

De indusia bij *Dryopteris affinis* en *D. borrieri*

L. H. Batenburg¹

Key words

Dryopteris affinis
Dryopteris borrieri
indusium
ripening process

Abstract – The indusia of 29 well documented Dutch plants of the *Dryopteris affinis* aggregate, with known ploidy, have been studied before, during, and after ripening. It is concluded that, in addition to leaf morphometric features, the indusium features mentioned in British, German and French Floras to distinguish between the two currently recognized species – or subspecies – of the aggregate occurring in the Netherlands, i.e. *Dryopteris (affinis subsp.) affinis* and *D. (affinis subsp.) borrieri*, are also useful discriminating characters in the Netherlands. These characters can be used for identification in the field as well.

Samenvatting – De indusia van 29 goed gedocumenteerde planten van het *Dryopteris affinis*-complex, met bekende ploëdie, werden onderzocht vóór, tijdens en na de sporenrijping. In Britse, Duitse en Franse Flora's genoemde indusiumkenmerken blijken ook in Nederland in het veld bruikbaar – als aanvulling op bladmorphometrische kenmerken – om de twee tot nu toe in Nederland vastgestelde soorten of ondersoorten van het soortcomplex, *Dryopteris (affinis subsp.) affinis* en *D. (affinis subsp.) borrieri*, van elkaar te onderscheiden.

Publicatiedatum – 16 maart 2021

INLEIDING

Varens in het *Dryopteris affinis*-complex breiden zich sterk uit in Nederland, vooral onder bos. Voor de geschiedenis van de vondsten, de taxonomie van dit soortcomplex en de vegetatieve herkenning van de taxa in Nederland zij verwezen naar [Hovenkamp et al. \(2018\)](#). Zij stellen de aanwezigheid in Nederland vast van *D. affinis* (Lowe) Fraser-Jenk. subsp. *affinis* (diploïd, kerngewicht ca. 17 pg) en *D. affinis* subsp. *borrieri* (Newman) Fraser-Jenk. (triploïd, kerngewicht ca. 25 pg). Ook *D. affinis* subsp. *cambrensis* Fraser-Jenk. en *D. affinis* subsp. *pseudodisjuncta* (Fraser-Jenk.) Fraser-Jenk. zijn in ons land al gemeld, maar naar het oordeel van [Hovenkamp et al. \(2018\)](#) zijn er vooralsnog niet voldoende sterke aanwijzingen voor het voorkomen in Nederland. De genoemde taxa worden ook wel als afzonderlijke soorten beschouwd. Korthedshalve (en uitdrukkelijk zonder stellingname) gebruik ik hier de namen *D. affinis* en *D. borrieri* Newman.

Bij de selectie van onderscheidende kenmerken negeerden [Hovenkamp et al. \(2018\)](#) onder andere de vorm en ontwikkeling van de indusia, omdat die bij het door hen onderzochte herbariummateriaal vaak niet in een vergelijkbaar stadium aanwezig waren. De vraag is nu of indusiumkenmerken in het veld wel bruikbaar zijn voor het onderscheiden van *Dryopteris affinis*

en *D. borrieri* in Nederland, met andere woorden: kan een florist er iets mee? In ons omringende landen worden zulke kenmerken gebruikt ([Tabel 1](#)). Het gaat bij het *Dryopteris affinis*-complex om een 'moeilijke' groep, dus elk in het veld bruikbaar kenmerk is welkom. Gezien onder andere commentaren van validatoren bij meldingen op [waarneming.nl](#) worden de indusiumkenmerken allang meegenomen bij het onderscheiden van deze taxa.

