

Spoorzoeken in de Orchideeën: naamsveranderingen als consequenties van modern systematisch onderzoek

Pieter (P.B.) Pelser (Nationaal Herbarium Nederland / Leiden branch, Postbus 9514, 2300 RA Leiden; e-mail: pelsers@nhn.leidenuniv.nl)

Tracking evolutionary relationships in Orchids: name changes as a consequence of modern systematic research

Recent studies on evolutionary relationships between the species of *Orchis* s.l. and *Dactylorhiza* (Orchidaceae) using molecular techniques reveal that the systematic classification of these groups needs revising. The new classification involves changes in the circumscription of, for example, *Aceras*, *Anacamptis*, *Coeloglossum*, *Dactylorhiza*, and *Orchis*. The importance of the use of multiple independent lines of evidence in the evaluation of phylogenetic relationships is emphasised. For floras, the consequences of adopting classifications that are not (exclusively) based on morphological characters are discussed.

Orchideeën zijn planten die tot de verbeelding van veel mensen spreken. De bloemen van orchideeën hebben zich op wonderbaarlijke en soms zelfs op bizarre wijze aangepast aan hun bestuivers. Sommige soorten (bijvoorbeeld soorten van het geslacht *Ophrys*; onder andere de Bijenorchis) bootsen met hun bloemen vrouwelijke insecten na en lokken op die manier mannelijke insecten naar zich toe. Andere orchideeën hebben geurige, opvallend gekleurde bloemen die een beloning in de vorm van nectar doen vermoeden. Die nectar bevindt zich veelal in een zakvormige uitstulping van de lip: de zogenaamde spoor. Enkele van deze soorten (bijvoorbeeld *Orchis*-soorten) produceren echter helemaal geen nectar en de bestuiver komt dus bedrogen uit.

Niet alleen insecten, maar ook biologen worden door orchideeënbloemen misleid. Bij de naamgeving en classificatie van orchideeën speelden bloemkenmerken in het verleden vaak een hoofdrol. Uit modern systematisch onderzoek met behulp van moleculaire kenmerken zoals DNA-sequencing^{1 2 3} blijkt echter dat de evolutionaire verwantschappen tussen orchideeënsoorten soms anders zijn dan de bloemen doen vermoeden. Dit is vooral het geval in het geslacht *Orchis*, maar ook in enkele andere in Nederland voorkomende geslachten, zoals bijvoorbeeld *Dactylorhiza* (Handekenskruid). De nieuwe inzichten in de verwantschappen van orchideeën maken het noodzakelijk dat de classificatie van deze groep herzien en aangepast wordt.⁴

De Europese vertegenwoordigers van het ongeveer 35 soorten tellende geslacht *Orchis* kunnen aan de hand van nieuwe gegevens over de verwantschappen binnen de orchideeën ingedeeld worden in drie groepen^{1 2} (*Orchis* sensu lato; Tabel 1). Deze groepen blijken elk meer verwant te zijn aan andere orchideeëngeslachten dan aan elkaar. *Orchis* is in zijn traditionele omschrijving dus geen natuurlijke eenheid: slechts één van de drie groepen mag volgens de regels van de botanische naamgeving de naam *Orchis* dragen. Dit recht is voorbehouden aan de groep die de 'naamgever' van het geslacht omvat: de soort die als eerste aan het geslacht *Orchis* is toebedeeld. Dit is *Orchis militaris* (Soldaatje). Andere Nederlandse vertegen-

