytes: x–xiii.
- Fraser-Jenkins CR. 2007. The species and subspecies in the *Dryopteris affinis* group. *Fern Gaz.* 18 1: 1–26.
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.* 4(1): 1–9.
- Jessen S. 2016. Farnpflanzen. In: Jaeger EJ (ed.), Rothmaler - Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Grundband: 98–120. Springer Spektrum. Berlin / Heidelberg.
- Jessen S, Bujnoch W, Zenner G, Stark C. 2011. *Dryopteris lacunosa* – eine neue Art des *Dryopteris-affinis*-Aggregats (Dryopteridaceae, Pteridophyta). *Kochia* 5: 9–31.
- Kornet DJ. 1993. Permanent splits as speciation events: a formal reconstruction of the internodal species concept. *J. Theor. Biol.* 164: 407–435.
- Lambinon J, Verloove F. 2012. Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines (Pteridophytes et Spermatophytes). Jardin botanique national de Belgique, Meise.
- Stace CA. 2010. New flora of the British Isles, ed. 3. Cambridge University Press, Cambridge etc.
- Tison J-M, De Foucault B. 2014. Flora Gallica. Flore de France. Biotope, Méze.
- Trewren K, Piggott AC, Evans AJ. 2014. Some taxa within the *Dryopteris affinis* complex. A field guide. The British Pteridological Society, London.
- van der Meijden R. 1996. Heukels' Flora van Nederland, 22^e druk. Wolters-Noordhoff, Groningen.
- van der Meijden R. 2005. Heukels' Flora van Nederland, 23^e druk. Wolters-Noordhoff, Groningen / Houten.
- Zachos FE. 2016. Species Concepts in Biology. Springer International Publishing, Switzerland.

APPENDIX 1. BESTUDEERDE EXEMPLAREN

		Velddeterminatie	kernDNA (pg)	ploidie
2014 (EBS, 'Sessa raid')				
17 juni				
Emily Sessa (& John), Peter Hovenkamp, Aino Juslén, Arjen de Groot	Kuinderbos (Noordoostpolder, Flevoland), NB 52° 48,034', OL 005° 47,386'	8. <i>Dryopteris affinis</i>	24,7	3
idem	Kuinderbos (Noordoostpolder, Flevoland), NB 52° 48,254', OL 005° 47'	11. <i>Dryopteris affinis</i>	25,2	3
idem	Schokkerbos (Noordoostpolder, Flevoland), NB 52° 38,881', OL 005° 46,228'	15. <i>Dryopteris affinis</i>	16,6	2
18 juni				
Emily Sessa (& John), Peter Hovenkamp, Aino Juslén, Wim de Winter	Wageningen, Gelderland, NB 51° 58,711', OL 005° 39,160'	22. <i>Dryopteris affinis</i>	16,6	2
idem	Grebbeberg (Rhenen, Utrecht), NB 51° 57,095', OL 005° 36,244', alt. 10 m	26. <i>Dryopteris affinis</i>	16,7	2
idem	Villa Sanoer (Wageningen, Gelderland), NB 51° 58,644', OL 005° 41,891', alt. 26,5 m	29. <i>Dryopteris borrieri</i>	24,2	3
idem	idem	30. <i>Dryopteris borrieri</i>	24,3	3
2015 (AR, 'affinis raid')				
1 juli				
Koos Ballintijn, Sipke Gongrijp, Peter Hoven- kamp, Bart Hendrixx, Wim de Winter	Purmerbos (Purmerend, Noord-Holland), NB 52° 28,578', OL 004° 58,411'	1. <i>Dryopteris affinis</i>	17,0	2
idem	idem	2. <i>Dryopteris affinis?</i>	16,7	2
idem	Purmerbos (Purmerend, Noord-Holland), NB 52° 28,534', OL 004° 58,723'	4. <i>Dryopteris pseudodisjuncta</i>	16,9	2
idem	Purmerbos (Purmerend, Noord-Holland), NB 52° 28,744', OL 004° 58,117'	5. <i>Dryopteris pseudodisjuncta</i>	16,5	2
idem	Purmerbos (Purmerend, Noord-Holland), NB 52° 29,400', OL 004° 59,179'	6. <i>Dryopteris borrieri</i>	24,8	3
idem	idem	7. <i>Dryopteris borrieri</i>	25,7	3
idem	idem	8. <i>Dryopteris cambrensis</i>	32,9	4
3 juli				
Bart Hendrixx, Sipke Gongrijp, Peter Hoven- kamp, Harry Roskam	Erica (Best, Noord-Brabant), NB 51° 29,319', OL 005° 23,414'	10. <i>Dryopteris borrieri</i>	24,4	3
idem	De Herdgang (Eindhoven, Noord-Brabant), NB 51° 27,607', OL 005° 26,172'	12. <i>Dryopteris × complexa</i>	33,4	4
idem	idem	13. <i>Dryopteris affinis</i>	16,8	2
idem	idem	14. <i>Dryopteris borrieri</i>	25,4	3
idem	idem	15. <i>Dryopteris affinis</i>	16,4	2
idem	De Herdgang (Eindhoven, Noord-Brabant), NB 51° 27,389', OL 005° 26,359'	16. <i>Dryopteris affinis</i>	16,1	2
idem	Blixembosch, Brijlant (Eindhoven, Noord-Brabant), NB 51° 29,333', OL 005° 27,724'	17. <i>Dryopteris × complexa</i>	24,6	3
idem	idem	18. <i>Dryopteris borrieri</i>	24,4	3
idem	Brunssummerheide (Brunssum, Limburg), NB 50° 56,020', OL 005° 59,537'	19. <i>Dryopteris × complexa</i>	41,5	5
idem	Plasbeek (Nuth, Limburg) NB 50° 55,034', OL 005° 52,312'	20. <i>Dryopteris borrieri</i>	24,7	3
idem	idem	21. <i>Dryopteris borrieri</i>	25,2	3
2016 (BP, Batenburg & Pettinga)				
7 juli				
Batenburg & Pettinga	Aalkeet-Binnenpolder	7a. <i>Dryopteris borrieri</i>	25,3	3
idem	idem	7b. <i>Dryopteris borrieri</i>	25,1	3
9 juli				
Batenburg & Pettinga	Aalkeet-Buitenpolder	16. <i>Dryopteris affinis</i>	17,0	2
idem	idem	17. <i>Dryopteris borrieri</i>	24,8	3
14/15 juli				
Batenburg & Pettinga	Wielersbaanbos	2. <i>Dryopteris borrieri</i>	24,9	3
idem	idem	3. <i>Dryopteris affinis</i>	17,0	2
idem	idem	4. <i>Dryopteris affinis</i>	16,2	2
idem	idem	13. <i>Dryopteris affinis</i>	17,1	2
idem	idem	14. <i>Dryopteris borrieri</i>	25,0	3

