

Gestolen kenmerken: wat zijn soorten in *Rosa* sect. *Caninae*?

Rense Haveman (Hammarškjöldpark 7, 6671 BN Zetten; e-mail: rense.haveman@wur.nl)

Gestolen kenmerken: wat zijn soorten in *Rosa* sect. *Caninae*?

In 2011 verscheen in dit tijdschrift een overzicht van de rozensoorten in ons land. Bakker et al.¹ hanteren in dit overzicht een artificieel, typologisch soortconcept om orde te scheppen in de chaos van *Rosa* sect. *Caninae*, waarbij de variatie via morfologische kenmerken wordt verdeeld in eenheden, waaraan vervolgens de status van soort wordt toegekend. De stand en duurzaamheid van de kelkbladeren, alsmede de doorsnede van het stijlkanaal spelen daarbij een belangrijke rol. Deze kenmerken blijken echter volgens een al in 2003 gepubliceerd artikel¹⁰ geheel overerfd te worden via het mannelijke erfelijk materiaal. Bij het doorgeven van erfelijk materiaal aan de nieuwe generatie vindt waarschijnlijk geen recombinitie plaats en worden de vrouwelijke kenmerken, zoals beharing, bekliering en de structuur van de waslaag op de bladeren, ongewijzigd doorgegeven aan de dochterplanten. Mijn conclusie is, dat de genoemde kenmerken die vaderlijk worden overerfd niet gebruikt kunnen worden voor het onderscheiden van taxa: het zijn gestolen kenmerken, die van generatie op generatie kunnen wisselen, al naar gelang de pollendonor. Aanbevolen wordt te zoeken naar een soortconcept dat de evolutionaire verhoudingen binnen het genus *Rosa* recht doet. Als er inderdaad geen recombinitie optreedt, zoals uit recente studies lijkt, dan dienen soorten op basis van kenmerken te worden onderscheiden die in de vrouwelijke lijn worden overerfd, net als bij de apomictische genera *Rubus* en *Hieracium*. De tussenvormen in de sectie *Caninae* kunnen door de afwezigheid van recombinitie niet als hybriden worden beschouwd.

Stolen characters: what are species in *Rosa* sect. *Caninae*?

In 2011, Bakker et al.¹ published a new overview of the Dutch *Rosa* taxa in this journal. To order the previous chaos in *Rosa* sect. *Caninae*, the authors used a highly artificial typological species concept based on *a priori* determined set of characters to classify the observed variation in entities, which they subsequently treated as species. However, the discriminating characters used in this treatment are the position and persistence of the sepals and the diameter of the style opening, which are inherited solely from the pollen donor.¹⁰ Other characters, like the presence or absence of hairs and glands and the structure of the epidermal wax on the leaves, are solely inherited from the mother plant. Since genetic recombination probably doesn't occur by passing on genetic material to the next generation, I conclude that the 'male' characters cannot be used to delimitate taxa in sect. *Caninae*: these characters are stolen and are only dependent on the characters of the pollen donor; consequently they may differ between offspring of the same mother plant originating from different pollen donors and from generation to generation. It is recommended to develop a species concept which does justice to the evolutionary relations within the genus. If genetic recombination doesn't take place, as is indicated by recent studies, species should be based on characters that are inherited in the maternal line, just like in apomict genera as *Rubus* and *Hieracium*. Since genetic recombination probably doesn't occur, intermediate forms within section *Caninae* cannot be considered to be hybrides.

© 2016 Naturalis Biodiversity Center & FLORON

You are free to share - to copy, distribute and transmit the work, under the following conditions:

Attribution: You must attribute the work in the manner specified by the author or licensor (but not in any way that suggests that they endorse you or your use of the work).

Non-commercial: You may not use this work for commercial purposes.

No derivative works: You may not alter, transform, or build upon this work.

For any reuse or distribution, you must make clear to others the license terms of this work, which can be found at creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/legalcode.

Any of the above conditions can be waived if you get permission from the copyright holder. Nothing in this license impairs or restricts the author's moral rights.