MATERIAAL EN METHODE

Vanaf september 2015 tot eind 2018 werden in het buitengebied tussen Maassluis en Vlaardingen (De Lickebaert: Aalkeet-Binnen- en -Buitenpolder) 49 planten van het *Dryopteris affinis*-complex gevonden. Voor een beschrijving van het gebied en zijn varenflora: zie [Batenburg & Pettinga \(2016\)](#). Alle exemplaren zijn met foto's gemeld op [waarneming.nl](#); van bijna alle planten is materiaal verzameld voor het herbarium van Naturalis Biodiversity Center te Leiden (L). Ben Zonneveld (Naturalis) heeft van 39 exemplaren het gewicht van het DNA per celkern bepaald. Van deze 39 waren er 28 in minstens één van deze jaren fertiel. Dit onderzoek is gebaseerd op deze 28 goed gedocumenteerde fertiele planten en een op dezelfde wijze gedocumenteerd exemplaar van het Quackjeswater op Voorne (details: zie [Appendix](#)). Van deze planten zijn er 20 op

¹ Adriaen Brouwerstraat 11, 3141 JA Maassluis;
Correspondentie: loek.batenburg@gmail.com

Tabel 1. Indusiumkenmerken opgevoerd ter onderscheiding van *Dryopteris affinis* (Lowe) Fraser-Jenk. en *D. borrieri* Newman in enkele buitenlandse standaardwerken.

	Fraser-Jenkins (2007)	Jäger (2011)	Prelli (2001)
<i>Dryopteris affinis</i>	indusium ± thick, only slightly lifting and usually splitting on ripening and not, or only slightly shrivelling	Schleier zur Sporenreife oft bis selten* vom Rand her zum Teil bis zur Mitte einreißend, dick, bleibend und nicht oder kaum schrumpfend * 'selten' bij <i>D. affinis</i> subsp. <i>affinis</i> var. <i>affinis</i>	Indusies épaisses, restant à plat au-dessus des sores à maturité
<i>Dryopteris borrieri</i>	indusium ± thin, lifting on or after ripening and shrivelling, not splitting	Schleier zur Sporenreife nicht einreißend, sich später trichterförmig vom Sorus abhebend, schrumpfend und oft abfallend	Indusies fines, nettement relevées et vrillées à maturité

vegetatieve bladkenmerken bestudeerd door [Hovenkamp et al. \(2018\)](#): zij vormen 42% van hun onderzoeksmateriaal.

Alle planten werden, na gericht zoeken, gevonden in herfst en winter. Alleen dan zijn de meeste bospercelen in het gebied min of meer doordringbaar en is er voldoende zicht. Met het nodige geworstel door brandnetels, bramen, etc. zijn alle toen

fertiele exemplaren ook in de zomer (juli 2016) gefotografeerd, met foto's gemeld op [waarneming.nl](#) en verzameld voor het herbarium van Naturalis.



Fig. 1. Deelblaadjes van *Dryopteris borrieri* Newman met sori in opeenvolgende stadia van onwikkeling: a → b → c (exemplaar BP19, zie [Appendix](#)), 17 juli 2016. Foto: Loek Batenburg.

RESULTATEN

Inscheuren van het indusium bij de sporenrijping

Tot het moment van sporenrijping vertonen *Dryopteris affinis* en *D. borrieri* de voor het genus kenmerkende indusia – nier-vormig, aan één zijde ingesneden, bij de insnijding aangehecht – zonder opvallend onderscheid tussen beide taxa (a in Fig. 1). Verschil in dikte is in dit stadium in het veld en op foto's niet echt duidelijk (wellicht wel microscopisch, op doorsnede). Bij de sporenrijping scheuren bij sommige planten de indusia radiaal in, vanaf de rand richting het midden (Fig. 2). Vaak is er dan één scheur per indusium, soms zijn het er twee. De plaats van de inscheuring(en) lijkt vrij willekeurig, maar ligt meestal in de indusiumhelft tegenover de aanhechting. Inscheuren van het indusium werd waargenomen bij vijf van de negen in 2016 fertiele diploïde planten (Tabel 2), bij drie andere niet, ook niet bij herhaalde vervolfbezoeken (één exemplaar werd niet 's zomers bezocht). Bij negen van de tien in 2016 fertiele triplöide planten scheurden de indusia niet in; de tiende werd niet bezocht in de zomer.

Mogelijk wordt het inscheuren, of het moment daarvan, beïnvloed door de belichting. Exemplaar BP32, gevonden in januari 2016, kwam in februari in de volle zon te staan doordat het betreffende bosperceel werd geroid. Overgebracht naar een beschaduwde plek in de tuin bleef de plant nog het hele jaar geelgroen en kreeg hij indusia die al ver vóór de sporenrijping inscheurden (Fig. 3). In volgende zomers ontwikkelde de plant 'normale' indusia, zoals in Fig. 2.