17 juli				
Batenburg & Pettinga	Boonerlucht	19. <i>Dryopteris borrierii</i>	25,3	3
23 juli				
Batenburg & Pettinga	Aalkeet-Binnenpolder	9. <i>Dryopteris affinis</i>	17,2	2
idem	idem	10. <i>Dryopteris affinis</i>	17,1	2
idem	Volksbos	23. <i>Dryopteris borrierii</i>	25,2	3
idem	idem	26. <i>Dryopteris borrierii</i>	25,4	3
25 juli				
Batenburg & Pettinga	Volksbos	24. <i>Dryopteris borrierii</i>	25,5	3
idem	idem	28. <i>Dryopteris affinis</i>	17,1	2
idem	idem	29. <i>Dryopteris borrierii</i>	25,5	3
28 juli				
Batenburg & Pettinga	Aalkeet-Binnenpolder	8. <i>Dryopteris affinis</i>	17,2	2
idem	idem	11. <i>Dryopteris affinis</i>	17,3	2
idem	Volksbos	22. <i>Dryopteris borrierii</i>	25,7	3
7 oktober				
Batenburg & Pettinga	Aalkeet-Binnenpolder	33. <i>Dryopteris borrierii</i>	25,3	3
2016 (HR, H.C. Roskam)				
8 oktober				
H. C. Roskam	Den Treek (Amersfoort, Utrecht)	<i>Dryopteris affinis</i>	17,5	2
idem	Schothorst (Amersfoort, Utrecht)	<i>Dryopteris borrierii</i>	25,8	3

APPENDIX 2. VERZAMELEN EN PREPAREREN VAN VARENS VOOR HET HERBARIUM

Leg de vindplaats vast. Als meerdere exemplaren van één vindplaats worden verzameld, geef deze dan elk een apart label met nummer en houd het materiaal van de afzonderlijke planten goed bij elkaar.

Fotografeer de gehele plant in habitat, ook beeldvullend, bij voorkeur met het label goed leesbaar in beeld.

Verzamel liefst twee bladeren per plant! Een blad wordt verzameld **inclusief de gehele steel**. Laat daarvoor vinger/duim aan de binnenzijde langs de steel naar beneden glijden tot aan de wortelstok en dan doorduwen tot blad naar buiten wijkt. Veelal breekt het blad dan inclusief de bladvoet van de wortelstok los. Probeer daarbij wel zoveel mogelijk van de schubben intact te laten.

Ten minste één blad moet sori en sporen dragen. De beste tijd voor rijpe sporen kan afhankelijk van de standplaats wisselen, maar zal niet vóór juli zijn. Bij veel later (in de winter) verzamelde planten zijn de sporen vrijwel altijd verdwenen en de indusia verschrompeld, waardoor een aantal kenmerken niet meer kan worden waargenomen.

Fotografeer het gehele blad, bij voorkeur met details van de basis van de pinnae en van de sori, zodat kenmerken bewaard blijven die bij drogen verloren gaan, zoals de zwarte stip bij de aanhechting van de pinna met de hoofdnerf, kleur en/of glans van het blad, het hol of bol staan van blad en pinnulae, enzovoorts.

Hou bij het drogen de volgende richtlijnen aan:

- Vouw het blad maximaal één keer dubbel als het daarmee op een herbariumvel of in de plantenpers die je gebruikt past. Als dat niet genoeg is, **niet verder opvouwen**, maar het blad in verschillende delen knippen! Hou de delen wel goed bij elkaar.
- Probeer vooral de basis van het blad zo goed mogelijk vlak te drogen. Leg eventueel na één of twee dagen droogtijd het verslaptte blad weer opnieuw vlak.