
ENKELE AANTEKENINGEN OVER ECOLOGIE EN TAXONOMIE VAN HET GESLACHT DACTYLORHIZA IN WEST-NEDERLAND

A. DE GELDER

Zusammenfassung

In diesem Artikel wird ein eingehender Überblick über das Vorkommen und die Ökologie der verschiedenen *Dactylorhiza*-Arten im Nordwesten der Niederlande (in den Provinzen Noord- und Zuid-Holland) gegeben. Auch werden Mutmaßungen über die Verwandtschaft der vier besprochenen Arten geäußert.

Summary

In this article a comprehensive survey of the occurrence and the ecology of the species of *Dactylorhiza* in the north-west of the Netherlands (the provinces of Noord- and Zuid-Holland) are given. The possible relationship between the four treated species is also discussed.

Inleiding

Orchideeën in het algemeen en de groep met paarsrode bloemen binnen het geslacht *Dactylorhiza* in het bijzonder, blijven een onuitputtelijke bron vormen voor floristische publikaties, waarbij dan weer de splitters, dan weer de lumpers de boventoon voeren. Recent is in de Flora van Nederland (Heukels/Van der Meijden, 20e druk) het geslacht *Dactylorhiza*, de Handekenskruiden, van het geslacht *Orchis* afgesplitst en zijn de oude soorten *Orchis majalis* en *O. praetermissa* s.l. en de oude soorten *O. maculata* en *O. fuchsii* samengevoegd tot respectievelijk *Dactylorhiza majalis* en *D. maculata*. Ook in breder Europees verband blijkt over de taxonomie van soorten als bovenvermeld, alsmede bijv. ook van *D. traunsteineri*, niet eenduidig gedacht te worden. Met name de rol van hybridisatie in het taxonomisch spectrum blijft problemen geven. Enerzijds kan de steriliteitsbarrière als criterium worden gehanteerd om soorten al dan niet af te splitsen, met als gevolg dat binnen het geslacht *Dactylorhiza* maar weinig "echte" soorten overblijven, terwijl anderzijds steriliteitsbarrière's volledig genegeerd kunnen worden, waardoor er in principe een zeer groot aantal "soorten" beschreven kan worden. Waar zoveel floristen van naam er op bovengenoemd punt onderling

uiteenlopende opvattingen op na blijken te houden, zal het duidelijk zijn, dat in het kader van dit artikel niet het laatste woord over de taxonomische positie van betrokken soorten gesproken zal worden. Opvallend is overigens, dat in het algemeen slechts morfologische kenmerken als criteria voor 'splitten' of 'lumpen' gehanteerd worden en dat de ecologische positie die de onderscheiden soorten of soortcomplexen t.o.v. elkaar innemen, onderbelicht blijft.

In dit artikel wordt een poging gedaan om mede op basis van deze ecologische aspecten, of anders gezegd groeiplaatsfactoren, het inzicht in de taxonomische positie van afzonderlijke soorten binnen het geslacht *Dactylorhiza* te verdiepen.

Daartoe wordt voor een goed begrip eerst ingegaan op het geslacht *Dactylorhiza* in Europees verband, waarbij tevens de positie van geografisch en ecologisch vicariërende soorten aan de orde komt. Daarnaast zal het voorkomen van het geslacht *Dactylorhiza* in Nederland en meer in het bijzonder in West-Nederland, in relatie tot de vroegere en recente verspreiding en tot de groeiplaatsen, beschreven worden. In de discussie tenslotte zullen enkele hypothesen worden toegelicht over het soortsbegrip binnen het geslacht *Dactylorhiza* en zal worden ingegaan op de rol van hybridisatie.

A Het geslacht *Dactylorhiza* in Europees verband

Algemeen

De structuur van de knol vormt het graverende onderscheid tussen de geslachten *Orchis* en *Dactylorhiza*. Er bestaat bovengronds derhalve geen zichtbaar kenmerk om deze geslachten van elkaar te onderscheiden. Weliswaar kan binnen Nederland het kenmerk van het al dan niet vliezig zijn van de bracteeën (= schutbladen) worden gehanteerd, maar in Europees verband gaat dit niet op (o.a. met betrekking tot *Orchis laxiflora* en *O. palustris*). [De bladstand is meestal wel een goed kenmerk - Opm. Red.]

Soorten

De volgende 'soorten', waarbij het soortsbegrip volgens een gematigde 'split'-opvatting wordt gehanteerd, worden door de meeste floristen tot het geslacht *Dactylorhiza* gerekend: *D. sambucina*, *D. maculata*, *D. fuchsii*, *D. saccifera*, *D. incarnata*, *D. cruenta*, *D. traunsteineri*, *D. russowii*, *D. iberica*, *D. majalis*, *D. lapponica*, *D. cordigera*, *D. purpurella*, *D. praetermissa*, *D. sphagnicola* en *D. elata*. Een aantal recent onderscheiden soorten alsmede een aantal soorten uit Oost-Turkije blijft ongenoemd. Het hoofdverspreidingsgebied van het geslacht *Dactylorhiza* vormen het Westeuropese laagland, de Europese (middel)gebergten en de Balkan. In hoeverre geografische isolatie in het verleden heeft geleid tot de vorming van zuivere soorten of dat de bovengenoemde soorten slechts op het niveau van ondersoorten van elkaar onderscheiden moeten worden, is niet geheel duidelijk.

Geografische verspreiding

Gelet op morfologische overeenkomsten en de aansluitende verspreidingsgebieden kunnen *D. majalis* in engere zin, *D. lapponica*, *D. cordigera* en *D. purpurella* als geografisch vicariërende soorten worden beschouwd. Ook *D. maculata/fuchsii* en *D. saccifera* zijn geografische vicarianten. Zowel de *Majalis*-groep als de *Maculata*-groep blijken Europa-dekkend te zijn, zij het dat in Zuid-Europa de verspreiding meer disjunct is, doordat alleen (middel)gebergten qua groeiplaats aan de (klimatologische) randvoorwaarden voldoen. Ook *D. incarnata* is qua verspreiding Europa-dekkend.

Gelet op morfologische overeenkomsten kan ook van een aantal smalbladige soorten als *D. praetermissa*, *D. traunsteineri*, *D. russowii*, *D. sphagnicola* en *D. elata* worden verondersteld, dat zij vicariërende soorten zijn in geografisch opzicht.

Positie van *D. cruenta*

Dactylorhiza cruenta is een wat merkwaardige soort, omdat het er alles van weg heeft, dat het hier van oorsprong een hybride-produkt betreft. Nu komen hybriden wel vaker voor, verder in dit artikel zal daar nog uitvoerig op teruggekomen worden, maar dat uit hybridisatie ontstane populaties een zodanig redelijk ontwikkelde steriliteitsbarrière opbouwen, dat er van een nieuwe soort gesproken kan worden, is als min of meer herkenbaar fenomeen redelijk bijzonder.

D. cruenta, met een binnen Europa merkwaardige verspreiding, lijkt een cluster te zijn van hybrides tussen de *Majalis*-groep en *D. incarnata*. Dat de steriliteitsbarrière vermoedelijk nog niet volledig is, kan worden afgeleid uit de positie van *D. cruenta* in de Zwitserse Alpen. Hier vervaagt het onderscheid tussen *D. cruenta* enerzijds en *D. majalis* anderzijds en blijkt er in ecologisch opzicht geen aantoonbaar verschil tussen groeiplaatsen van *D. cruenta* in kwelgebieden in Wallis en *D. majalis* in vochtige weiden in het Berner Oberland: in beide typen groeiplaatsen zijn zeggen als *Carex davalliana*, *C. dioica*, *C. curta*, *C. echinata* en *C. panicea* met soorten als *Eriophorum gracile*, *Valeriana dioica*, *Potentilla erecta* en *Viola palustris* kensoorten. Daarnaast blijkt men *Cruenta*-achtige vormen ook aan te kunnen treffen in andere bergketens waar *majalis* en *incarnata* naast elkaar voorkomen, o.a. in de Pyreneeën en in Auvergne.

D. sambucina en aanverwante soorten

Deze soorten nemen binnen het geslacht een geheel eigen positie in en blijven hier verder onbesproken.