Ontwikkeling van het indusium na de sporenrijping

Bij de ontwikkeling van het indusium na de sporenrijping zijn twee typen te onderscheiden:

- **type a** ('schildje', Fig. 4 en 5): indusium dik, niet of nauwelijks krimpnd; zich niet of nauwelijks verheffend van het bladoppervlak, een gewelfd 'schildje' met verdiept centrum vormend (Tison & De Foucauld 2014: 'bouclier', Trewren 2009: 'pie crust').
- **type b** ('trechtertje', c in Fig. 1, Fig. 6): indusium dun, krimpnd, zich (behalve bij de aanhechting) verheffend van het bladoppervlak, een afstaand 'trechtertje' vormend (Trewren 2009: 'inverted cone').



Fig. 3. Sori van *Dryopteris affinis* (Lowe) Fraser-Jenk. met een vroeg inscheurend indusium, mogelijk als gevolg van teveel licht (exemplaar BP32, zie Appendix), 3 juli 2016. Foto: Loek Batenburg.



Fig. 2. Sori van *Dryopteris affinis* (Lowe) Fraser-Jenk. met een inscheurend indusium (exemplaar BP10, zie Appendix), 23 juli 2016. Foto: Loek Batenburg.

Bij enkele planten kregen de indusia een tussenvorm. Vóór de sporenrijping is in het veld en op foto's het verschil in dikte tussen de indusia van beide typen niet echt duidelijk, maar daarna wel. Een oorzakelijk verband tussen de dikte en de uiteindelijke vorm van het indusium lijkt voor de hand te liggen: een dik indusium kan nou eenmaal minder krimpen dan een dun indusium, en mist waarschijnlijk de flexibiliteit die nodig is om te gaan afstaan van het bladoppervlak. Inscheuringen van indusia bij de sporenrijping zijn in een later stadium meestal niet



Fig. 4. Sori van *Dryopteris affinis* (Lowe) Fraser-Jenk. met een indusium dat is ontwikkeld tot een 'schildje' (exemplaar BP32, zie Appendix), 6 november 2018. Foto: Loek Batenburg.

Tabel 2. Indusiumkenmerken bij het onderzochte materiaal van *Dryopteris affinis* (Lowe) Fraser-Jenk. en *D. borrieri* Newman van De Lickebaert en het Quackjeswater (Zuid-Holland). De termen 'schildje' en 'trechtertje' en hun tussenvorm worden uitgelegd in de tekst; het symbool # geeft aan dat de plant niet bezocht is in de zomer.

De exemplaren BP04, BP05 en BP06 worden door Hovenkamp et al. (2018) gerekend tot 'tussenvorm T1': diploïden die op grond van vegetatieve bladkenmerken ten onrechte als *D. borrieri* worden herkend en mogelijk behoren tot een ander diploïde taxon binnen het *D. affinis*-complex dan *D. affinis*. Het exemplaar BP26 wordt door Hovenkamp et al. gerekend tot 'tussenvorm T2': triploïden die op grond van vegetatieve bladkenmerken ten onrechte als *D. affinis* worden herkend, mogelijk behorend tot een ander triploïde taxon binnen het *D. affinis*-complex dan *D. borrieri*.

