

# HET SOORTBEGRIIP BIJ ORCHIDEËN

Martin W. van den HOORN

## Samenvatting

De grondslag van de huidige taxonomie ligt in het morfologisch soortconcept. In het morfologisch of typologisch soortconcept worden soorten omschreven aan de hand van hun uiterlijke kenmerken. Het groeperen van op elkaar gelijkende organismen zegt echter weinig over hun onderlinge verwantschap. Het biologisch soortconcept beschouwt soorten als voortplantingseenheden die door soortintrinsieke kenmerken genetisch gescheiden zijn van andere soorten. Biologische soorten kunnen monotypisch zijn, en dan weinig variatie vertonen, of polytypisch zijn en dan veel variatie vertonen. Polytypische soorten zijn vaak onder te verdelen in geografische en/of ecologische vormen die geleidelijk in elkaar overgaan. Aan deze vormen kan de status van ondersoort of variëteit worden toegekend. Biologisch gezien behoren ze echter tot één soort. Het optreden van populaties die qua eigenschappen tussen de onderscheiden ondersoorten of variëteiten in staan, is een kenmerk van polytypische soorten. Dergelijke overgangsvormen dienen dan ook als zodanig te worden benoemd. Zich ongeslachtelijk voortplantende soorten kunnen alleen morfologisch worden gegroepeerd. Zij dienen echter morfologisch evenveel van elkaar te verschillen als zich geslachtelijk voortplantende soorten uit dezelfde groep dat onderling doen. De tetraploïde *Dactylorhiza*'s van hybridogene oorsprong kunnen wellicht geclusterd worden in polytypische soorten, die dan onderling aanzienlijk minder overgangsvormen en/of hybridenzwermen dienen te vertonen, dan de ondersoorten van de polytypische soorten onderling.

## Summary

Present day taxonomy is based on the morphological concept of species. In the morphological or typological concept, species are being described with regard to their external characteristics. Clustering of organisms resembling one another however does not say much about their genetic relationship. The biological concept of species regards species as reproductional entities which, by characteristics inherent to it, are genetically divided from other species. Biological species can be either monotypical, and show little variation, or polytypical, and show a lot of variation. Polytypical species often can be subdivided in geographical and/or ecological forms, showing gradual transitions. All these forms can be attributed the status of subspecies or variation. Biologically however they belong to just one species. The appearance of populations with characteristics in between those of the discerned subspecies and variations is a distinguishing feature of polytypical species. Such transition forms therefore should be identified as such. A-sexually reproducing species can only be clustered morphologically. Variations between species within different clusters, however, should be of the same order as variations within sexually reproducing groups. The tetraploid *Dactylorhiza*'s of hybrid origin possibly can be clustered in polytypical species; there should be considerably less transition forms and/or hybrid swarms between different clusters than among the subspecies within each polytypical species.

## **Zusammenfassung**

Die Grundlage der Taxonomie beruht auf dem morphologischen Artkonzept. Im morphologischen oder typologischen Artkonzept werden Spezies anhand ihrer äußerlichen Merkmale umschrieben. Das Gruppieren von einander ähnlichen Organismen besagt aber wenig über ihre tatsächliche Verwandtschaft. Das biologische Artkonzept betrachtet Spezies als Fortpflanzungseinheiten, die durch artspezifische Merkmale von anderen Arten getrennt sind. Biologische Arten können monotypisch sein, und dann wenig Variation zeigen. Polytypische Arten sind oft in geografische und/oder ökologische Formen zu unterteilen, die allmählich ineinander übergehen. An diesen Formen kann der Status einer Unterart oder Varietät gemessen werden. Biologisch betrachtet gehören sie jedoch zu einer Art. Das Auftreten von Populationen, die hinsichtlich der Merkmale zwischen den unterschiedenen Unterarten oder Varietäten stehen, ist eine Eigenart polytypischer Arten. Solche Übergangsformen sollten denn auch als solche benannt werden. Sich ungeschlechtlich fortpflanzende Arten können nur morphologisch gruppiert werden. Sie sollten sich aber morphologisch ebenso sehr voneinander unterscheiden wie sich geschlechtlich fortpflanzende Arten in der gleichen Gruppe das untereinander tun. Die tetraploiden *Dactylorhiza*-Arten hybridogenen Ursprungs können vielleicht in polytypische Arten zusammengefasst werden, die dann untereinander bedeutend weniger Übergangsformen und/oder Hybridschwärme zeigen sollten als die Unterarten der polytypischen Arten.