Inleiding

In 2011 verscheen een monument in de Nederlandse rozenkunde of rhodologie, het rozennummer van *Gorteria*.¹ Het is de kroon op het werk van met name de eerste twee auteurs, die zich jarenlang hebben bezig gehouden met de Nederlandse rozen en een niet te tellen aantal uren in het veld en het herbarium hebben doorgebracht om in kaart te brengen welke taxa uit dit boeiend genus in Nederland voorkomen en wat hun verspreiding is. *Rosa*, en dan met name de sectie *Caninae*, is een notoir kritische groep waarop velen zich stuk gebeten hebben en de genoemde publicatie is een fraai overzicht over de diversiteit van de rozen.

In een eerdere publicatie² heb ik aangegeven dat ik het jammer vind dat het gehanteerde soortconcept in het rozennummer niet expliciet aan de orde wordt gesteld. De auteurs lijken, in navolging van de Duitsers Henker & Schulze³, een artificieel, typologisch soortconcept te hanteren, waarin vanuit evolutionair oogpunt arbitraire grenzen tussen de soorten worden gedefinieerd. De aanwezige (morfologische of anatomische) variatie wordt als het ware in een plat vlak geprojecteerd, en door dit vlak worden lijnen getrokken die de variatie in soorten verdeelt. Het schema op pagina 43 van het rozennummer is als zodanig op te vatten. Een dergelijke soortopvatting geeft weliswaar een hanteerbaar aantal soorten – afhankelijk van het aantal lijnen dat je trekt! – maar het is helemaal niet gezegd dat de eenheden die zo worden onderscheiden ook werkelijk soorten zijn, eenheden met een eigen evolutionaire geschiedenis en een eigen historisch lot. Zoals ik eerder heb betoogd in dit tijdschrift⁴, is het doel van taxonomie niet slechts het leveren van namen en identificatietools, maar het bouwen van een ‘tree of life’. De eenheden die door de taxonoom worden onderscheiden zijn hypothesen van evolutionaire relaties die wetenschappelijk bevestigd of verworpen kunnen worden.⁵ Vanuit een dergelijk oogpunt levert een typologisch soortconcept niet noodzakelijkerwijze een juiste indeling⁶ en een wat ridicuul – maar hopelijk herkenbaar – voorbeeld kan dat duidelijk maken.

Je zou alle primaten op oogkleur kunnen indelen, en dan zou een deel van mijn familie (allemaal aangetrouwd!) bij de gorilla’s en chimpansees worden ingedeeld. Dwars daarop zou haarkleur als indelingsprincipe gehanteerd kunnen worden en dan krijg je een soort vierdeling, waarbij de donkerharigen en -ogigen nog steeds bij de mensapen worden ingedeeld (en ik als blond en groenogige gelukkig aan de tegenoverliggende kant van het schema terecht kom). Deze kenmerken worden natuurlijk geërfd van de ouders, maar het is duidelijk dat deze kenmerken niet zo maar gebruikt kunnen worden voor de indeling in soorten. Het probleem hier is: de grenzen tussen de soorten worden van bovenaf opgelegd zonder rekenschap te geven van wat de relatie is met de biologie van de groep. Het gevolg daarvan is dat de indeling niet noodzakelijkerwijze de situatie in de natuur weerspiegelt. Hier zou tegen in gebracht kunnen worden dat de kenmerken die gehanteerd worden stabiel zijn, zoals de auteurs van het rozennummer¹ doen op pagina 42. Een dergelijke stabiliteit biedt echter geen garantie dat de kenmerken ook werkelijk de evolutionaire relaties binnen het genus weerspiegelen. Op zijn minst zou onderzocht moeten worden hóe de ontwikkelingen binnen de groep dan een relatie hebben met de kenmerken, en daar uit zou duidelijk moeten worden of de kenmerken ook werkelijk gebruikt kunnen worden om evolutionaire eenheden te onderscheiden.