Verspreiding in ecologisch perspectief

Geografisch vicariërende soorten blijken niet altijd elkaars ecologische vicarianten te

zijn. Het voorbeeld van het Middenfranse laagland, zo ruwweg tussen de Loire en de Dordogne, kan dienen ter illustratie. In vochtige weilanden lijkt *Orchis laxiflora* de plaats in te nemen die *D. majalis* in Nederland bezet, terwijl deze soort kennelijk een zodanige ecologische amplitudo heeft, dat ze tevens op *Praetermissa*-achtige groeiplaatsen voorkomt. Een ecologische vervanger voor *D. praetermissa* ontbreekt hier zelfs, aangezien *D. elata* pas zuidelijker algemeen voorkomt. *Orchis palustris*, die hier wel regelmatig voorkomt, is dusdanig schaars, dat ze niet als ecologische vicariant van een *Dactylorhiza*-soort beschouwd kan worden.

Relevantie voor de Nederlandse situatie

Alhoewel een beschouwing over het voorkomen van het geslacht *Dactylorhiza* in Europees verband geen eenduidig beeld geeft, blijkt één gegeven voor de Nederlandse situatie van belang, n.l. dat in eerste instantie voor een veronderstelde nauwe verwantschap tussen *D. majalis* en *D. praetermissa*, op grond van vorengenoemde feiten, geen directe aanwijzingen bestaan.

B Het geslacht *Dactylorhiza* in Nederland

Algemeen

In Nederland komen volgens de gangbare opvatting voor: *D. majalis* s.s. (Brede orchis), *D. praetermissa* (Rietorchis), *D. elata* (Grote rietorchis), *D. incarnata* (Vleeskleurige orchis) en *D. maculata* s.l. (Gevlekte orchis). Voor wat betreft de laatste soort wordt aangesloten bij de thans heersende opvatting, dat het eerder wel gemaakte onderscheid tussen *D. maculata* en *D. fuchsii* niet houdbaar is. *D. elata*, die slechts op één groeiplaats in het uiterste zuiden voorkomt, blijft overigens verder onbesproken.

In grote lijnen kan worden gesteld, dat *D. majalis* gebonden is aan veengronden, matig voedselarme tot matig voedselrijke omstandigheden en hoge, niet sterk wisselende grondwaterstanden. *D. praetermissa* vindt haar optimum meer op klei dan wel kleiigvenige bodems, heeft een grotere tolerantie voor voedselrijkere omstandigheden en sterkere grondwaterstandschommelingen en mijdt voedselarme milieus. Waar *D. praetermissa* wel voorkomt op zandgronden, betreft het vrijwel altijd door menselijke invloeden verrijkte milieus, zoals opgespoten terreinen of infiltratiegebieden met voedselrijk water. *D. maculata* prefereert zand en lemige bodems, is toleranter voor drogere omstandigheden en mijdt voedselrijke milieus. *D. incarnata* is niet zozeer gebonden aan specifieke bodems, mijdt drogere omstandigheden en heeft voor wat betreft grondwaterstandschommelingen en voedselrijkdom een smalle ecologische amplitudo.

Met uitzondering van *D. praetermissa* zijn de soorten inmiddels exclusief voor natuureservaten, en de laatste decennia sterk afgenomen. *D. praetermissa* neemt

vermoedelijk toe en kan ook in sterk gestoorde milieus (wegbermen van rijkswegen, randen van vuilnisbelten) worden aangetroffen.

Groeiplaatsen in West-Nederland

Situatie per soort

D. majalis komt in West-Nederland in de volgende milieus voor:

- boezemhooilanden
- schrale graslanden (in echte schraallanden vaak in de contactzone tussen het feitelijke schraalland en de meer voedselrijke slootoevers)
- duinvalleien
- sommige schrale rietlanden.

In Noord- en Zuid-Holland worden brakke milieus gemeden. Een uitzondering hierop vormt het eiland Texel, waar in brakke polderboezems (De Bol, Roggesloot) de soort massaal voorkomt.

Voor **D. praetermissa** kunnen de volgende biotopen worden aangegeven:

- rietlanden
- bloemrijke graslanden, mits niet bemest met kunstmest
- wegbermen, mits er een gradiënt van vochtig naar droog aanwezig is
- duinvalleien, vaak daar waar toestroming van voedselrijk water een rol speelt
- kunstmatige milieus, b v. opgespoten terreinen

Voor **D. maculata** geldt, dat de soort in West-Nederland vrijwel beperkt is tot het duingebied. Alleen afgetichelde terreinen langs de rivieren en oeverwallen langs voormalige wadgeulen (Texel, Amstelmeer) herbergen soms ook deze soort, meestal in kleine aantallen.

Ook **D. incarnata** heeft alleen in de vochtige duinen een meer aaneengesloten verspreiding. De soort is verder schaars in oeverveentjes alsmede in de bij *D. maculata* beschreven biotopen.

De verspreiding van de genoemde soorten is voor wat betreft Noord- en Zuid-Holland op een viertal kaartjes weergegeven (pag. 11).

Combinaties van soorten

Het aantal terreinen waar alle vier genoemde soorten gezamenlijk voorkomen is zeer beperkt, zeker als het begrip terrein wat meer letterlijk in de zin van een aaneengesloten complex van gras- of rietlanden opgevat wordt.

In Zuid-Holland is er geen, terwijl er in Noord-Holland vijf zijn, te weten: Zwanewater,

Texels duin (Muy) (hier slechts enkele ex. *D. praetermissa*), Amstelmeer, Roggesloot (hier echter slechts enkele ex. *D. praetermissa*) en Kooibosch (zowel *D. praetermissa* als *D. incarnata* slechts met 1-3 ex.).

Combinaties met drie soorten komen eveneens weinig voor: in Zuid-Holland afgetichelde terreinen langs de Linge en de Nieuwe Zuider Lingedijk (geen *D. majalis*), Smoutjesvlietlanden bij Goudriaan (geen *D. maculata*), Veerstablok (geen *D. incarnata*) en in Noord-Holland de Oeverlanden bij het Limmerdie (geen *D. maculata*).

Combinaties met twee soorten komen beduidend meer voor; in het duingebied zijn zowel de combinaties *D. maculata* - *D. majalis*, *D. maculata* - *D. praetermissa*, *D. majalis* - *D. incarnata* als *D. incarnata* - *D. maculata* aan te treffen. In het van oorsprong brakke poldergebied van Noord-Holland komt op enkele plaatsen de combinatie *D. praetermissa* - *D. incarnata* voor, terwijl in overgangszones van klei naar veen of van zoet naar brak soms de combinatie *D. praetermissa* - *D. majalis* voorkomt.

Mate van voorkomen

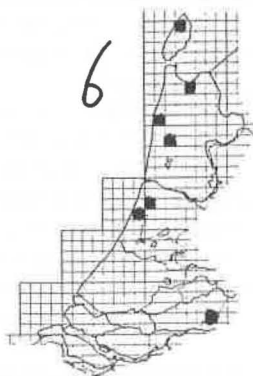
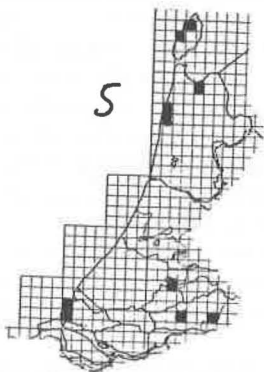
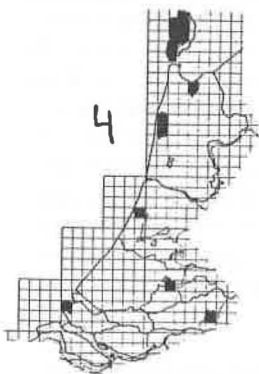
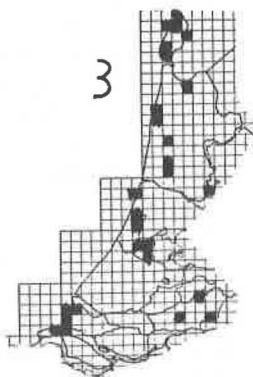
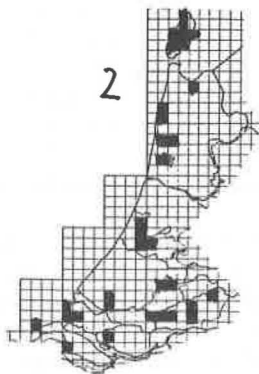
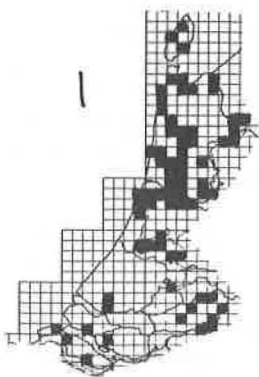
Algemeen

In de eerste plaats kunnen de aantallen van jaar tot jaar op dezelfde groeiplaats sterk wisselen. Bepalend hiervoor is in veel gevallen de hoogte van de grondwaterstand, waarbij met name in terreinen waar natuurlijke grondwaterfluctuaties kunnen optreden, in natte jaren de aantallen relatief laag kunnen zijn.