## **Inleiding**

In de biologie wordt de term soort voor drie verschillende begrippen gebruikt. Ten eerste is er de soort als theoretisch concept zoals ze binnen de evolutiebiologie wordt gebruikt voor zich seksueel reproducerende organismen. Ten tweede is er de soort als categorie; deze geldt als niveau in de taxonomische hiërarchie. Dit wordt toegepast op alle organismen. Ten derde is er de soort als taxon. De soort als taxon is de praktische toepassing van de taxonomie, waarbij soorten aan de hand van arbitraire kenmerken worden herkend (Bock, 2004). Het zal duidelijk zijn dat de drie bovenstaande begrippen zeer nauw aan elkaar gerelateerd zijn en idealiter beschrijven ze hetzelfde. Omdat alle biologen die praktisch onderzoek aan organismen doen, gebonden zijn aan de soort als taxon, wordt in de dagelijkse praktijk een dergelijk onderscheid vrijwel niet gemaakt. Voor een goed begrip van de discussie rond het soortbegrip bij orchideeën is het echter wel belangrijk om de drie verschillende categorieën in het achterhoofd te houden.

De laatste twee eeuwen is er minstens een dozijn aan soortconcepten beschreven (Moore et al., 1998), maar geen van deze soortconcepten is toepasbaar op alle soorten. Er is onder de biologen geen consensus over welk soortconcept algemeen gebruikt zou moeten worden (Bock, 2004). De twee meest gebruikte soortconcepten zijn het morfologisch en het biologisch soortconcept. Beide concepten worden veelvuldig toegepast op orchideeën en zullen in dit artikel worden besproken.

## **Het morfologisch soortconcept**

De Zweedse arts en bioloog Carolus Linnaeus (Carl von Linné, 1701-1778) wordt beschouwd als de grondlegger van de moderne taxonomie; hij maakte gebruik van het morfo-

logisch soortconcept. Het morfologisch soortconcept beschouwt soorten als de kleinste groepen van organismen die consequent van elkaar kunnen worden onderscheiden aan de hand van hun uiterlijke kenmerken (Moore et al., 1998). Omdat individuen van organismen met behulp van deze benadering worden ingedeeld in typen, is de term typologisch soortconcept eigenlijk een betere benaming (Bock, 2004; Mayr, 1963). Aangezien de term typologisch soortconcept weinig wordt gebruikt, wordt in dit artikel de term morfologisch soortconcept gebruikt.

Vanwege de relatief eenvoudige toepasbaarheid van het morfologisch soortconcept is dit het meest gebruikte soortconcept. Alle beschreven soorten in bijvoorbeeld de Heukels' Flora van Nederland zijn morfologische soorten. Om te waarborgen dat twee soorten consequent van elkaar kunnen worden onderscheiden neemt deze flora als criterium dat een soort door minimaal twee onafhankelijke en constante kenmerken van een andere soort gescheiden dient te zijn (Kornet et al. 1996).

Een op morfologie gebaseerde indeling heeft naast de relatief eenvoudige toepasbaarheid ook als voordeel dat ze toepasbaar is op zowel zich geslachtelijk voortplantende organismen als op veel zich ongeslachtelijk voortplantende organismen en fossielen. Het morfologisch soortconcept doet echter geen uitspraak over onderlinge verwantschap van individuen. Het plaatst slechts op elkaar gelijkende individuen in één groep. Naast de mogelijkheid dat niet verwante individuen tot één soort worden gerekend, is het in het verleden ook herhaaldelijk voorgekomen dat verwante individuen tot twee soorten werden gerekend. Linnaeus bijvoorbeeld beschreef vanwege het sterk verschillende uiterlijk van het mannetje en vrouwtje van de Wilde eend de beide seksen als twee verschillende soorten.

### Het biologisch soortconcept

Ernst Mayr (1904-2005) introduceerde in 1942 het biologisch soortconcept (Mayr, 1942). Tijdens zijn reis langs de Solomoneilanden en Nieuw-Guinea werd hij geconfronteerd met de uiterlijke verschillen tussen geografisch geïsoleerde vogelpopulaties. Hij kwam tot de conclusie dat geografische isolatie van deelpopulaties de aanzet is tot vorming van nieuwe soorten. Om objectief vast te kunnen stellen wanneer er een nieuwe soort was ontstaan, definieerde hij een soort aan de hand van de reproductiebiologie. Sinds 1942 zijn er meerdere definities van het biologisch soortconcept gepubliceerd en een populaire definitie is de volgende: *"Een soort is een populatie of een groep van populaties wier leden in de natuur de potentie hebben om zich onderling te kruisen om zo gezonde vruchtbare nakomelingen te krijgen. Ze kunnen dit niet met leden van een andere soort."* (Campbell, 1998). Een soort is dus de grootste eenheid van populaties waarbinnen uitwisseling van genetisch materiaal mogelijk is en is genetisch geïsoleerd van andere populaties. Omdat het biologisch soortconcept gebruik maakt van de reproductiebiologie, is dit niet toepasbaar op ongeslachtelijk voortplantende organismen en fossielen.