Een heel andere weg bewandelt Mercier in de nieuwe Flora Gallica.⁷ Binnen de sectie *Caninae* onderscheidt hij deels andere eenheden dan de zeventien die door Bakker et al.¹ voor Nederland worden erkend. Hierbij baseert Mercier zich voornamelijk op tamelijk recent erfelijk en moleculair onderzoek.^{8 9 10} In dit artikel wil ik duidelijk maken wat de betekenis is van dit onderzoek voor de soortopvatting binnen *Rosa* sect. *Caninae*. Na een kort exposé over soortconcepten dat nodig is om te begrijpen wat mijn uitgangspunten zijn, zal ik beginnen bij het voortplantingssysteem van de rozen, omdat dat de bron van variatie is, en daarna zal ik ingaan op het genoemde onderzoek en de conclusies van Mercier.

Soortconcepten en de biologie van soortengroepen

Soortconcepten hebben sinds de ‘Modern Synthesis’¹¹ gezorgd voor een niet aflatende stroom van publicaties en een niet te blussen polemiek in de taxonomische literatuur. In de afgelopen 70 jaar zijn niet minder dan 30 soortconcepten gepubliceerd^{12 13 14}, elk met zijn eigen merites. Sinds ongeveer de millenniumwisseling lijkt er echter een opmerkelijke verandering in het debat te zijn ingetreden, waarbij het woord ‘consilience’, oftewel de integratie van (ongelijksoortig verworven) kennis, een grote rol speelt. Dit begon met de constatering dat er eigenlijk twee typen soortconcepten zijn, namelijk primaire en secundaire. Primaire soortconcepten geven antwoord op de vraag wat soorten eigenlijk *zijn* (ze zijn ontologisch van aard), terwijl secundaire soortconcepten antwoord geven *hoe* soorten te *herkennen* (ze zijn epistemologisch van aard).^{12 15} Diverse auteurs hebben aangegeven dat van alle gepubliceerde concepten er maar één primair soortconcept is, namelijk het evolutionair soortconcept van Simpson (later iets gewijzigd door Wiley)^{16 17}: ‘*een soort is een enkele afstammingspopulatie die zijn identiteit behoudt ten opzichte van andere dergelijke populaties en die zijn eigen evolutionaire tendensen en historische lot heeft*’ (vertaald uit het Engels).

De tweede stap was het doordringen van het besef dat soorten in ‘soorten en maten’ komen.^{18 19 20 21} Doordat de evolutionaire geschiedenis van soorten verschilt, verschilt de aard van soorten en is de ene soort de andere niet. Dit leidde tot het besef, dat alle secundaire soortconcepten kunnen bijdragen aan de herkenning van soorten: des te meer soortconcepten indiceren dat een populatie een soort is, des te overtuigender is die uitspraak. Dit wordt aangeduid met de term ‘consilience’ en de eerste auteurs die dit begrip toepasten op soorten en soortconcepten waren Mayden^{12 15} en Cotterill.¹⁹

In een artikel over soortconcepten en apomicten heb ik eerder geconcludeerd dat dit alles betekent dat het erkennen van soorten gebaseerd zal moeten zijn op de grondige kennis van de biologie van de betreffende soortengroep.¹⁴ De achtergrond van de variatie moet duidelijk zijn, naast bijvoorbeeld het voortplantingsgedrag, de morfologische variatie en de overerving daarvan en de genetische structuur. Het voert te ver om op deze plaats diepgaand op dit onderwerp in te gaan; voorbeelden, toegespitst op apomictische soortgroepen, zijn te vinden in het genoemde artikel. In het geval van *Rosa* sect. *Caninae* komt het neer op de vraag of de kenmerken die Bakker et al.¹ gebruiken voor de indeling van de sectie (geurende klieren, de

houding en duurzaamheid van de kelk en de doorsnede van het stijlkanaal) ook de biologie van dit taxon weerspiegelen, of dat het bedrieglijke, zij het gemakkelijk waarneembare kenmerken zijn waaruit de (afstammings-)relatie niet is af te lezen. Voor de beantwoording van deze vraag is het allereerst nodig nog eens te kijken naar een belangrijk onderdeel van de voortplanting van de hondsrozen s.l., namelijk de meiose.