In de tweede plaats blijkt het beheer een bepalende factor te zijn. Zowel bij een te intensief agrarisch beheer (zoals dat buiten natuurreservaten thans vrijwel overal het geval is) als bij een te extensief beheer (wat soms binnen natuurreservaten speelt of heeft gespeeld) nemen de aantallen snel af en kunnen de orchideeën het veld ruimen. Bij het beheer van natuurreservaten is een juist beheer van gradiëntsituaties van groot belang. Soms zijn hiervoor geen specifieke maatregelen noodzakelijk (met uitzondering van het jaarlijks maaien en afvoeren van het gewas en het niet bemesten van graslanden), omdat de gradiënt stevig verankerd zit in de terreinsituatie.

Goede voorbeelden hiervan zijn afgetichelde terreinen langs de rivieren waar door deze vorm van onbewuste milieubouw zowel verschillen in bodem als in hoogte (reliëf) zijn gecreëerd. De verspreiding van orchideeën is vaak pleksgewijs of zoomsgewijs, waarbij weliswaar de gradiënt, in tijd en ruimte gezien, op en neer kan pendelen, al naar gelang de hoeveelheid neerslag in een bepaald jaar, maar waarbij de orchideeën vrij gemakkelijk mee opschuiven met de gradiënt.

Gezien de snelheid waarmee orchideeën op gewijzigde omstandigheden reageren, zitten er in de bodem meer knolletjes en over een grotere bandbreedte dan er in een bepaald jaar tot bloei of zelfs tot bovengrondse groei komen. In de in een bepaald jaar slechte delen van de gradiënt blijven als het ware de knolletjes in ruste, in afwachting



Verspreiding *Dactylorhiza*-soorten in Noord- en Zuid-Holland.

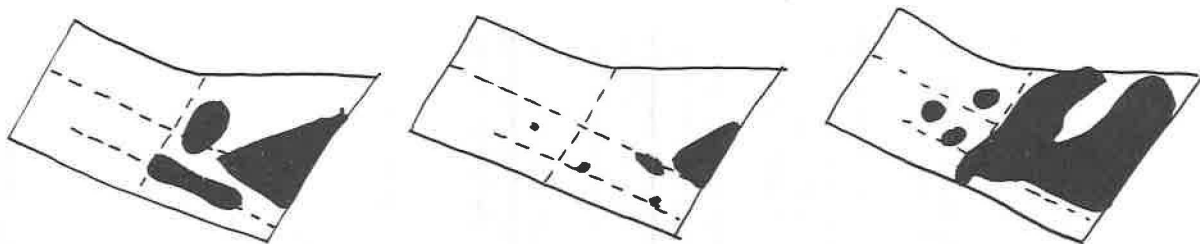
1. *D. praetermissa*
2. *D. majalis*
3. *D. incarnata*
4. *D. maculata*
5. uurhokken met tenminste 3 *Dactylorhiza*-soorten
6. voorkomen van *Dactylorhiza*-hybriden.

van betere tijden.

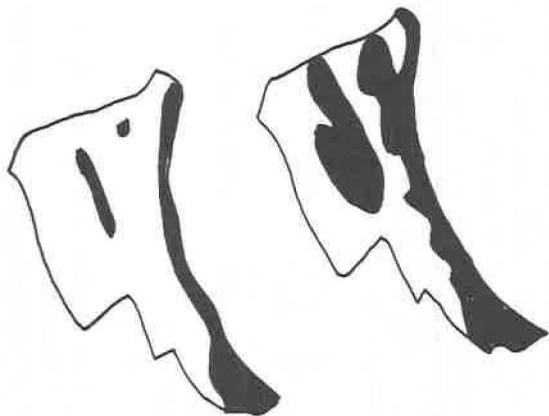
Ook elders, b.v. in vochtige duinvalleien, is herhaalde malen waargenomen, dat in natte jaren de orchideeën vrijwel weg lijken te zijn, terwijl in een volgend droger jaar er duizenden kunnen staan. Wanneer deze grote aantalschommelingen het gevolg zijn van natuurlijke grondwaterfluctuaties, is er voor de orchidee weinig aan de hand. Anders wordt het, wanneer gradiënten ondergesneeuwd dreigen te raken door structurele wijzigingen (structureel natter of droger). In die omstandigheden is, wanneer althans het behoud van orchideeën i.c. gradiëntsituaties mede uitgangspunt is voor het te voeren natuurbeheer, ingrijpen in de detailwaterhuishouding wenselijk.

Een voorbeeld van deze laatste situatie vormt de ontwikkeling van de populatie van *D. maculata* in de graslanden rond de Korverskooi (Texel). Deze graslanden, gelegen in een dichtgeslibde wadgeul, waarbij de bodem bestaat uit een duinvaaggrond waarop van west naar oost een venige bovengrond voorkomt, die toeneemt van 1 cm tot ca. 10 cm, werden na verwerving door de staat in de jaren zestig uit agrarische exploitatie genomen. Het beheer bestond uit het jaarlijks na 1 juli maaien en afvoeren van het gewas. Al spoedig vestigde zich *D. maculata*, de aantallen namen in een periode van 10 jaar toe tot enkele duizenden exemplaren. Vanaf 1970 werd het onderhoud aan de sloten gestaakt. Dit leidde aanvankelijk tot de gewenste waterstandsverhoging, maar in de jaren tachtig bleek de afvoercapaciteit van het oude slotenstelsel zodanig verminderd, dat in perioden met veel neerslag het water oppervlakkig over de graslanden afstroomde. Het aantal orchideeën nam toen zeer snel af, totdat uiteindelijk alleen langs de randen van de sloten zich nog enkele orchideeën konden handhaven. Nadat in 1985 het slootonderhoud na het wegwerken van het achterstallig onderhoud, in combinatie met het via kunstwerken op het gewenste peil opstuwen van het water (wat hier door de constante aanvoer van drangwater uit het achterliggende duinmassief geen probleem was), weer ter hand werd genomen, bleek het aantal orchideeën zich weer snel uit te breiden en in 1987 bleek de populatie enkele tienduizenden exemplaren te tellen, verspreid over de graslanden. De verspreidingskaartjes uit resp. 1980, 1985 en 1987 illustreren een en ander (zie figuur 1).

Ook in het natuurreservaat Kooibosch-Luttickduin bij Callantsoog bleek een dergelijke aanpak effectief. Hier werd de optimale gradiënt voor *D. majalis* steeds verder verkleind, doordat het gehanteerde polderpeil ten behoeve van de zich in de directe omgeving sterk uitbreidende bollenteelt steeds lagere winter- en steeds hogere zomerpeilen kreeg. Nadat de desbetreffende sloot van het polderregime werd afgekoppeld en via kunstwerken een hoger winter- en een lager zomerpeil kon worden ingesteld, heeft het aantal exemplaren zich flink kunnen uitbreiden en werd tevens een groter deel van het terrein bezet. Uit de verspreidingskaartjes van respectievelijk 2 jaar voor en 2 jaar na de ingreep blijkt het effect (zie figuur 2).



Figuur 1. Verspreiding van *D. maculata* in graslanden bij Korverskooi in resp. 1980, 1985 en 1987. De met - - - lijnen betreffen sloten.