### Genetische isolatie houdt twee soorten gescheiden

Volgens het biologisch soortconcept zijn twee soorten door soortintrinsieke kenmerken in de natuur genetisch van elkaar geïsoleerd (Bock 2004; Mayr, 1963). Het is hierbij belangrijk om op te merken dat geografische isolatie, zoals soms abusievelijk wordt opgevoerd (zie bijvoorbeeld Reinhard et al., 1991, pagina 281), geen soortintrinsiek kenmerk is en dus niet

kan worden aangewend om twee geografisch gescheiden populaties als twee verschillende soorten te zien (Mayr, 1963). De soortintrinsicke kenmerken die zorgen voor genetische isolatie kunnen worden verdeeld in pre- en postzygotische barrières. Prezygotische barrières voorkomen bevruchting en postzygotische barrières voorkomen effectieve voortplanting van de ontstane hybriden. We kunnen de volgende barrières onderscheiden:

#### Prezygotisch (aangepast naar Reinhard et. al.):

- ecologische isolatie (*Listera ovata* en *L. cordata* hebben elk een ander habitat)
- ethologische isolatie (*Ophrys insectifera* en *O. araneola* hebben beiden een andere bestuiver)
- bloeitijdisolatie (*Orchis morio* bloeit begin mei en *Anacamptis pyramidalis* begin juni)
- morfologische isolatie (*Nigritella* en *Gymnadenia* hebben elk een heel andere bloem-morfologie)
- kruisingssteriliteit (verschillende chromosoomaantallen tussen de beide oudersoorten, zoals bijvoorbeeld *Orchis laxiflora* en *Dactylorhiza majalis*, of andere, vaak biochemische, eigenschappen die bevruchting voorkomen)

#### Postzygotisch

- gereduceerde vitaliteit van hybriden
- gereduceerde fertiliteit van hybriden
- gereduceerde vitaliteit of fertiliteit van nakomelingen van hybriden

Enige overlap in habitat, bloeitijd en bestuiver blijft vaak mogelijk en ook tussen verwante soorten met een totaal andere bloemmorfologie, zoals *Gymnadenia* en *Nigritella*, worden frequent hybriden aangetroffen. Op het eerste gezicht lijken de meeste prezygotische barrières vrij zwak en de verleiding zou kunnen bestaan om dan alleen kruisingssteriliteit als effectieve barrière te beschouwen. Dit zou echter de effectiviteit van de overige barrières te kort doen. Mayr geeft als voorbeeld uit de dierenwereld de Wilde eend (*Anas platyrhynchos*) en de Pijlstaart (*Anas acuta*). In gevangenschap kruisen beide soorten met elkaar en produceren dan volkomen gezonde en vruchtbare nakomelingen. Zelfs bij de nakomelingen van deze hybriden en bij de terugkruisingen met de ouders is geen enkele reductie in fertiliteit of vitaliteit waar te nemen. De totale populatiegrootte van beide soorten werd in 1963 geschat op minstens 100 miljoen individuen en het aantal kruisingen één op de paar duizend. Dit terwijl de beide soorten op het noordelijk halfrond gezamenlijk in de zelfde habitat foerageren en nestelen (Mayr, 1963).

#### **Toepassing van beide concepten**

Over het algemeen wordt het biologisch soortconcept gebruikt als uitgangspunt om soorten te definiëren. Om soorten in het veld te kunnen herkennen worden morfologische kenmerken gebruikt. Problemen doen zich voor wanneer er:

- meerdere duidelijk verschillende morfologische (vaak geografisch geclusterde) groepen zijn met overgangspopulaties en/of veel vruchtbare hybriden (polytypische soorten)
- meerdere morfologisch moeilijk uit elkaar te halen groepen bestaan die genetisch zijn geïsoleerd ('sibling species')

Orchideeën zijn uiterlijk vaak heel variabel en dit heeft geleid tot het opsplitsen van orchideeën in veel morfologische “soorten”. Zelden is er onderzocht in hoeverre de nieuw beschreven soorten nu daadwerkelijk genetisch van elkaar geïsoleerd zijn. Anderzijds worden morfologisch moeilijk uit elkaar te houden taxa beschreven aan de hand van vermeende isolerende barrières die óf niet soortintrinsic zijn, óf waarvan het maar zeer de vraag is of deze barrières wel voor voldoende (nagenoeg 100%) isolatie zorgen.