De ‘canina-meiose’: bron van variatie

Rosa sect. *Caninae* is een polyploid complex met het basisgetal 7. Binnen de Nederlandse soorten zijn tetra- tot hexaploïden aangetoond¹, maar pentaploïden ($2n = 35$) komen het meeste voor. Dergelijke oneven chromosoomaantallen maken een normale meiose (reductiedeling: stadium in de vorming van geslachtscellen (ei- en zaadcellen) waarbij de homologe chromosomen worden verdeeld over de geslachtscellen) onmogelijk en doorgaans zijn pentaploïden dan ook onvruchtbaar. De rozen hebben echter een mechanisme ontwikkeld waarbij de problemen in de meiose worden omzeild en dat bekend staat als de ‘canina-meiose’. Van de 5 sets van 7 chromosomen (dit geldt m.m. ook voor de overige polyploidieniveaus) worden in de canina-meiose 2×7 chromosomen gepaard (bivalenten) en de overige 21 (14, 28) blijven ongepaard (univalenten). Nybom et al.^{22 23} konden aantonen dat het altijd dezelfde twee sets chromosomen zijn die de bivalenten vormen. Nadat de chromosomen zich in het equatoriaal vlak hebben gepositioneerd, worden de bivalenten naar de onderscheiden polen getrokken, terwijl de univalenten een tijd lang achterblijven en veel langzamer richting de polen bewegen, waarna de geslachtscellen worden gevormd. Het verloop is in de pollenzakmoedercellen en de embryozakmoedercellen verschillend:

- na de meiose bevindt zich in de pollenkorrels één set van de chromosomen uit de bivalenten en een willekeurig aantal univalenten. Alle pollenkorrels die univalenten bevatten zijn onvruchtbaar en verschrompelen. Alleen de pollenkorrels met 7 chromosomen zijn vruchtbaar en blijven leven.
- in de embryozakmoedercellen gaat dit precies omgekeerd: fertiele eicellen bevatten niet alleen de 7 chromosomen uit de bivalenten, maar ook alle 21 univalenten ($n = 28$).

Bij de bevruchting komen de 7 chromosomen van het pollen samen met de $7 + 21$ (14, 28) chromosomen van de eicel en vormen weer ‘keurig’ een cel met 35 (28, 42) chromosomen. Dit betekent dat 80% van de erfelijke eigenschappen van de moederplant worden geërfd en maar 20% van de vaderplant, en daarom spreken we van een matrocline overerving. Dit is een andere situatie dan bijvoorbeeld bij *Rubus* of *Erophila*, waar respectievelijk apomixis en zelfbestuiving zorgen voor een 100% overdracht van moederlijk materiaal, zonder dat de vader daar aan te pas komt. Bij *Rosa* sect. *Caninae* lijkt de dochterplant zeer sterk op de moeder, maar je treft ook trekjes van de vaderplant. Doordat alle soorten elkaar gemakkelijk bestuiven^{1 3} betekent dit op populatieniveau, dat de dochters van één moederplant sterk op elkaar lijken, maar

dat de individuen licht kunnen afwijken door inbreng van verschillende vaders, die eventueel tot verschillende soorten behoren.

Wat verder voor het soortbegrip in *Rosa* sect. *Caninae* belangrijk is, zijn de resultaten uit moleculair onderzoek dat uitgevoerd is door onder andere Nybom en Werlemark.^{22 23 24} Hieruit blijkt dat de ‘pakketjes’ genetisch materiaal die door de beide ouders worden doorgegeven, niet vermengen: de kenmerken die de F1-generatie erft van de moederplant worden *zuiver* verder doorgegeven in de volgende generaties. De conclusie die hieruit te trekken valt, is dat blijkbaar geen recombinatie optreedt. Het mannelijk genoom is nodig voor het volbrengen van de lastige meiose, maar het wordt niet ‘verweven’ met het genetisch materiaal van de moederplant. Hoewel in het genoemde onderzoek slechts een beperkt aantal soorten is onderzocht, is het aannemelijk dat de resultaten gelden voor een groot deel, zo niet alle soorten, van de sectie *Caninae*, op basis van hun verwantschap en de algemeen optredende canina-meiose. Wat dit allemaal betekent voor de soortomgrenzingen in de hondsroengroep wordt duidelijk als we kijken welke kenmerken nu door welke ouder worden doorgegeven (Tabel 1).