exemplaar	ploïdieniveau	velddeterminatie	determinatie door Hovenkamp et al. (2018)	indusium bij rijping inscheurend	indusium bij rijping niet inscheurend	indusium wordt 'schildje'	indusium krijgt tussenvorm	indusium wordt 'trechtertje'
BP13	2	<i>affinis</i>	<i>affinis</i>			x		
BP11	2	<i>affinis</i>	<i>affinis</i>		x	x		
BP05	2	<i>affinis</i>						x
BP10	2	<i>affinis</i>	<i>affinis</i>	x		x		
BP09	2	<i>affinis</i>	<i>affinis</i>		x		x	
BP08	2	<i>affinis</i>	<i>affinis</i>		x	x		
BP32	2	<i>affinis</i>		x		x		
BP16	2	<i>affinis</i>	<i>affinis</i>	x		x		
BP37	2	<i>affinis</i>		#	#	x		
BP04	2	<i>affinis</i>	T1					x
BP03	2	<i>affinis</i>	T1	x				x
BP28	2	<i>affinis</i>	T1	x				x
BP14f	3	<i>borrieri</i>						x
BP14a	3	<i>borrieri</i>	<i>borrieri</i>		x			x
BP07a	3	<i>borrieri</i>	<i>borrieri</i>		x			x
BP07b	3	<i>borrieri</i>	<i>borrieri</i>		x			x
BP19	3	<i>borrieri</i>	<i>borrieri</i>		x			x
BP02	3	<i>borrieri</i>	<i>borrieri</i>		x			x
BP06	3	<i>borrieri</i>						x
BP21	3	<i>borrieri</i>						x
BP22	3	<i>borrieri</i>	<i>borrieri</i>		x			x
BP23	3	<i>borrieri</i>	<i>borrieri</i>		x			x
BP24	3	<i>borrieri</i>	<i>borrieri</i>		x			x
BP25	3	<i>borrieri</i>						x
BP27	3	<i>borrieri</i>						x
BP29	3	<i>borrieri</i>	<i>borrieri</i>		x		x (2015, 2018)	x (2016)
BP33	3	<i>borrieri</i>	<i>borrieri</i>					x
BP35	3	<i>borrieri</i>		#	#			x
BP26	3	<i>borrieri</i>	T2					x

meer te zien. Indusia van beide typen kunnen in de loop van het jaar afvallen; bij die van type b lijkt dat bij een groter deel van de sori te gebeuren dan bij die van type a, maar tellingen zijn hieraan niet gedaan.

Als we de door Hovenkamp et al. (2018) met T1 aangeduide planten – dus de exemplaren die op grond van vegetatieve bladkenmerken mogelijk niet tot *Dryopteris affinis* behoren – even buiten beschouwing laten, kregen zeven van de negen diploïden indusia van type a, één indusia van type b en één indusia van een tussenvorm (Tabel 2). Bij de drie 'T1-diploïden' ontwikkelden de indusia zich tot 'trechtertjes'. Behalve op vegetatieve bladkenmerken wijken deze planten dus ook op indusiumkenmerken af van de meeste Nederlandse diploïden van het *Dryopteris affinis*-complex.

Van de 18 bestudeerde triploïden vertoonden er 17 indusia van type b; één plant had in 2016 'trechtertjes', maar in 2015 en 2018 vooral indusia van een tussenvorm.

CONCLUSIES

Het wel of niet inscheuren van het indusium bij de sporenrijping lijkt een ook in Nederland bruikbaar aanvullend kenmerk te zijn bij het onderscheiden van de twee taxa in het veld. Het inscheuren van het indusium is echter slechts tijdens een zeer kort deel van het jaar (één of twee weken in juli) waarneembaar, en gebeurt niet bij alle betreffende planten gelijktijdig. Varenfloristen zijn vaak juist in herfst en winter actief. Dit beperkt natuurlijk de praktische waarde van het kenmerk, maar goed: als er inscheurende indusia te zien zijn, wijst dat op *Dryopteris affinis*. Deze bevinding sluit goed aan bij het gestelde door Fraser-Jenkins (2007) en Jäger (2011): zie Tabel 1. Opvalt dat Fraser-Jenkins (bij *D. affinis*) schrijft 'indusium ... usually splitting', terwijl we in Jäger (bij *D. affinis* subsp. *affinis* var. *affinis*) lezen, dat het inscheuren van het indusium 'selden' plaatsvindt. Het aantal hier onderzochte planten is uiteraard te gering om over deze discrepantie iets zinnigs te zeggen.



Fig. 5. Sori van *Dryopteris affinis* (Lowe) Fraser-Jenk. met een indusium dat is ontwikkeld tot een 'schildje' (exemplaar BP16, zie Appendix), 26 februari 2016. Foto: Loek Batenburg.



Fig. 6. Sori van *Dryopteris borrieri* Newman met een indusium dat is ontwikkeld tot een 'trechtertje' (exemplaar BP23, zie Appendix), 23 juli 2016. Foto: Loek Batenburg.