### Morfologische variatie

De uiterlijke verschijning van een plant wordt door meerdere factoren beïnvloed. Ten eerste zijn er de erfelijke eigenschappen die bepalen welke mate van variatie een plant kan vertonen. Daarnaast zijn er de omgevingvariabelen, zoals zuurgraad, voedselrijkdom, (fysiologische) droogte, temperatuur en dergelijke, die hierop inwerken; en deze bepalen samen met ouderdom en vitaliteit het uiterlijk van de plant. De invloed van omgevingsvariabelen is vaak goed te zien wanneer planten aan extreme omstandigheden worden blootgesteld. Vaak zijn planten in de duinen of hoog in de bergen veel meer gedrongen dan elders. Wanneer planten uit dergelijke extreme milieus worden overgeplant naar minder extreme omstandigheden, verliezen ze vaak voor een deel de typische kenmerken die ze wel hebben in de extreme milieus. Zie voor voorbeelden Landwehr (Landwehr, 1997, pagina 84) en Van den Bussche (Van den Bussche, 2004). Een duidelijk voorbeeld van het effect van ouderdom en vitaliteit op de uiterlijke verschijningsvorm van *Orchis simia* geeft Willems in zijn bijdrage voor Eurorchis 1992 (Willems, 1992).

### Erfelijke eigenschappen

Elk organisme bevat in zijn cellen chromosomen die bestaan uit DNA. Dit DNA bevat de erfelijke eigenschappen van een organisme. Het DNA van een organisme is onder te verdelen in kleinere eenheden die we genen noemen. Een gen is verantwoordelijk voor een kenmerk of een deel van een kenmerk van een organisme. Van een groot deel van de genen bestaan verschillende varianten. Zo is het aannemelijk dat *Dactylorhiza sambucina* van het gen dat zorgt voor het kenmerk kleur twee varianten heeft, een gele en een rode.

Vaak is het onduidelijk welk(e) gen(en) verantwoordelijk is/zijn voor een bepaalde eigenschap. Over het algemeen kan worden aangenomen dat kwalitatieve kenmerken, zoals bloemkleur, worden beïnvloed door één gen of slechts enkele genen en dat kwantitatieve kenmerken, zoals lengte, worden beïnvloed door meerdere genen. Ook kan het zijn dat één bepaald gen in de ontwikkeling van een organisme een schakelfunctie heeft en dat het al dan niet aanwezig zijn van dat gen de ontwikkeling van de plant in een bepaalde richting stuurt. Op deze wijze kan een enkele mutatie verantwoordelijk zijn voor een heel andere verschijningsvorm.

### Genetische variatie

Zelfs binnen een grote ruimtelijk aaneengesloten populatie zich geslachtelijk voortplantende organismen, zoals bijvoorbeeld *Orchis morio* in de polder Waal en Burg op Texel, zijn geen twee individuen aan elkaar gelijk. Omdat we mogen aannemen dat op een dergelijke locatie de invloed van omgevingsvariabelen voor elk individu vrijwel gelijk is en we waarschijnlijk

veel planten van dezelfde leeftijd kunnen aantreffen, lijkt de waargenomen variatie genetisch bepaald. Als elk individu, ondanks intensieve uitwisseling van genetisch materiaal door geslachtelijke voortplanting, binnen een populatie genetisch verschilt van de andere individuen, dan is het aannemelijk dat genetische verschillen met individuen van andere populaties nog groter zijn.

### Ruimtelijke variatie

Behalve dat twee ruimtelijk gescheiden populaties van één soort elk een andere genetische samenstelling hebben, verschillen ook de omgevingsvariabelen per populatie. Hierdoor ondervinden beide populaties een andere selectiedruk en worden er per populatie planten met een andere genetische samenstelling bevoordeeld. Hierdoor zal de genetische samenstelling van de beide populaties nog meer gaan verschillen. Incidentele uitwisseling van genetisch materiaal tussen de populaties zorgt er echter voor dat de populaties genetisch weer meer op elkaar gaan lijken.