woordigers van deze *Orchis* sensu stricto-groep zijn *O. mascula* (Mannetjesorchis), *O. simia* (Aapjesorchis) en *O. purpurea* (Purperorchis). In tegenstelling tot eerdere classificaties behoort *Aceras anthropophorum* (Poppenorchis) ook tot de *Orchis* sensu stricto-groep. Moleculaire en karyologische (chromosoom) gegevens tonen namelijk aan dat *A. anthropophorum* nauw verwant is aan de zogenaamde antropomorfe soorten uit *Orchis* s. str. (met onder andere *O. militaris*, *O. purpurea* en *O. simia*). De lip van de bloem van deze soorten heeft enkele, relatief smalle lobben en lijkt daardoor op een poppetje. Ondanks de uiterlijke overeenkomsten werd *A. anthropophorum* vanwege het ontbreken van een spoor traditioneel in een apart geslacht geplaatst. *Aceras anthropophorum* hybridiseert regelmatig met de overige soorten van de antropomorfe groep.^{2,5} Dit is een andere aanwijzing dat *A. anthropophorum* nauw verwant is aan deze planten. Om de classificatie van *Orchis* s.l. in overeenstemming te brengen met de nieuwe inzichten in de verwantschappen tussen de soorten van deze groep zal de wetenschappelijke naam van de Poppenorchis dus in *Orchis anthropophora* veranderd moeten worden (Tabel 1).

Tabel 1. Indeling en naamgeving van de Nederlandse vertegenwoordigers van *Orchis* s.l. volgens Pridgeon et al.¹ en Bateman et al.²

Traditionele naam	Naam in nieuwe classificatie
Groep 1. <i>Orchis</i> s. str.	
<i>Orchis mascula</i>	<i>Orchis mascula</i>
<i>Orchis militaris</i>	<i>Orchis militaris</i>
<i>Orchis purpurea</i>	<i>Orchis purpurea</i>
<i>Orchis simia</i>	<i>Orchis simia</i>
<i>Aceras anthropophorum</i>	<i>Orchis anthropophora</i> (L.) All.
Groep 2. <i>Anacamptis</i>	
<i>Orchis morio</i>	<i>Anacamptis morio</i> (L.) R.M. Bateman, Pridgeon & M.W. Chase
<i>Orchis coriophora</i>	<i>Anacamptis coriophora</i> (L.) R.M. Bateman, Pridgeon & M.W. Chase
<i>Anacamptis pyramidalis</i>	<i>Anacamptis pyramidalis</i>
Groep 3. <i>Neotinea</i>	
<i>Orchis ustulata</i>	<i>Neotinea ustulata</i> (L.) R.M. Bateman, Pridgeon & M.W. Chase

De tweede subgroep van *Orchis* s.l. (de *Anacamptis*-groep) bestaat uit o.a. *Orchis morio* (Harlekijn) en *O. coriophora* (Wantsenorchis; een soort die vroeger in Zuid-Limburg voorkwam), maar ook *Anacamptis pyramidalis* (Hondskruid) blijkt volgens moleculaire gegevens deel uit te maken van deze groep.^{1,2} De bloemen van *A. pyramidalis* zijn aangepast aan bestuiving door vlinders, terwijl de bloemen van andere soorten in de *Anacamptis*-groep door hommels of bijen bezocht worden. De uiterlijke aanpassingen van de bloemen aan de bestuivers hebben dus de ware

verwantschappen van *Anacamptis pyramidalis* verhoud, hoewel een overeenkomstig aantal chromosomen en het voorkomen van hybrides tussen *A. pyramidalis* en andere soorten in de *Anacamptis*-groep een nauwe relatie tussen deze soorten doet vermoeden. De soorten van de *Anacamptis*-groep die tot op heden in *Orchis* geplaatst werden kunnen dus beter tot het geslacht *Anacamptis* gerekend worden. Zo kunnen *Orchis morio* en *Orchis coriophora* beter *Anacamptis morio* en *Anacamptis coriophora* genoemd worden (Tabel 1). Anders dan bij de *Orchis* s. str.-groep zijn er geen (bloem)kenmerken die de soorten van *Anacamptis* s.l. karakteriseren (Fig. 1).