De vorm van het indusium na de sporenrijping heeft meer praktijkwaarde als aanvullend kenmerk in het veld. Dit kenmerk is te zien vanaf kort na de rijping in juli tot het vergaan van het blad – afhankelijk van taxon en wintertype diep in de winter of vrij ver het voorjaar in. Dit resultaat ligt goed in lijn met het gestelde in de genoemde buitenlandse bronnen.

Samenvattend in een sleutel:

1. Indusium al dan niet inscheurend bij sporenrijping, meestal dik, na sporenrijping niet of nauwelijks krimpend en een niet van het bladoppervlak afstaand, gewelfd schildje met verdiept centrum vormend *Dryopteris affinis* (Lowe) Fraser-Jenk.
- Indusium niet inscheurend bij de sporenrijping, meestal dun, na sporenrijping krimpend en een van het bladoppervlak afstaand trechtertje vormend *Dryopteris borrieri* Newman

Dankwoord – Ik dank in de eerste plaats Ben Zonneveld (Naturalis) voor het bepalen van het kerngewicht van de onderzochte planten, Geertje Pettinga voor het helpen zoeken naar leuke varens en (zeer) kritische commentaar, en verder Peter Hovenkamp (Naturalis), Bart Hendriks, Harry Roskam (Naturalis) en Wim de Winter voor de nuttige uitwisseling van gedachten. Peter, die mij inspireerde tot het doen van dit onderzoek, is helaas op 12 juli 2019 omgekomen bij een 'flash flood' in een grot in Gunung Mulu National Park, Sarawak (Maleisië).

LITERATUUR

Batenburg LH, Pettinga G. 2016. Varens in de Lickebaert. *Gorteria* 38: 3–12.
 Fraser-Jenkins CR. 2007. The species and subspecies in the *Dryopteris affinis* group. *Fern Gaz.* 18: 1–26.
 Hovenkamp P, Hendriks B, Roskam H, de Winter W. 2018. Het *Dryopteris affinis*-complex in Nederland. *Gorteria* 40: 42–54.
 Jäger EJ (red.). 2011. Rothmaler – Excursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Grundband. Springer Spektrum, Heidelberg.
 Prelli R. 2001. Les Fougères et plantes alliées de France et d'Europe occidentale. Belin, Paris.
 Tison J-M, De Foucault B. 2014. Flora Gallica. Flore de France. Biotope, Mèze.
 Trewren K. 2009. Some taxa within the *Dryopteris affinis* complex. Unpublished handout.

APPENDIX. ONDERZOCHE PLANTEN

De onderzochte planten van het *Dryopteris affinis*-complex. Het materiaal is verzameld door Loek Batenburg, soms samen met Geertje Pettinga. De planten zijn gevonden in de periode van september tot maart in de jaren 2015, 2016 of 2017, en op de vinddatum of de dag erna gemeld op waarneming.nl; om de zomerkenmerken vast te leggen zijn de meeste planten van 2015 en 2016 in juli 2016 opnieuw bezocht. Ook deze vondsten zijn gemeld op waarneming.nl en wederom is materiaal verzameld. De collectienummers zijn gebaseerd op de eerste verzameldatum gevolgd door een volgnummer voor de op de betreffende dag verzamelde collecties; het collectienummer van het tweede bezoek is gebaseerd op het nummer van het eerste bezoek gevolgd door de aanduiding: (2). De exemplaren gemerkt met een asterisk (*) zijn wegens rooien van het bos overgebracht naar een tuin. Gebruikte afkortingen: L = herbarium van Naturalis Biodiversity Center, Leiden; AB = Aalkeet-Binnenpolder, BL = Boonerlucht, KP = Krabbeplass, QW = Quackjeswater, VB = Volksbos, WB = Wielerbaanbos.