Figuur 2. Voorkomen van *D. majalis* in natuurreservaat Kooibosch resp. 2 jaar voor en 2 jaar na wijziging van de waterhuishouding.

Situatie per soort

Dactylorhiza majalis

Deze soort was in het veenweidegebied van Zuid-Holland tot voor 1960 een algemeen voorkomende soort van matig bemeste hooilanden (alleen organische mest). Daarnaast kwam ze algemeen voor in boezemhooilanden (Dotterbloemgemeenschappen). In Noord-Holland kwam de soort vrij algemeen voor in graslanden die onder invloed stonden van het zoete drangwater uit de duinen, alsmede in rietlanden en oevervenen in het zoete milieu. In de duinen was de soort algemeen in vochtige duinvalleien met een extensief agrarisch gebruik.

In het veenweidegebied is de soort inmiddels uit de echte graslanden verdwenen. Ook bij een reservaatbeheer, gericht op weidevogels, is het bemestingsniveau vermoedelijk voor terugkeer van deze soort te hoog. In boezemhooilanden kan de soort zich, zeker wanneer het beheer gericht is op instandhouding van de botanische waarden, goed handhaven.

Op kleine schaal is er in natuurgebieden sprake van nieuwe vestigingen, met name in schraallanden waar in de contactzone tussen het inmiddels voedselrijke polderwater en het voedselarme veenpakket een nieuwe, voor *D. majalis* geschikte gradiënt is ontstaan. Of deze ontwikkeling gunstig is, mag evenwel worden betwijfeld, omdat de van oorsprong hier groeiende soorten als *Carex pulicaris* en *Carex hostiana*, *Cirsium dissectum* e.a. nog sterker worden teruggedrongen.

In de zoetwaterzone achter het duinmassief van Noord- en Zuid-Holland is de soort inmiddels, op een enkel natuurgebiedje na, geheel verdwenen. Niet alleen intensivering van het graslandgebruik, maar ook omzetting van grasland in bollenland is hiervan een belangrijke oorzaak.

Grote populaties (> 1000 ex.) komen thans nog in de volgende objecten voor:

- Maaslandse Vlietlanden
- Kooibosch (Callantsoog)
- De Bol (grootste populatie in Nederland, vele tienduizenden ex.)
- Roggesloot
- Polder Waalenburg
- polder bij Bergen (NH)

Daarnaast zijn middelgrote populaties (500-1000 ex.) nog aanwezig in:

- Merrevliet (Voorne-Putten)
- Boezemlanden Achterwaterschap (Nw. Lekkerland)
- Smoutjesvlietlanden (Goudriaan)
- Zwanewater
- Binnendijkse kreekgraslanden t.o. Polder Wassenaar (Cocksdoorp, Texel).

Dactylorhiza praetermissa

Deze soort ontbreekt grotendeels in het zoete veenweidegebied in Zuid-Holland. Sinds lang is zij echter bekend langs rivieren en in gebieden met overgangen van zoet naar zout.

Als één van de weinige orchideeën neemt *D. praetermissa* de laatste twee decennia toe. Enerzijds is dit toe te schrijven aan de brede ecologische amplitudo van deze soort, waardoor allerlei nieuwe milieus als wegbermen en opgespoten terreinen, mits overgangen van droog naar nat aanwezig zijn, vrij snel gekoloniseerd worden, anderzijds worden ook in stabiele milieus nieuwe vestigingen geconstateerd.

Zo is de soort eerst na 1980 in een aantal natuurreservaten vastgesteld, o.a. in Roggesloot, Muy, Kooibosch en Limmerveen. In de drie eerstgenoemde gebieden bleef de vestiging vooralsnog beperkt tot enkele exemplaren, maar in het Limmerveen nam de populatie binnen 3 jaar toe tot circa 500 exemplaren.

Ook elders is sprake van een niet onaanzienlijke toename sedert 1980. Dit geldt zowel voor het aantal exemplaren als het aantal groeiplaatsen. Voorbeelden van gebieden met zo'n toename zijn Waterland, het Zaanse veenweidegebied en West-Friesland (o.a. in natuurbouwprojecten).

Grote populaties (> 1000 ex.) komen thans op verschillende plaatsen voor:

- Afgetichelde terreintjes langs Linge (Asperen)
- Oeverlanden Drom (Goudswaard)
- Zouwe-boezem
- Vochtige duinvallei Middenduin
- Westelijk havengebied Amsterdam
- Wegbermen Coentunnelweg Zaandam
- Rietlanden Markervaart bij De Woude (één der grootste populaties in Noord- en Zuid-Holland met 8.000 tot 10.000 exemplaren).
- Zwanewater
- Oeverlanden Amstelmeer.
- Amsterdamse waterleidingduinen

Dactylorhiza incarnata

Deze soort heeft een behoorlijke teruggang gekend. Buiten het duingebied zijn thans nog slechts enkele kleine restpopulaties in natuurreservaten overgebleven. Ook het verspreidingsgebied in de duinen is door verdroging (waterwinning) fors ingekrompen. In het aaneengesloten duingebied tussen Den Haag en Camperduin komt deze soort alleen in de omgeving van Haarlem nog zeer schaars voor. Toch zijn er na 1980 ook enkele nieuwe vestigingen vastgesteld, o.a. in de Roggesloot, het Kooibosch, Waterland en het Guisveld.

Grote populaties (> 1000 ex.) komen nog voor in het duingebied van Voorne, het duingebied bij Petten (incl. Zwanewater), het duingebied van Texel (Geul en Muy), alsmede langs het Amstelmeer.

Dactylorhiza maculata

Over voor- of achteruitgang in West-Nederland is weinig bekend. Van de thans bekende populaties is echter in een aantal gevallen een opmerkelijke groei bekend. Zo groeide de populatie in de graslanden rond de Korverskooi (Texel) na vestiging in de jaren zestig tot meer dan 10.000 exemplaren in 1987, waarmee dit de grootste populatie in West-Nederland is. Ook de populatie in het Kooibosch maakt sinds 1980 een forse groei door, zie fig. 3.

Nieuwe vestigingen zijn daarnaast vastgesteld in graslanden (met een verschrallings-beheer) in Roggesloot, Muy en Eierlandse duinen (alle Texel).

Figuur 3 Aantal exemplaren *Dactylorhiza maculata* in het Kooibosch

Jaar	Aantal
1980	2
1982	18
1984	40
1985	60
1986	ca. 150
1987	ca. 230

Ecologische verschillen tussen *D.majalis* en *D.praetermissa*

De verschillende eisen die *D. majalis* en *D. praetermissa* aan hun milieu stellen, kunnen ook worden geïllustreerd door de begeleidende soorten te analyseren. Van een honderdtal vegetatie-opnamen met *D. majalis* en een zeventigtal van *D. praetermissa* in Noord- en Zuid-Holland is de presentie van de begeleidende soorten berekend.

De meest voorkomende soorten zijn weergegeven in de volgende tabel (presentie groter dan 50%):

Soort	presentie in % bij D. majalis	presentie in % bij D. praetermissa
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	78	55
<i>Holcus lanatus</i>	77	81
<i>Caltha palustris</i>	74	11
<i>Phragmites australis</i>	72	82
<i>Angelica silvestris</i>	68	61
<i>Lychnis flos-cuculi</i>	68	55
<i>Filipendula ulmaria</i>	67	4
<i>Cirsium palustre</i>	61	50
<i>Festuca rubra</i>	61	34
<i>Prunella vulgaris</i>	61	10
<i>Ranunculus repens</i>	60	51
<i>Carex disticha</i>	59	17
<i>Poa trivialis</i>	58	67
<i>Cardamine pratensis</i>	57	33
<i>Rumex acetosa</i>	52	63

Het verschil in groeiplaatskeuze blijkt daarnaast duidelijk, wanneer naar karakteristieke soorten van bepaalde milieus wordt gekeken:

Soorten van mesotrofe boezemhooilanden, rietlanden

Soort	presentie in % bij D. majalis	presentie in % bij D. praetermissa
<i>Caltha palustris</i>	74	11
<i>Filipendula ulmaria</i>	67	4
<i>Carex disticha</i>	59	17
<i>Valeriana officinalis</i>	49	16
<i>Valeriana dioica</i>	47	3
<i>Potentilla palustris</i>	35	1
<i>Hierochloë odorata</i>	27	9
<i>Thalictrum flavum</i>	27	6
<i>Lathyrus palustris</i>	27	-
<i>Mentha arvensis</i>	26	4
<i>Peucedanum palustre</i>	23	9
<i>Stellaria palustris</i>	23	6
<i>Juncus subnodulosus</i>	19	4
<i>Galium uliginosum</i>	19	4
<i>Menyanthes trifoliata</i>	18	-
<i>Myosotis palustris</i>	17	4
<i>Carex hudsonii</i>	16	1
<i>Pedicularis palustris</i>	16	1
<i>Carex paniculata</i>	16	1
<i>Carex diandra</i>	16	-
<i>Carex elongata</i>	3	-
<i>Veronica scutellata</i>	3	-

Soorten van schraallanden en trilvenen

Soort	presentie in % bij D. majalis	presentie in % bij D. praetermissa
<i>Potentilla palustris</i>	35	1
<i>Eriophorum angustifolium</i>	31	2
<i>Carex panicea</i>	30	1
<i>Juncus subuliflorus</i>	24	13
<i>Menyanthes trifoliata</i>	18	-
<i>Carex diandra</i>	16	-
<i>Pedicularis palustris</i>	16	1
<i>Agrostis canina</i>	15	3
<i>Succisa pratensis</i>	13	-
<i>Cirsium dissectum</i>	10	-
<i>Briza media</i>	10	1
<i>Molinia caerulea</i>	9	4
<i>Sieglingia decumbens</i>	8	-
<i>Carex echinata</i>	8	-
<i>Carex pulicaris</i>	3	-
<i>Carex hostiana</i>	3	-
<i>Carex rostrata</i>	2	-
<i>Orchis morio</i>	2	-
<i>Gentiana pneumonanthe</i>	2	-

Soorten van eutrofe rietlanden

Soort	presentie in % bij D. majalis	presentie in % bij D. praetermissa
<i>Calystegia sepium</i>	47	6
<i>Eupatorium cannabinum</i>	36	1
<i>Mentha aquatica</i>	34	14
<i>Lycopus europaeus</i>	26	9
<i>Carex riparia</i>	26	3
<i>Rumex hydrolapathum</i>	17	7
<i>Typha angustifolia</i>	13	1
<i>Slum erectum</i>	9	2
<i>Epilobium hirsutum</i>	6	-

Soorten van overgangen zoet-zout

Soort	presentie in % bij D. majalis	presentie in % bij D. praetermissa
Carex otrubae	27	-
Oenanthe lachenalii	26	-
Scirpus maritimus	10	-
Juncus gerardii	9	-
Althaea officinalis	4	-
Carex distans	3	-

Uit de presentietabellen blijkt duidelijk, dat *D. praetermissa* in voedselarme en matig voedselarme milieus vrijwel geheel ontbreekt en dat *D. majalis* de voedselrijkste situaties mijdt. Er is echter een uitzondering en dat betreft rietlanden die zijn ontstaan uit brakwatervenen.

Het ontbreken van *D. majalis* door de aanwezigheid van brak water is er de oorzaak van, dat een aantal soorten van matig voedselarme rietlanden, kenmerkend voor brakke situaties, juist bij *D. praetermissa* wel en bij *D. majalis* niet of nauwelijks voorkomt. Het betreft o.a. *Dryopteris carthusiana* (19% bij *D. praetermissa*, tegen 1% bij *D. majalis*), *Dryopteris cristata* (resp. 13% en -) en *Platanthera bifolia* (resp. 10% en -).

De relatieve voorkeur van *D. praetermissa* voor klei en die van *D. majalis* voor veen blijkt uit onderstaande presentietabellen waarin een aantal graslandsoorten is opgenomen die resp. meer aan klei en meer aan veen gebonden zijn.

Soort	presentie in % bij D. majalis	presentie in % bij D. praetermissa
Klei		
Festuca arundinacea	24	-
Cynosurus cristatus	21	3
Trifolium repens	17	4
Medicago lupulina	16	-
Potentilla anserina	15	2
Polygonum amphibium	10	1
Lathyrus pratensis	7	2
Carex hirta	6	-

Soort	presentie in % bij D. majalis	presentie in % bij D. praetermissa
Veen		
Ranunculus flammula	1	30
Carex nigra	16	30
Lysimachia vulgaris	7	26
Triglochin palustris	3	17
Luzula multiflora	3	17

Variatie binnen en tussen de onderscheiden soorten van het geslacht *Dactylorhiza*

a Variatie binnen een soort (intraspecifieke variatie)

Wanneer deze variatie beschreven wordt, is het eerst noodzakelijk het soortsbegrip nader af te bakenen. Er wordt hier uitgegaan van de soorten *D. praetermissa*, *D. majalis*, *D. maculata* en *D. incarnata*.

Deze keuze is, gezien de thans gehanteerde systematiek, weliswaar arbitrair, maar in dit stadium nodig om duidelijkheid te krijgen.

D. majalis

De intraspecifieke variatie binnen *D. majalis* s.s. is, althans wanneer we ons beperken tot de (West-)Nederlandse populaties, relatief gering. Uiteraard zijn grootte en aantal bloemen aangepast aan de groeiplaats, maar afgezien hiervan komen zowel binnen populaties als tussen populaties onderling weinig verschillen voor. De opvallendste variatie vertoont de mate van gevlektheid van de bladeren. Naast weinig voorkomende ongevlekte vormen komen vlekken in allerlei gradaties voor, van kleine ronde tot vrij grote elliptische. Ook het aantal vlekken kan sterk variëren, van weinig vlekken, zodat een meer gespikkeld idee ontstaat, tot talrijke vlekken, zodat, vooral wanneer de vlekken wat groter zijn, het blad op een afstand een min of meer egaal zwarte kleur lijkt te hebben.

Opvallende, maar zelden voorkomende mutaties zijn albinisme en half-albinisme. Van de vele tienduizenden exemplaren die ik in de loop der jaren heb gezien, kwamen deze mutanten elk bij slechts één exemplaar voor.

D.praetermissa

Met de intraspecifieke variatie bij *D. praetermissa* ligt het anders. Enerzijds zijn er gevlekte en ongevlekte vormen; de gevlekte vorm wordt door sommige auteurs wel

opgevat als een aparte variëteit, de var. *junialis*, anderzijds zijn ook bloemkleur en bloemtekening variabel. Dit geldt zowel binnen een populatie als tussen populaties onderling.

Mijns inziens wordt terecht aan het al dan niet gevlekt zijn geen taxonomische betekenis toegekend. Weliswaar is dit kenmerk vrijwel altijd gelijk opgaand met nog twee kenmerken nl. een lijnvormig honingmerk alsmede relatief bredere bladeren, maar de vormen komen op dezelfde standplaatsen door elkaar voor, zodat er geen ecologische verschillen waarneembaar zijn.

Albinisme en half-albinisme komen eveneens voor, maar beduidend meer dan bij *D. majalis*, alhoewel het om een relatief uiterst gering aantal exemplaren gaat. Op grond van mijn persoonlijke waarnemingen ligt de kans op deze mutanten bij de laatste op ongeveer 1:100.000, terwijl dit bij *D. praetermissa* groter dan 1:10.000 is. Een hypothese voor het verschil in intraspecifieke variatie tussen beide soorten kan zijn, dat na vestiging van *D. majalis* uitbreiding uitsluitend via knoldeling (vegetatief) plaatsvindt, terwijl bij *D. praetermissa* uitbreiding zowel via zaad als via knoldeling plaatsvindt. Bij *D. majalis* ontstaan dan min of meer klonale populaties met een geringe variatie, terwijl bij *D. praetermissa* een veel grotere variatie kan ontstaan. Het feit, dat in een *D. majalis*-populatie vrijwel geen kiemplanten worden aangetroffen en bij *D. praetermissa* kiemplanten overal wel aan te treffen zijn, lijkt deze hypothese te ondersteunen.