Het vaderlijke trekje van de hondsrozen

Uit het eerder genoemde onderzoek van Wisseman en anderen^{8 9 10}, dat ten grondslag lag aan de behandeling van het genus in de Flora Gallica⁷, is duidelijk geworden dat de stand en de houdbaarheid van de kelkbladeren en ook de doorsnede van het stijlkanaal in *Rosa* worden overerft via de vaderlijke inbreng. Met andere woorden: tot de kenmerken die de F1-generatie van de pollendonor meekrijgt, behoren ook de diagnostisch belangrijk geachte kenmerken van stand en houdbaarheid van de kelk en de doorsnede van het stijlkanaal. Dit heeft mijns inziens verre gaande gevolgen voor de taxonomie van de hondsrozen, wat duidelijk gemaakt kan worden met een voorbeeld.

Stel een rozenplant met teruggeslagen, vroeg afvallende kelkbladeren en een nauw stijlkanaal (*canina*) wordt bevrucht, op de ene bloem met stuifmeel van een buurplant met dezelfde kenmerken, en op een andere bloem met stuifmeel van een struik met opstaande, lang blijvende kelkbladeren en een wijd stijlkanaal (*dumalis*). Na succesvolle verspreiding, kieming en vestiging komen uit de eerste vrucht planten die tot dezelfde soort worden gerekend als de moederplant (*canina*), maar de dochterplanten die uit de tweede vrucht opgroeien behoren ineens tot een andere soort (namelijk tot *dumalis*). Sterker nog: als de bloemen van de laatste plant bestoven worden door stuifmeel van de oorspronkelijke moederplant, dan keert de F2-generatie weer terug tot de oorspronkelijke soort (dus *canina*). De genoemde diagnostisch geachte kenmerken van de kelkbladeren en het stijlkanaal kunnen dus tussen de generaties wisselen en zijn niet stabiel! Het zijn als het ware ‘gestolen’ kenmerken van de vaderplant, maar ze houden geen stand over de generaties. Tegen het licht van het eerder gegeven — niet erg operationele, maar hier wel heel verhelderende! — idee van een soort als een afstammingslijn die zijn identiteit behoudt gedurende de generaties, zijn de taxa in *Rosa* die momenteel worden erkend in navolging van Henker & Schultze^{1 3} niet erg overtuigend.

Dit is ook precies de conclusie die Mercier⁷ trekt in de nieuwe Flora Gallica in navolging van Ritz & Wissemann.¹⁰ Kenmerken die (onveranderd) matroclien

Tabel 1. Overzicht van morfologische kenmerken die via de vrouwelijke, dan wel de mannelijke lijn worden overerfd in *Rosa* sect. *Caninae*, voorzover bekend uit de literatuur.^{8 10}

Overerving via de moederplant	Overerving via de vaderplant — gestolen kenmerken
indument (haren, klieren) van het blad	stand en houdbaarheid van de kelk
indument van de bloemsteel	doorsnede van het stijlkanaal
structuur van het epicuticulaire was	groeiwijze struik (L-, L/D-, D-type)

overerven en die gebruikt kunnen worden voor de onderscheiding van soorten in de sectie *Caninae* zijn volgens de laatste auteurs de beharing van de blaadjes, de beklieping van blad en bloemsteeltjes, evenals de structuur van het epicuticulaire was. Deze kenmerken blijken door de vaderlijke inbreng niet veranderd te worden¹⁰, doordat er geen recombinatie van kenmerken plaatsvindt. Deze conclusie is overigens ook al getrokken door Bakker et al. in het rozennummer van *Gorteria*¹, zonder dat hieraan consequenties werden verbonden voor de taxonomie.