Orchis ustulata (Aangebrande orchis; een soort die vroeger in Zuid-Limburg voorkwam) is een vertegenwoordiger van de derde subgroep van *Orchis* s.l. (de *Neotinea*-groep). Deze groep, die verder bestaat uit *O. lactea* (Maskerorchis; voorkomend in het mediterrane gebied) en *O. tridentata* (Drietandige orchis; uit Midden- en Zuidoost-Europa), blijkt volgens de moderne inzichten meer verwant te zijn aan het kleine genus *Neotinea* (1 of 2 soorten in Macaronesië, het mediterrane gebied, noordelijk tot de Britse Eilanden) dan aan *Orchis* s. str.^{1 2} Naast moleculaire en karyologische overeenkomsten zijn er ook uiterlijke kenmerken die deze nauwe verwantschap aantonen. Evenals de *Neotinea*'s zelf zijn de soorten in de *Neotinea* groep alle relatief kleine orchideeën met dichte bloeiwijzen die bestaan uit kleine, kapvormige bloemen met een drielobbige lip. De laterale lobben van deze lip zijn smal en breed uitstaand en de middenlob is tweelobbig. In de *Neotinea*-groep zijn naamsveranderingen dus ook noodzakelijk. De groep kan het beste de geslachtsnaam *Neotinea* krijgen en *Orchis ustulata* gaat dus in de nieuwe classificatie *Neotinea ustulata* heten (Tabel 1).

Modern systematisch onderzoek heeft niet alleen meer duidelijkheid gegeven over de evolutionaire verwantschappen binnen *Orchis* s.l., maar er onstaat ook steeds meer inzicht in de relaties tussen de soorten binnen het geslacht *Dactylorhiza*.³ *Dactylorhiza* staat als een extreem moeilijk en soortenrijk geslacht te boek. Dit komt vooral door de vormenrijkdom in deze groep. Hierdoor zijn soortsgrenzen in *Dactylorhiza* vaak onduidelijk en bestaat er nogal wat onenigheid tussen botanici over het precieze aantal soorten in dit geslacht. Zo onderscheidt Sundermann⁶ slechts vijf soorten, terwijl Averyanov⁷ 75 soorten erkent. Onderzoek door Hedrén et al.³ toont aan, dat veel van de soorten in *Dactylorhiza* zijn ontstaan door hybridisatie tussen leden van de groep bestaande uit *D. incarnata* (Vleeskleurige orchis) en nauw verwante soorten enerzijds en *D. maculata* (Gevlekte orchis) anderzijds. Op deze wijze zijn bijvoorbeeld *D. majalis* subsp. *majalis* (Brede orchis) en *D. majalis* subsp. *praetermissa* (Rietorchis) ontstaan. Doordat hybridisatie tussen beide ouder-groepen herhaaldelijk is opgetreden, is er een complex patroon ontstaan van hybridogene soorten die onderling vaak ook weer kunnen kruisen. Hedrén stelt dan ook voor de hybridogene groep als één soort (*Dactylorhiza majalis*) te beschouwen met een groot aantal ondersoorten.³

Dactylorhiza maculata kan op grond van moleculaire en karyologische kenmerken ook in twee ondersoorten verdeeld worden. *Dactylorhiza maculata* subsp. *maculata* (Gevlekte orchis s. str.) is waarschijnlijk door chromosoomverdubbeling uit *D. maculata* subsp. *fuchsii* (Bosorchis) ontstaan.³ Uiterlijke verschillen tussen beide ondersoorten zijn echter gering.

Coeloglossum viride (Groene nachtorchis) wijkt in bloemkenmerken aanzienlijk af van *Dactylorhiza*-soorten: de soort heeft kleine groene of groenbruine bloemen, korte stompe bloemdekbladeren die kapvormig samengevouwen zijn en een langwerpige lip. Een spoor is nauwelijks aanwezig. Wederom verraden moleculen^{1 2} en gegevens over hybridisatie⁶ met *Dactylorhiza*-soorten dat *Coeloglossum viride* eigenlijk tot het zelfde geslacht als *Dactylorhiza* behoort. Aangezien de naam *Coeloglossum* ouder is dan *Dactylorhiza* zouden volgens de regels van de botanische naamgeving alle *Dactylorhiza*-soorten omgedoopt moeten worden tot soorten van het geslacht *Coeloglossum*. Cribb en Chase⁸ stellen echter voor om dit keer een uitzondering te maken en *Coeloglossum viride* toch maar *Dactylorhiza viridis* te noemen. Er is al zoveel literatuur over *Dactylorhiza* verschenen en er wordt zoveel onderzoek aan dit geslacht gedaan, dat het herbenoemen van de vele *Dactylorhiza* namen die in omloop zijn tot veel verwarring zou leiden.⁹