D.maculata

De intraspecifieke variatie binnen *D. maculata* is eveneens vrij groot. De kenmerken waarop sommige auteurs wel *D. maculata* en *D. fuchsii* van elkaar scheiden, blijken binnen een populatie door elkaar heen voor te komen. Op grond hiervan acht ik de opvatting, dat een taxonomisch onderscheid niet gemaakt kan worden (ongeacht of dit op soorts- dan wel ondersoortsniveau plaatsvindt), verdedigbaar. Ook binnen *D. maculata* komen, net als bij *D. majalis*, klonen voor. Dit geldt met name voor relatief kleine populaties. Anderzijds hebben grotere populaties een behoorlijk variatiespectrum voor zowel grootte, bloemkleur, gevlektheid van blad, vorm van blad, als vorm van honingmerk.

D.incarnata

Ook de intraspecifieke variatie binnen *D. incarnata* is groot, alhoewel de typische soortskennmerken (smalle lip door teruggeslagen zijranden, kleine bloem, gootvormige bladen en bovenste blad reikend tot aan aar of hoger) overal aanwezig zijn en daardoor het onderscheid met andere soorten in de praktijk weinig problemen oplevert. Opvallend bij deze soort is, dat niet zozeer de variatie binnen een populatie groot is (deze heeft meestal betrekking op de kleur, die van lichtroze naar donkerpaars kan lopen) als wel de variatie tussen populaties onderling. Met name de populaties van de duingebieden enerzijds en de binnenlandse populaties anderzijds

kunnen sterk verschillen. Alhoewel feitelijk wat buiten dit kader vallend, is het opmerkelijk, dat deze intraspecifieke variatie ook op Europees niveau groot is.

b Variatie tussen soorten (interspecifieke variatie)

Algemeen

Verschillende auteurs hebben tussenvormen vastgesteld en op grond hiervan geconcludeerd, dat binnen de geldende definitie van het begrip soort niet altijd een onderscheid tussen soorten gemaakt kon worden.

Nog los van het feit dat mijns inziens een niet onaanzienlijk deel van deze tussenvormen vermoedelijk binnen de vorengenoemde intraspecifieke variatie valt, moet worden vastgesteld, dat binnen de orchideeën, en speciaal binnen het geslacht *Dactylorhiza*, hybridisatie, kruisingen tussen soorten, een veel voorkomend verschijnsel is.

Hybridisatie tussen soorten van verschillende geslachten

Een aantal hybriden tussen verschillende geslachten is opvallend van kleur en vorm, volkomen onvruchtbaar en zeer lang standhoudend. Uitbreiding door vegetatieve vermeerdering komt vaak voor. Voorbeelden hiervan zijn de als *Orchiserapias* beschreven kleurrijke hybriden tussen soorten uit de geslachten *Orchis* en *Serapias* en de hybriden tussen *Gymnadenia conopsea* en *Dactylorhiza* (*Dactylodenia* sp.).

Deze zuivere hybriden zijn in het algemeen gemakkelijk herkenbaar, doordat ze qua uiterlijk min of meer intermediair zijn tussen de stamouders (dit geldt overigens ook vaak voor de groeiplaats!) en groter dan beide stamouders. Van sommige populaties is zelfs bekend, dat hybriden daar uiteindelijk de stamouders in aantal kunnen overtreffen en zelfs kan het voorkomen, dat hybriden standhouden op plaatsen waar de stamouders reeds verdwenen zijn. [Dit geldt veel duidelijker en op grotere schaal voor hybriden binnen een geslacht - Opm. Red.]

Zo komt bijv. in het Kooibosch nog steeds de hybride *Orchis morio* x *Dactylorhiza* sp. voor, alhoewel *Orchis morio* hier sinds 1974 niet meer aangetroffen is. [Ondanks meldingen uit binnen- en buitenland is nog steeds niet onomstotelijk vastgesteld, dat hybriden tussen *Orchis* en *Dactylorhiza* werkelijk bestaan - Opm. Red.]

Hybridisatie tussen soorten uit hetzelfde geslacht

Binnen een geslacht komt vaak hybridisatie voor. Dit geldt voor orchideeën in het algemeen, maar in het bijzonder wel voor het geslacht *Dactylorhiza*. De volledigheid van de sterilitetsbarrière bepaalt, of er al dan niet vruchtbare hybridisatie-produkten gevormd worden. In principe kan op alle groeiplaatsen waar naast elkaar twee soorten voorkomen, hybridisatie optreden. Uiteraard is niet zozeer de aanwezigheid van twee

soorten nodig voor onderlinge bevruchting (de stuifmeelklompjes die door insecten worden overgebracht, kunnen ook wel van elders worden aangevoerd, alhoewel natuurlijk een meer directe aanwezigheid de kans hierop wel sterk vergroot) alswel de aanwezigheid van twee soorten als indicatie, dat er ruimte is voor een qua groeiplaats intermediaire hybride.

Onvruchtbare hybriden zijn binnen de meeste geslachten meer regel dan uitzondering; zo zijn b v. de twee bekendste hybriden binnen het geslacht *Orchis*, te weten *O. militaris* x *O. purpurea* en *O. militaris* x *O. simia*, volledig onvruchtbaar. Alleen binnen de geslachten *Ophrys* en *Dactylorhiza* overheerst de vruchtbare hybride. Daar zien we dan ook, dat vaak terugkruising met een der stamouders optreedt en, mits er voldoende tijd en geografische isolatie aanwezig is, uiteindelijk de vorming van afzonderlijke soorten (er kan beter gesproken worden over taxa, daar vooralsnog niet duidelijk is, in hoeverre deze taxa op soortsniveau van elkaar onderscheiden kunnen worden) kan plaatsvinden.

In het onderstaande deel zal de rol van hybridisatie binnen het geslacht *Dactylorhiza*, op grond van gegevens uit West-Nederland, verder gezien worden.

Per combinatie van twee soorten wordt hierna een overzicht gegeven van de groeiplaatsen, alsmede van de aangetroffen hybride-vormen.

1. *D. majalis* / *D. praetermissa*

Alhoewel deze twee soorten van alle *Dactylorhiza*'s in West-Nederland het meest voorkomen, is het aantal groeiplaatsen waar beide soorten aanwezig zijn, beperkt. Van deze groeiplaatsen is er een aantal waar *D. praetermissa* slechts met enkele exemplaren voorkomt: Smoutjesvlietlanden, Maaslandse vlietlanden, Kooibosch, Muy, Roggesloot. In de laatste drie gebieden dateert het voorkomen daarnaast van zeer recente datum. In geen van bovengenoemde objecten werd hybride-vorming tussen *D. majalis* en *D. praetermissa* geconstateerd.

In twee gebieden komt *D. majalis* maar in kleine aantallen voor, te weten het Limmerveen en Westbeverkoog bij Alkmaar. Ook hier zijn geen hybriden gevonden. In een drietal gebieden tenslotte komen zowel *D. majalis* als *D. praetermissa* in redelijke aantallen voor: Limmerdie, Zwanewater en oeverlanden Amstelmeer.

Zowel in het Zwanewater als bij het Amstelmeer zijn zuivere hybriden gevonden, die zich kenmerkten door hun relatief grote lengte (in Zwanewater ca. 75 cm tegen max. 50 cm voor *D. praetermissa* en max. 35 cm voor *D. majalis* en bij Amstelmeer ca. 90 cm tegen ca. 70 cm voor *D. praetermissa* en ca. 45 cm voor *D. majalis*). Qua kenmerken waren de hybriden intermediair, waarbij in de bladvorm *Majalis*-kenmerken en in de bloemvorm *Praetermissa*-kenmerken overheersten.

Opvallend was verder de ongelijkmatige ontwikkeling van de bloeiaar, waardoor het idee van een monstrositeit ontstaat. Bij het Amstelmeer was vegetatieve uitbreiding van de hybride door knoldeling aanwezig.