Als we er van uitgaan dat twee populaties van één soort enigszins verschillend zijn, dan is het niet verwonderlijk dat als we van populatie naar populatie gaan, er vaak een geleidelijke verandering in eigenschappen is te bespeuren. Langs een geografische gradiënt of een gradiënt van milieufactoren (zoals hoogteverschillen, vochtgehalte en dergelijke) kan een soort dan geleidelijk veranderen. Een dergelijke variatie noemen we clinale variatie. Een duidelijk voorbeeld is de gradiënt in uiterlijke verschijningsvormen die kan worden waargenomen bij planten die zowel op berghellingen als in het laagland groeien. Maar ook een geleidelijke verandering in bloeitijd gaande van het noorden naar het zuiden is een voorbeeld van clinale variatie. Een duidelijk voorbeeld van clinale variatie bij orchideeën geeft Landwehr bij de beschrijving van *Orchis morio* subsp. *picta*: "In het algemeen kan men zeggen dat *O. morio* naar het zuiden steeds slanker wordt en steeds meer het *picta*-type aanneemt." (Landwehr, 1977).

Niet alle soorten hebben een vergelijkbare mate van variabiliteit. *Orchis simia* bijvoorbeeld heeft een groot verspreidingsgebied en vertoont daarbinnen geen noemenswaardige morfologische variatie. Een dergelijke soort noemen we een monotypische soort. *Orchis mascula* daarentegen vertoont binnen hetzelfde verspreidingsgebied een enorme variatie en noemen we een polytypische soort. Bij een polytypische soort is de variatie vaak geografisch of ecologisch geclusterd.

### Polytypische soorten, ondersoorten en variëteiten

Omdat polytypische soorten morfologisch vaak kunnen worden onderverdeeld in geografische en/of ecologische vormen, en omdat vaak de behoefte bestaat om regelmatig optredende afwijkingen ten opzichte van de "typische vorm" te benoemen, zijn in de taxonomie onder de categorie soort meerdere onderverdelingen gemaakt. Voor geografische en ecologische vormen wordt vaak de categorie ondersoort gebruikt. Ondersoorten (behalve de nominaatvorm) wijken af van de typische vorm en hebben een eigen geografische verspreiding of een specifieke eigen habitat. Waar de verspreidingsgebieden van twee ondersoorten elkaar raken of overlappen, worden vaak populaties gevonden met intermediaire kenmerken. Individuen uit deze overgangspopulaties kunnen dus niet worden ingedeeld in één bepaalde ondersoort. Het optreden van dergelijke overgangspopulaties is een karakteristiek kenmerk

van een polytypische soort. In de al eerder aangehaalde beschrijving van *Orchis morio* subsp *picta* geeft Landwehr hier een duidelijk voorbeeld van: "In het mediterrane gebied is de ssp. *picta* de meest voorkomende vorm hoewel de ssp. *morio* daar ook voorkomt... In Zuid-Frankrijk en in Noord-Joegoslavië is het ... vaak moeilijk om uit te maken met welke vorm men te doen heeft. Er zijn beslist tussenvormen waar men niet goed raad mee weet." (Landwehr 1977).

Overgangspopulaties tussen ondersoorten zijn over het algemeen geen hybridenzwermen (populaties van hybriden), maar geleidelijke overgangen van de ene naar de andere vorm. Het heeft geen enkele zin om overgangsvormen toe te delen aan één van de beide ondersoorten. Dergelijke vormen moeten naar mijn mening gewoon benoemd worden als tussenvorm. In het voorbeeld van tussenvormen tussen *O. morio* subsp *morio* en *O. morio* subsp *picta* kunnen we de tussenvormen benoemen als *Orchis morio* subsp *morio/picta*.

Het optreden van overgangspopulaties geeft ons een objectieve maatstaf om te bepalen of twee (vaak aan de hand van morfologische criteria beschreven) monotypische soorten niet in werkelijkheid behoren tot één polytypische soort. Op eilanden ontbreken vaak dergelijke overgangspopulaties en hier is een objectieve beoordeling dus niet mogelijk. Als vuistregel kan worden gehanteerd dat soorten op eilanden morfologisch minimaal evenveel moeten afwijken van de continentale vorm als dat andere geldige continentale soorten uit de zelfde groep dat doen. Is de afwijking minder, dan krijgt de eilandvorm de status van ondersoort.

Wanneer de ondersoorten morfologisch maar heel weinig van elkaar verschillen, kunnen ze eventueel ook de lagere rang van variëteit krijgen. De keuze tussen ondersoort en variëteit is dan vrij arbitrair en hangt grotendeels af van de inzichten en persoonlijke opvattingen van de taxonoom. Zo beschouwen zowel Landwehr als Kreutz de donkerrode alpine vorm "*tanayensis*" van *Anacamptis pyramidalis* als variëteit, maar de kleinere, lichter gekleurde en eerder bloeiende vorm van Malta ("*urvilleana*") beschouwt Landwehr als ondersoort en Kreutz als variëteit (Landwehr 1977; Kreutz 2004).