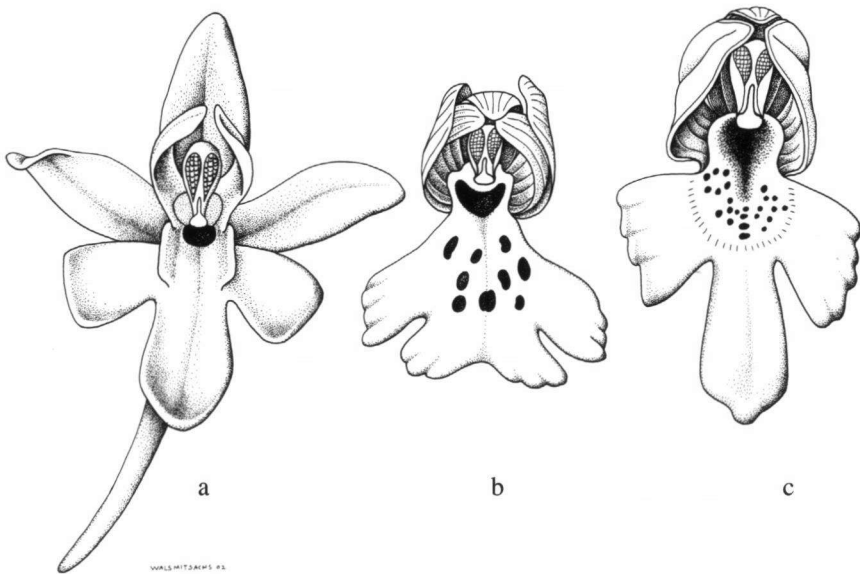


Fig. 1. Bloemen van: a. *Anacamptys pyramidalis*; b. *A. morio* en c. *A. coriophora* (tekening A. Walsmit-Sachs).

Dankzij relatief nieuwe methoden van biologisch onderzoek, zoals het gebruik van moleculaire technieken, krijgen we een steeds beter beeld van de evolutionaire verwantschappen tussen organismen. Meestal bevestigen de resultaten van dit moderne systematische onderzoek verwantschappen die al eerder aan de hand van uiterlijke kenmerken verondersteld werden. De hierboven beschreven voorbeelden uit de Orchideeënfamilie laten echter zien dat het gevaarlijk kan zijn om uitsluitend uiterlijke kenmerken te gebruiken in verwantschapsonderzoek. Organismen kunnen namelijk zo gespecialiseerd zijn in hun uiterlijke aanpassing aan externe factoren,

zoals bijvoorbeeld klimaat, habitat en bestuiver, dat deze aanpassingen de sporen van de evolutionaire afkomst van de soorten grotendeels uit kunnen wissen. Zo kan de aan- of afwezigheid en lengte van een spoor bij orchideeën ons waardevolle informatie verschaffen over de identiteit van de bestuiver, maar levert dit kenmerk geen goed beeld van de verwantschappen tussen orchideeënsoorten en geslachten. Aanvullende kenmerken zoals DNA-sequenties, hybridisatie gegevens en karyologische data zijn dus onmisbaar om tot betrouwbare en stabiele classificaties te komen.