2. *D. majalis* / *D. incarnata*

Deze combinatie komt verhoudingsgewijs veel voor, vooral in de duinvalleien (Voorne, Zwanewater, Texel). Hier is, met uitzondering van de Horspolders (Texel) geen hybridisatie vastgesteld. Wel zijn er hybriden gevonden in enkele objecten waar een zout-zoet gradiënt aanwezig is, n.l. in de Roggesloot en bij het Amstelmeer. De hybriden zijn intermediair met in het blad overwegend *Majalis*-kenmerken en in de bloem de typische *Incarnata*-kenmerken. Met name de hybriden-populatie in de Roggesloot is opvallend, enerzijds omdat het om forse aantallen gaat (meer dan 500 ex.), anderzijds omdat de planten niet opvallen door een eruit springende grootte. Ook het feit, dat de hybriden eerst kort geleden ontstaan kunnen zijn (*D. incarnata* komt pas sinds 1982 voor in kleine aantallen), is van belang. Alhoewel niet bewezen, heb ik het sterke vermoeden, dat de hybriden van *D. majalis* en *D. incarnata* hier vruchtbaar zijn. Indien zulks inderdaad het geval is, dan zou er geen sprake zijn van afzonderlijke soorten, wanneer althans de reproductiecapaciteit als criterium wordt gehanteerd.

3. *D. majalis* / *D. maculata*

Door de disjuncte verspreiding van *D. maculata* in West-Nederland komt er maar een beperkt aantal gezamenlijke groeiplaatsen voor. Op een aantal ervan komt of *D. majalis* of *D. maculata* maar met enkele exemplaren voor, te weten Roggesloot, Korverskooi, Linge-oevers, Veerstalblok.

Voor wat betreft de overige groeiplaatsen: Zwanewater, duinen Texel, Amstelmeer en Kooibosch, is alleen in het laatste geval hybridisatie vastgesteld. Het gaat hier om zuivere, onvruchtbare hybriden, die qua kenmerken en voor wat betreft de stamouders volledig intermediair zijn. Alleen de grootte is opvallend: gemiddeld 3 x zo groot als de stamouders.

Nadat in 1984 de eerste twee hybride exemplaren zijn gevonden, heeft er een behoorlijke uitbreiding, deels door vegetatieve vermeerdering, plaatsgevonden. In 1987 werden reeds 26 planten genoteerd.

4. *D. praetermissa* / *D. incarnata*

Deze combinatie komt op verschillende plaatsen voor, maar de omstandigheden voor kruisingen zijn niet overal ideaal. Zo komt *D. praetermissa* op de Texelse groeiplaatsen pas sinds kort en dan nog maar in zeer kleine aantallen voor; in de Smoutjesvlietlanden liggen de groeiplaatsen van beide soorten door de langgerekte kavelvorm wel op hetzelfde perceel, maar ca. 1 km uit elkaar en langs de Lek en in het Kooibosch komt *D. incarnata* maar met een beperkt aantal exemplaren voor. Waar wel sinds langere tijd de beide soorten naast elkaar voorkomen, treedt vermenging op vrij grote schaal op.

De hybriden zijn qua kenmerken intermediair, maar springen er qua grootte niet uit.

Ook hier bestaat het vermoeden, dat de hybriden niet onvruchtbaar zijn en dat derhalve *D. praetermissa* en *D. incarnata* wellicht niet als afzonderlijke soorten moeten worden opgevat. Opvallend is verder, dat de hybriden van *D. praetermissa* met *D. incarnata* sterk verschillen van die van *D. majalis* met *D. incarnata*. Dit kan als een argument worden opgevat om een veronderstelde nauwe(re) verwantschap tussen *D. majalis* en *D. praetermissa* kritisch te bezien.

5. *D. praetermissa* / *D. maculata*

Slechts op één terrein, te weten de oeverlanden van het Amstelmeer, komen beide soorten in redelijke aantallen naast elkaar voor. Hier vermengen beide soorten zich. De hybriden of tussenvormen zijn qua kenmerken intermediair en bezitten onderling relatief vrij veel variatie.

Anders dan bij zuivere hybriden tussen twee soorten ontbreekt de grotere afmeting. De tussenvormen blijken deels vruchtbaar te zijn en *D. praetermissa* en *D. maculata* kunnen derhalve niet als afzonderlijke soorten kunnen worden beschouwd.

6. *D. maculata* / *D. incarnata*

Alhoewel deze soorten op verschillende terreinen, met name in het duingebied van Texel, naast elkaar voorkomen, is hybridisatie alleen in de oeverlanden langs het Amstelmeer waargenomen. Het betreft hier zuivere, vermoedelijk onvruchtbare hybriden, die groter zijn dan de beide stamouders.

Overige hybriden

Naast de bovenbeschreven vormen, die duidelijk de sporen dragen van twee soorten, zijn er ook *Dactylorhiza*'s gevonden die zodanig afwijkend zijn dat ze niet tot een soort(-complex) dan wel een hybride tussen twee soorten gerekend kunnen worden. Enerzijds zijn dit hybriden tussen een soort en één van de bovengenoemde, vermoedelijk vruchtbare hybriden tussen twee soorten. Vermoedelijk komen voor:

D. majalis x (*D. praetermissa* x *D. maculata*) en *D. maculata* x (*D. praetermissa* x *D. incarnata*).

Anderzijds is er een tweetal vormen aangetroffen die elders in Europa als afzonderlijk taxon beschouwd worden. Het betreft hier respectievelijk *D. traunsteinerioides* en *D. purpurella*; beide taxa zijn kenmerkend voor kustgebieden in Engeland/Ierland en Engeland/Ierland/Denemarken. Mogelijk betreft het eveneens terugkruisingen van vruchtbare hybriden met hetzij een der stamouders, hetzij een andere soort.

D. traunsteinerioides werd aangetroffen in het Kooibosch en in de Muy (Texel), voor het eerst in 1981 en voor het laatst (tot nu toe) in 1985. Vermoedelijk zijn de opeenvolgende strenge winters van 1985 en 1986 debet aan het (tijdelijk) verdwijnen van dit Atlantische taxon, waarvan overigens betwist wordt of het tot een afzonderlijke

soort gerekend kan worden.

Alhoewel een zekere gelijkenis met *D. praetermissa* opvalt en de bewuste vorm wellicht hieruit is ontstaan als geografisch vicariërend type, wijkt de standplaats in de Nederlandse gebieden sterk af. Waar *D. praetermissa* het voedselrijke traject in de gradiënt prefereert, blijkt *D. traunsteinerioides* juist de voedselarme kant te kiezen met kensoorten als *C. panicea*, *Potentilla palustris*, *Cladium mariscus* (Kooibosch), *Juncus alpinoarticulatus* ssp. *atricapillus* en *Sieglingia decumbens*.

De groeiplaatsen in Nederland sluiten goed aan bij de Engels/Ierse groeiplaatsen en klimatologische factoren noch verspreidingsbarrières behoeven in beginsel, al dan niet tijdelijke, vestiging in Nederland in de weg te staan.

Dit geldt ook voor *D. purpurella*, die als zuivere soort beschouwd wordt en als geografisch vicariërende soort van *D. majalis* kan worden gezien. *D. purpurella* werd in 1986 waargenomen in de oeverlanden langs het Amstelmeer, tezamen met *D. praetermissa* en *D. incarnata*. Kenmerkende begeleidende soorten waren hier: *Oenanthe lachenalii*, *Odontites serotina*, *Carex distans* en *Juncus gerardii*. De groeiplaats kan worden omschreven als zilte kustweide en vertoont overeenkomst met de groeiplaatsen in Noord-Denemarken (Jutland). Alhoewel er een zekere gelijkenis is met *D. majalis*, verschilt de soort hiervan, doordat de bloeitijd ca. 4 weken later valt.

Discussie

Alhoewel hybridisatie bij het geslacht *Dactylorhiza* geen onbekend fenomeen was en van een aantal hybriden reeds eerder was aangetoond, dat ze deels vruchtbaar zijn, vallen er twee zaken op:

In de eerste plaats, dat hybridisatie in West-Nederland vooral plaatsvindt in gebieden waar naast een droog-nat en een rijk-arm gradiënt ook een zoet-zout gradiënt aanwezig is, dan wel in het recente verleden was.

In de tweede plaats, dat het er veel van weg heeft, dat hybridisatie sterk is toegenomen.

Voor wat betreft de rol van de zoet-zout-gradiënt is de vegetatietabel van de oeverlanden langs het Amstelmeer illustratief (pag. 28/29).