De term variëteit wordt ook gebruikt voor niet geografisch of ecologisch geclusterde variatie en betreft dan het herhaald optreden van opvallende verschijningsvormen die duidelijk afwijken van de rest van de populatie. Goede voorbeelden hiervan zijn de beschreven variëteiten van *Ophrys apifera*.

## Sibling species

Naast het verschijnsel van polytypische soorten kennen we ook het verschijnsel van sibling species. Sibling species zijn soorten die morfologisch moeilijk van elkaar te onderscheiden zijn. Aangezien het waarschijnlijk is dat veel tot nu toe (vaak puur morfologisch) beschreven orchideeënsoorten in werkelijkheid polytypisch zijn, is het maar de vraag of dit verschijnsel echt veelvuldig voorkomt bij Europese orchideeën. Een goede kandidaat zou de soortcombinatie *Dactylorhiza maculata/fuchsii* zijn. Individuen van deze twee soorten zijn vaak zeer goed van elkaar te onderscheiden, maar er bestaan ook planten met intermediaire kenmerken. *D. fuchsii* heeft net als de meeste zich geslachtelijk voortplantende organismen van elk chromosoom twee exemplaren. Dergelijke organismen noemen we diploïd. *D. maculata* heeft van elk chromosoom vier exemplaren en noemen we tetraploïd. Aangezien organismen met verschillende chromosoomaantallen niet in staat zijn tot het produceren van vruchtbare nakomelingen kunnen we er zeker van zijn dat de beide soorten genetisch gescheiden zijn. Nu is het zo dat er ook tetraploïde vormen van *D. fuchsii* bestaan (Gölz et

al., 1997). Deze tetraploïde vormen zijn genetisch geïsoleerd van de diploïde *D. fuchsii* maar zeer waarschijnlijk niet van *D. maculata*. Deze tetraploïde vormen zouden dan moeten worden opgevat als een ondersoort van *D. maculata*. Dat *D. maculata* subsp. *fuchsii* en *D. fuchsii* morfologisch niet van elkaar te onderscheiden zijn, is voor de veldbioloog uiteraard frustrerend, maar doet wel recht aan een meer wetenschappelijke benadering.

Een ander genus met op het eerste gezicht meerdere sibling species is het geslacht *Nigritella*. Van dit montane geslacht zijn vele lastig te onderscheiden vormen beschreven. Uitgaande van de soorten die Kreutz in 1996 in zijn artikel noemt, is het genus te verdelen in vier groepen: zich geslachtelijk en ongeslachtelijk voortplantende soorten, verdeeld over roodbruin/zwart en licht(roze)/donderrood bloeiende taxa (Kreutz, 1996). Wanneer we de zich geslachtelijk voortplantende soorten beschouwen, valt het op dat er geen hybriden bekend zijn tussen de beide kleurgroepen (Kreutz, 1996). Deze twee groepen zijn kennelijk genetisch goed van elkaar gescheiden. Aangezien *Nigritella*-taxa wel veelvuldig hybridiseren met de er totaal anders uitziende *Gymnadenia*-taxa, is het echter niet uitgesloten dat de beide kleurgroepen toch hybridiseren. Daarom verdient het aanbeveling om ter controle kunstmatig kruisingen te maken tussen de soorten van de beide kleurvormen om te bezien of eventuele hybriden niet heel sterk op één van beide ouders lijken en dus tot nu toe niet als zodanig zijn herkend.

Binnen de roodbruine taxa vinden we *N. rhellicani* en *N. gabasiana*. Deze sterk op elkaar lijkende soorten hebben een gescheiden areaal, maar het is niet aangetoond dat de beide soorten niet potentieel in staat zijn tot het produceren van vruchtbare nakomelingen. Een vergelijkbare soortencombinatie vinden we binnen de roze/roodbloeiende taxa. Kreutz meldt dat de zich geslachtelijk voortplantende soorten *N. corneliana* en *N. lithopolitanica* zeer sterk op elkaar lijken. Ook hier is potentiële genetische uitwisseling niet uitgesloten. Ook genetische uitwisseling met *N. carpatica* is niet uitgesloten. Binnen het geslacht *Nigritella* kunnen dus wellicht vier tot vijf ogenschijnlijke sibling species worden ondergebracht in twee polytypische soorten. Een groter probleem hebben we bij de soortencombinatie *N. nigra* en *N. rhellicani*. Deze soorten verschillen in het aantal chromosomen en *N. nigra* plant zich ongeslachtelijk voort. Deze twee soorten zijn niet zonder hulpmiddelen te onderscheiden, maar zijn wel duidelijk genetisch van elkaar geïsoleerd en dus echte sibling species.