Nieuwe classificaties die niet (geheel) op uiterlijke kenmerken gebaseerd zijn leveren een interessante nieuwe uitdaging voor floraschrijvers. Identificatiesleutels en soorts-, familie- en geslachtsbeschrijvingen berusten in flora's namelijk volledig op uiterlijke kenmerken. Het is niet zo ingrijpend om sleutels te veranderen en beschrijvingen aan te passen, maar hoe ga je in een flora om met geslachten waarbinnen sommige soorten meer op soorten van andere geslachten lijken dan op soorten die aan de hand van bijvoorbeeld moleculaire kenmerken in het zelfde geslacht ingedeeld zijn? Laten we de *Orchis* s. str.-groep en de *Anacamptis*-groep eens als voorbeeld nemen. *Anacamptis* (*Orchis*) *morio* en *A.* (*Orchis*) *coriophora* lijken uiterlijk meer op bijvoorbeeld *Orchis mascula* dan op *Anacamptis pyramidalis* (Fig. 1). Geslachtsbeschrijvingen van beide genera moeten zo 'breed' zijn dat ze de uiterlijke kenmerken van alle soorten in elk geslacht omvatten. Dit heeft als gevolg dat geslachtsbeschrijvingen van *Anacamptis* en *Orchis* wel eens zoveel kunnen overlappen, dat er geen (combinaties van) uiterlijke kenmerken gevonden kunnen worden die uniek zijn voor beide geslachten. Dit lijkt in eerste instantie niet wenselijk, maar geeft wel een accuraat beeld van de werkelijkheid. In een moderne flora die planten classificeert aan de hand van de huidige kennis omtrent evolutionaire verwantschappen, kunnen dit soort situaties voorkomen. Om de gebruiker van zo'n flora uit te leggen waarom er soms toch besloten wordt om geslachten te onderscheiden die geen unieke uiterlijke kenmerken hebben, kunnen geslachtsbeschrijvingen, naar mijn mening, het best gepaard gaan met de vermelding dat er op bijvoorbeeld, moleculair, anatomisch of karyologisch niveau wel degelijk 'goede' kenmerken aanwezig zijn die de gegeven classificatie ondersteunen. We moeten ons namelijk realiseren, dat kenmerken die wij met het blote oog of met een loep kunnen zien, niet noodzakelijkerwijs de meest geschikte kenmerken zijn om soorten te classificeren op een wijze die de evolutionaire geschiedenis weerspiegelt.

1. A.M. Pridgeon, R.M. Bateman, A.V. Cox, J.R. Hapeman & M.W. Chase. 1997. Phylogenetics of subtribe Orchidinae (Orchidoideae, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences. 1. Intergeneric relationships and polyphyly of *Orchis* sensu lato. *Lindleyana* 12: 89-109.
2. R.M. Bateman, A.M. Pridgeon & M.W. Chase. 1997. Phylogenetics of subtribe Orchidinae (Orchidoideae, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences. 2. Infrageneric relationships and reclassification to achieve monophyly of *Orchis* sensu stricto. *Lindleyana* 12: 113-141.
3. M. Hedrén, M.F. Fay & M.W. Chase. 2001. Amplified Fragment Length Polymorphisms (AFLP) reveal details of polyploid evolution in *Dactylorhiza* (Orchidaceae). *Am. J. Bot.* 88: 1868-1880.
4. Zie ook: P.B. Pelser. 2002. Waarom classificaties steeds veranderen: voorbeelden uit de Sleutelbloemfamilie (Primulaceae). *Gorteria* 28: 89-92.
5. C.A.J. Kreutz & H. Dekker. 2000. De orchideeën van Nederland. Ecologie, verspreiding, bedreiging, beheer. Landgraaf.

6. H. Sundermann. 1980. Europäische und Mediterrane Orchideen – ein Bestimmungsflora, ed. 3. Hildesheim.
7. L.V. Averyanov. 1990. A review of the genus *Dactylorhiza*. In: J. Arditti (red.), *Orchid biology: reviews and perspectives*, 5: 159–206. Portland (Oregon).
8. P.J. Cribb & M.W. Chase. 2001. Proposal to conserve the name *Dactylorhiza* Necker ex Nevski over *Coeloglossum* Hartm. (Orchidaceae). *Taxon* 50: 581–582.
9. Het is echter allerminst zeker dat dit sympathiek ogende, maar ongebruikelijke voorstel ook inderdaad goedgekeurd wordt door de wetgevende instantie ter zake: het Internationale Botanisch Congres dat in 2005 in Wenen wordt gehouden.