Ook in de objecten Roggesloot en Kooibosch komt een zoet-zout-gradiënt voor; in de Roggesloot o.a. met de soorten *Juncus gerardii*, *Carex distans*, *Oenanthe lachenalii*, *Glaux maritima*, *Aster tripolium* en *Plantago maritima*, terwijl in het Kooibosch *Scirpus maritimus* en *Triglochin maritimus* stille getuigen zijn van de eertijds voorkomende zilte invloeden.

De veronderstelde toename van hybridisatie kan aan een aantal factoren worden toegeschreven. In een aantal objecten heeft zich pas recent een der stamouders gevestigd dan wel uitgebreid. Dit is het geval in de Roggesloot (*D. incarnata*) en het Kooibosch (*D. maculata*). In andere objecten wordt eerst sinds een relatief korte

periode een beheer gevoerd dat vestiging van orchideeën mogelijk maakt (Amstelmeer, Zwanewater).

Verder kan van belang zijn, dat *D. praetermissa*, althans voor wat betreft Noord-Holland, een areaalsuitbreiding heeft gekend die, gezien de recente vestigingen op o.a. Texel, nog steeds doorgaat. *D. praetermissa* is meer dan *D. majalis*, die door intensivering van het grondgebruik drastisch is achteruitgegaan, geschikt om in het hybridisatieproces mee te doen, omdat de bloeitijd ervan, anders dan bij *D. majalis*, samenvalt met die van *D. maculata* en *D. incarnata*.

De belangrijkste factor is echter wellicht het gegeven, dat geen der taxa zich heeft ontwikkeld tot volledig op zichzelf staande soorten en dat het proces van soortsvorming nog volop gaande is. Binnen het complex van *Dactylorhiza*'s vormen *D. majalis* en *D. maculata* vermoedelijk de uitersten en zijn *D. praetermissa* en *D. incarnata* nauwer verwant. Globaal is de rangorde qua verwantschap als volgt: *majalis* - *incarnata* - *praetermissa* - *maculata*, op basis van de waargenomen hybridisaties en het al dan niet vruchtbaar zijn hiervan.

Aangezien de in vroeger tijden aaneengesloten arealen, althans wat *D. majalis*, *D. incarnata* en *D. maculata* betreft, nu min of meer disjunct zijn, is een verdere opsplitsing in soorten door geografische isolatie in theorie heel goed denkbaar. Of in dergelijke geïsoleerde populaties op lange termijn een voldoende grote genetische variatie aanwezig is om de specifieke vorm te kunnen laten voortbestaan, is evenwel twijfelachtig.

Duidelijk is wel, dat over *Dactylorhiza*'s het laatste woord nog niet is gezegd en dat de relaties tussen de soorten een boeiend studieonderwerp blijven.

Naschrift

Na het afsluiten van het manuscript van dit artikel is door de auteur een aantal groeiplaatsen van *Dactylorhiza*'s in het oosten van Nederland bezocht. Daarbij is gebleken, dat ook daar hybridisatie frequent voorkomt. Alhoewel het te ver voert uitputtend op deze gegevens in te gaan, kan wel gesteld worden, dat de veronderstelde invloed van een zoet-brak gradiënt achteraf bezien overschat is.

Zo bleken ook in het oosten diverse terreinen meer hybriden dan zuivere individuen te bevatten en was het voorkomen van diverse soorten hybriden naast elkaar evenmin zeldzaam. In een mogelijk vervolgartikel kunnen nieuwe gegevens verwerkt worden. De auteur stelt toezending van aanvullende informatie dan ook zeer op prijs alsmede informatie die meer licht kan werpen op de vraag of hybridisatie de laatste jaren al dan niet toeneemt.

A. de Gelder, Gruitmeesterlaan 11, 8014 CN Zwolle

Vegetatieopnamen in een brak-zoet-gradiënt (rietland in zomermaai-beheer)

soort/opname nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Plantago maritima</i>	p															
<i>Glaux maritima</i>	3	b														
<i>Aster tripolium</i>	a	a														
<i>Triglochin maritimus</i>	b	p														
<i>Carex distans</i>	p	a														
<i>Cochlearia officinalis</i>		a	p													
<i>Scirpus lacustris</i> ssp. <i>glauc.</i>	b															
<i>Carex riparia</i>			3													
<i>Scirpus maritimus</i>	b	b	2b	p	a	b	p	p								
<i>Juncus gerardii</i>	b	b		p	2a	3	p									
<i>Eleocharis palustris</i>					2m	p	p									
<i>Juncus articulatus</i>				a		p										
<i>Angelica sylvestris</i>							p		p							
<i>Epilobium</i> sp.								p	a							
<i>Mentha aquatica</i>					p	2a		b		2b						
<i>Oenanthe lachenalii</i>	a	a	p			2a	2b	a	2b	a	p	2a	b	2a	p	
<i>Holcus lanatus</i>		p				p	p	2a	p	2m	b	b	b	2a	2a	a
<i>Carex flacca</i>		p					b	p	p	a	a	p	a	a	a	a
<i>Cynosurus cristatus</i>											2m	2m	a	2a	2m	2a
<i>Anthoxanthum odoratum</i>										2m	2a	a	a	a	2a	2m
<i>Ranunculus repens</i>											p	a	a	a	a	p
<i>Cerastium holosteoides</i>											p	p	p	p	p	a
<i>Medicago lupulina</i>											p	p	p	p	p	p
<i>Lotus uliginosus</i>											p	a	b	b	p	
<i>Trifolium repens</i>					p							b	b	a	p	p
<i>Luzula campestris</i>											a	p	a	a	p	
<i>Rubus</i> cf. <i>fruticosus</i>											r		r	r		p
<i>Leontodon nudicaulis</i>											p			p		p
<i>Rhinanthus serotinus</i>											p	2a	p	b		a
<i>Carex nigra</i>												a	a	a		
<i>Trifolium pratense</i>												2a	p	p		
<i>Lychnis flos-cuculi</i>												2a	2a	a		
<i>Epipactis palustris</i>												2a	2a			
<i>Dactyloctenium aegyptium</i>													b	a		
<i>Dactyloctenium aegyptium</i> X <i>praetermissa</i>													b	a		

vervolg tabel

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
Ophioglossum vulgatum												a	p	p			
Dactylorhiza majalis													p	p			
Juncus subnudiflorus													p	p			
Vicia cracca													a	p	r	p	
Prunella vulgaris														p	p		
Dactylorhiza maculata X praetermissa														p	a		
Plantago lanceolata															b	2a	
Achillea millefolium																p	
Daucus carota																p	
Arrhenatherum elatius																p	
Linum catharticum																b	
Dactylorhiza maculata																p	
Carex otrubae					a	2b	a	2a	2a	2a	b	a	2a	2a	2a	p	a
Phragmites australis	2a	b	3	a	b	2a	a	3	2a	3	a	b	b	2a	b	2a	
Festuca arundinacea		a		a	a	b	2a	3	b	2b	a	a	a	b	b	a	
Dactylorhiza praetermissa				r	a	2a	p	a	2a	b	a	p	b	p	p	p	
Potentilla anserina		a	p	b	p		p	a		p	b	a	2a	p	p		
Festuca rubra		2a		2m	2m	2m	2m		2a	2a	2m	2m	2m	2m	2m	2m	
Poa trivialis				p		2m	2m		2m	2m	2m	2m	2m	2m	2m	2m	
Agrostis stolonifera	2b	2b	2a		p	2m	2m	2m		2m	2m						
Cardamine pratensis						a	p		p					p	p	p	
Equisetum palustre			p					p					p				
Carex serotina								p	a							a	

Tevens komen éénmaal voor:

in opname 2	Thalictrum flavum	p
" " 6	Rumex crispus	p
" " 10	Cirsium arvense	b
" " "	Calystegia sepium	p
" " "	Eupatorium cannabinum	p
" " "	Taraxacum sp.	p
" " 11	Festuca pratensis	a
" " "	Poa pratensis	p
" " 13	Sieglingia decumbens	a
" " 15	Carex extensa	p
" " 16	Elytrigia repens	p
" " "	Mysotis arvensis	r
" " "	Senecio jacobea	r