Exemplaar	vinddatum	vindplaats	RD-coördinaten	collectie-nummer	veld-determinatie	naar L	DNA-gewicht (pg)	datum opnieuw bezocht	collectie-nummer	opnieuw naar L
BP13	03/09//2015	WB	078,521-436,373		<i>D. affinis</i>		17,3	15/07/2016	15072016-2	x
BP11	03/09//2015	AB	078,780-436,212	09122015-1	<i>D. affinis</i>	x	17,5	28/07/2016	09122015-1(2)	x
BP05	30/09//2015	AB	078,439-436,246	30092015-1	<i>D. affinis</i>	x	17,1	17/07/2016		
BP04	04/01//2016	WB	078,474-436,336	04012016-1	<i>D. affinis</i>	x	17,4	15/07/2016	04012016-1(2)	x
BP03	22/01//2016	WB	078,252-436,196	22012016-1	<i>D. affinis</i>	x	17,2	15/07/2016	22012016-1(2)	x
BP10	22/01//2016	AB	078,704-436,160	22012016-3	<i>D. affinis</i>	x	17,3	23/07/2016	22012016-3(2)	x
BP09	26/01//2016	AB	078,675-436,147	26012016-1	<i>D. affinis</i>	x	17,4	23/07/2016	26012016-1(2)	x
BP08	26/01//2016	AB	079,103-436,198	26012016-3	<i>D. affinis</i>	x	17,4	28/07/2016	26012016-3(2)	x
BP32*	26/01/2016	AB	078,971-436,061	26012016-4	<i>D. affinis</i>	x	17,37	03/07/2016	26012016-4(2)	x
BP28	12/02/2016	VB	079,920-435,804	12022016-3	<i>D. affinis</i>	x	17,3	25/07/2016	12022016-3(2)	x
BP16	26/02/2016	KP	080,421-436,613	26022016-1	<i>D. affinis</i>	x	17,2	09/07/2016	26022016-1(2)	x
BP37	16/03/2017	QW	064,988-429,694	16032017-1	<i>D. affinis</i>	x	17,16			
BP14f	03/09/2015	WB	078,146-436,475		<i>D. borrieri</i>		25,3			
BP14a	03/09/2015	WB	078,136-436,480		<i>D. borrieri</i>		25,3	15/07/2016	15072016-1	x
BP07a*	03/09/2015	AB	079,082-436,187		<i>D. borrieri</i>		25,6	07/07/2016	07072016-1	x
BP07b*	01/10/2015	AB	079,082-436,198	01102015-1	<i>D. borrieri</i>	x	25,4	07/07/2016	01102015-1(2)	x
BP19	04/12/2015	BL	078,083-436,782	03122015-1	<i>D. borrieri</i>	x	25,6	17/07/2016	03122015-1(2)	x
BP02	22/12/2015	WB	077,881-436,610	22122015-1	<i>D. borrieri</i>	x	25,2	14/07/2016	22122015-1(2)	x
BP06	22/01/2016	AB	078,870-436,289	22012016-2	<i>D. borrieri</i>	x	25,9	16/07/2016		
BP21	24/01/2016	VB	079,862-435,774	24012016-1	<i>D. borrieri</i>	x	25,7			
BP22	24/01/2016	VB	079,938-435,471	24012016-2	<i>D. borrieri</i>	x	26,0	28/07/2016	24012016-2(2)	x
BP23	24/01/2016	VB	079,981-435,549	24012016-3	<i>D. borrieri</i>	x	25,5	23/07/2016	24012016-3(2)	x
BP24	06/02/2016	VB	079,832-435,534	06022016-1	<i>D. borrieri</i>	x	25,8	25/07/2016	06022016-1(2)	x
BP25	08/02/2016	VB	080,108-435,700	08022016-1	<i>D. borrieri</i>	x	25,7	25/07/2016		
BP26	12/02/2016	VB	080,060-435,806	12022016-1	<i>D. borrieri</i>	x	25,7	23/07/2016	12022016-1(2)	x
BP27	12/02/2016	VB	080,060-435,806	12022016-2	<i>D. borrieri</i>	x	25,5	23/07/2016		
BP29	13/02/2016	VB	079,822-435,699	13022016-1	<i>D. borrieri</i>	x	25,8	25/07/2016	13022016-1(2)	x
BP33*	07/10/2016	AB	079,020-436,101	08052016-1	<i>D. borrieri</i>	x	25,57			
BP35	13/01/2017	VB	080,110-435,584	13012017-1	<i>D. borrieri</i>	x	24,68			