### Ongeslachtelijke voortplanting

Was bij zich geslachtelijk voortplantende soorten het chromosoomaantal belangrijk, bij zich ongeslachtelijk voortplantende soorten kan dit worden opgevat als extra variatie en is het geen reden om soorten op te splitsen. Omdat de grenzen tussen soorten bij zich niet geslachtelijk voortplantende organismen niet objectief vast te stellen zijn, kunnen we als vuistregel hanteren dat de onderlinge verschillen tussen zich ongeslachtelijk voortplantende soorten vergelijkbaar moeten zijn met de verschillen tussen zich geslachtelijk voortplantende soorten binnen een verwante groep. Met andere woorden, de morfologische verschillen tussen zich ongeslachtelijk voortplantende *Nigritella*'s moeten in dezelfde orde van grootte liggen als tussen *N. rhellicani/gabasiana* en *N. corneliana/lithopolitanica/carpatica*. Alle zich ongeslachtelijk voortplantende donkerrode vormen kunnen dan waarschijnlijk onder *N. nigra* worden gevoegd. Waarschijnlijk kunnen dan ook de roze *N. stiriaca* en *N. widderi* worden samengevoegd. De roodbloeiende soorten kunnen vanwege de kenmerkende habitus van *N. archiducis-joannis* gescheiden blijven.

Deze oppervlakkige analyse van het geslacht *Nigritella* (waar veel op af te dingen valt), reduceert het aantal van tien monotypische sterk op elkaar gelijkende soorten naar zes grotendeels polytypische soorten, met waarschijnlijk alleen determinatieproblemen tussen de zich ongeslachtelijk en geslachtelijk voortplantende kleurparen.

### Hybridogene oorsprong

Over het algemeen ontstaan nieuwe soorten doordat een deel van een populatie van een soort door geografische of ecologische barrières tijdelijk genetisch geïsoleerd wordt van de rest van de populatie. Gedurende de periode van tijdelijke genetische isolatie ontwikkelen de beide populaties zich onafhankelijk van elkaar en kunnen dan eigenschappen verwerven die bij een hernieuwd contact van de beide populaties effectieve genetische uitwisseling voorkomen. Er zijn dan twee soorten ontstaan. Wanneer er geen volledige genetische barrière ontstaan is, kunnen óf de beide populaties weer in elkaar op gaan óf door een zone met intermediaire kenmerken van elkaar gescheiden blijven. In het tweede geval spreken we van ondersoorten.

Een aantal orchideeënsoorten is echter van hybridogene oorsprong. Zo is overduidelijk aangetoond dat een groot deel van de tetraploïde *Dactylorhiza*'s zijn oorsprong vindt in een kruising tussen *D. fuchsii* en *D. incarnata* (Hedrn, 1996). Vanwege de verschillende chromosoomsamenstellingen van deze beide oudersoorten zijn de hybriden onvruchtbaar. Wanneer een dergelijke hybride in staat blijkt om zijn aantal chromosomen te verdubbelen, is zij echter wel vruchtbaar en kan zich voortplanten. Het lijkt aannemelijk dat een dergelijk fertiel kruisingsproduct in het verleden meerdere malen is ontstaan en zo de oorsprong vormt van een complex van nauw verwante, onderling fertiele soorten, die morfologisch soms naadloos in elkaar overgaan. Vanwege de onderlinge fertiliteit en het voorkomen van talloze overgangsvormen is het verdedigbaar om al deze tetraploïde vormen op te vatten als ondersoorten van één polytypische soort. Een nadeel van een dergelijke benadering is echter dat soorten met verschillende ontstaansmomenten en vaak totaal verschillende ecologische eisen op één hoop gegooid worden (Kreutz et al., 2000). Dit terwijl er binnen de tetraploïde *Dactylorhiza*'s van hybridogene oorsprong wel degelijk soortencombinaties te maken zijn die onderling sterk op elkaar lijken en verschillen van andere dergelijke combinaties. De meest pragmatische oplossing lijkt mij om sterk op elkaar lijkende soorten en soorten met veel tussenvormen samen te voegen tot één polytypische soort, die dan idealiter ook één ontstaansmoment zou moeten hebben gehad. Dergelijke nieuw gevormde polytypische soorten zullen onderling nog steeds fertiele hybridezwermen en/of overgangspopulaties kunnen vormen, maar de frequentie en kwantiteit van hybridisatie of het optreden van overgangspopulaties tussen de nieuw gevormde soorten moet wel aanzienlijk lager liggen dan tussen de ondersoorten van de soorten zelf. Vanwege de sterke onderlinge fertiliteit van alle tetraploïde *Dactylorhiza*'s is het echter onmogelijk om voor deze problematiek een geheel sluitende oplossing te vinden.

### Conclusie en aanbevelingen

- Een soort is, zoals in het bovenstaande is betoogd, de grootste eenheid van populaties waarbinnen uitwisseling van genetisch materiaal mogelijk is, en die door soortintrinsieke kenmerken genetisch geïsoleerd is van andere populaties.

- Binnen deze eenheid is veel variatie mogelijk en deze dient beschreven te worden op een lager taxonomisch niveau, bijvoorbeeld als ondersoort of variëteit.
- Vormen waarvan de status onduidelijk is dienen, zolang een effectieve genetische isolatie door soortintrinsicheide eigenschappen niet is aangetoond, morfologisch evenveel te verschillen van de meest verwante vorm als echte soorten uit dezelfde groep dat doen.
- Eenzelfde criterium kan worden toegepast op zich ongeslachtelijk voortplantende soorten. Ook zij dienen morfologisch evenveel van elkaar te verschillen als zich geslachtelijk voortplantende soorten uit dezelfde groep dat doen.
- De tetraploide *Dactylorhiza*'s van hybridogene oorsprong kunnen wellicht geclusterd worden in polytypische soorten. Deze polytypische soorten dienen dan onderling aanzienlijk minder overgangsvormen en/of hybridenzwermen te vertonen dan de ondersoorten die onder één polytypische soort vallen doen. Idealiter hebben deze polytypische soorten één onstaansmoment.
- Het verdient de aanbeveling om als werkgroep een lijst met criteria te maken waaraan soorten, ondersoorten en variëteiten dienen te voldoen.
- Elk nieuw beschreven taxon kan met behulp van deze criteria worden getoetst en kan, indien dit nodig is, in de eerstvolgende *Eurorchis* opnieuw beschreven worden op het juiste taxonomische niveau.

## Literatuur

- Bock, W. J., 2004. Species: the concept, category and taxon.- *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 42: 178-190, Berlin
- Bussche, W., Van den., 2004. Enige aantekeningen betreffende de taxonomische status van *Epipactis helleborine* "neerlandica", *Eurorchis* 16: 75-88. KNNV, Utrecht.
- Campbell, N.A., Reece, J.B. & Mitchell, 1999. *Biology* 5<sup>th</sup> ed. Benjamin/Cummings Addison Wesley Longman, Inc. Menlo Park.
- Gölz, P. & Reinhard, H.R., 1997. Über die Gattung *Dactylorhiza* – Neue Erkenntnisse und neue Fragen. *Journ. Eur. Orch.* 29 (4): 585-640.
- Hedré, M., 1996. Genetic differentiation, polyploidization and hybridization in northern European *Dactylorhiza* (Orchidaceae): evidence from allozyme markers. *Pl. Syst. Evol.* 201(1-4): 31-55
- Kornet, J.D., Geesink, R. & Weeda, E.J., 1996. Over systematiek en de flora van Nederland. In: Heukels' Flora van Nederland. p 9-13 22<sup>e</sup> druk. Wolters-Noordhoff Groningen.
- Kreutz, C.A.J., 1996. Het geslacht *Nigritella* in Europa. *Eurorchis* 8: 75-88. KNNV Utrecht.
- Kreutz, C.A.J. & Dekker, H., 2000. De orchideeën van Nederland. B.J. Seckel en C.A.J. Kreutz Landgraaf.
- Kreutz, C.A.J., 2004. *Kompedium der Europäischen Orchideen*. Kreutz Publishers, Landgraaf.
- Landwehr, J., 1977. Wilde orchideeën van Europa. Deel I en II. Natuurmonumenten, 's Graveland.
- Mayr, E., 1942. *Systematics and the origin of species, from the viewpoint of a zoologist*. Columbia University Press New York.
- Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution*. Harvard University Press Cambridge.

- Moore, R., Clark, D.W., Vodopich, D.S. 1998. Botany 2/e. 919 pp. WCB/McGraw-Hill Companies, Inc. Boston.
- Reinhard, H. R., Gölz, P., Peter, R. & Wildermuth, H., 1991. Die Orchideen der Schweiz und angrenzender Gebiete. 348 pp. Fotorotar AG, Egg.
- Willems, J.H., 1992 Bottle-necks in establishment and survival of small populations of orchids in Western Europe. In: Eurorchis 92. Proceedings International Symposium on European Orchids, Nijmegen, The Netherlands. KNNV Utrecht. p. 72-82.

M. W. van den Hoorn  
Alterra, Centrum Ecosystemen  
Postbus 47  
6700 AA Wageningen