Naar een biologisch gefundeerd soortconcept in *Rosa* sect. *Caninae*

Als de eenheden die Bakker et al.¹ onderscheiden dan geen soorten zijn, wat zijn dan wel natuurlijke eenheden binnen *Rosa* sect. *Caninae*? De richting waarin het antwoord op deze vraag gezocht moet worden is volgens mij helder in het licht van bovenstaande literatuur. In elk geval moet goed doordacht worden wat de matrocline overerving betekent voor de eenheden in het genus. Als inderdaad geen recombinatie optreedt en de vrouwelijke en mannelijke kenmerken in vaste pakketjes overgeërfd worden¹⁰, dan lijkt de situatie in zijn resultaat sterk op die in bijvoorbeeld *Rubus* subgen. *Rubus* en *Hieracium*: de natuurlijke eenheden zijn morfologisch tegen elkaar af te grenzen op basis van de door de moederplant doorgegeven kenmerken: de structuur van de waslaag op de bladeren, de beharing en de beklieping.^{8 9 10} De kenmerken van de vader doen er feitelijk niet toe, het vaderlijke materiaal lijkt vrijelijk door de populatie te bewegen, zonder iets toe te voegen of te veranderen aan het erfelijke materiaal dat in de afstammingslijn van generatie op generatie wordt doorgegeven. In de zoölogie wordt voor dergelijke soorten, die voor hun voortplanting genetisch materiaal van andere soorten nodig hebben (of in dit geval: gebruiken kunnen) zonder dat daardoor de eigen integriteit wordt aangetast door recombinatie, de term *klepton* gebruikt en Mercier introduceert deze term dan ook voor de soorten in *Rosa* sect. *Caninae*. Als de voortplanting in de sectie werkelijk op deze manier werkt, dan zijn hybriden binnen de sectie, zoals die bijvoorbeeld voor de Britse eilanden worden beschreven²⁵, ook niet goed voorstelbaar.²⁶ Olsson et al.²⁷ suggereren op basis van

RAPD-markers dat het aantal soorten in de hondsroengroep sterk ingeperkt kan worden, ongeveer zoals nu in de Heukels²⁸, maar de Flora Gallica onderscheidt meer soorten, op basis van kenmerken die in de vrouwelijke lijn worden overerfd. Deze soorten worden weliswaar in kleine lettertjes weergegeven en van het tussenvoegsel ‘kle.’ (van ‘klepton’) voorzien, maar dit wordt niet gedaan omdat het geen echte soorten zouden zijn, maar omdat de indeling zeer voorlopig is.²⁹ Een recente moleculaire studie op basis van AFLP-markers geeft een complex beeld³⁰, waarin met name binnen de subsectie *Caninae* (*Rosa canina* en naaste verwanten) en *Rubiginiae* (*R. rubiginosa* en naaste verwanten) minder soorten bevestigd konden worden dan Bakker et al.¹ onderscheiden.

Wat de uitkomst ook zal zijn, centraal zal moeten staan dat de onderscheiden taxa een betere afspiegeling zijn van de evolutionaire processen binnen de sectie: de hybridogene achtergrond van de eenheden, de vruchtzetting via de canina-meiose en de scheve overerving die dat veroorzaakt en het (hoogstwaarschijnlijk) ontbreken van recombinatie van genetisch materiaal. De kenmerken van de soorten moeten de evolutionaire patronen weerspiegelen die veroorzaakt worden door deze processen. Elvira Hörandl schreef inmiddels bijna 10 jaar geleden een artikel onder de titel “Neglecting evolution is bad taxonomy”³¹, en ik ben het van harte met haar eens! Het is tijd om ook in rozenland het typologisch soortconcept uit te bannen!³²

1. P.A. Bakker, N.C.M. Maes & J.D. Kruijer. 2011. De wilde rozen (*Rosa L.*) van Nederland. *Gorteria* 35: 1–173.
2. R. Haveman. 2013. Boekbespreking: P.A. Bakker, N.C.M. Maes & J.D. Kruijer. 2011. De wilde rozen (*Rosa L.*) van Nederland. *Gorteria* 35(1-4): 1–173. *Stratiotes* 43: 39–40.
3. H. Henker & G. Schulze. 1993. Die Wildrosen des norddeutschen Tieflandes. *Gleditschia* 211: 3.
4. R. Haveman. 2015. Het *Festuca ovina*-complex in Nederland. 3. De smalbladige schapengrassen. *Gorteria* 37: 181–190.
5. M. de Carvalho, F. Bockmann, D. Amorim, C. Brandão, M. de Vivo, J. de Figueiredo, H. Britski, M.C. de Pinna, N. Menezes, F.L. Marques, N. Papavero, E. Cancellato, J. Crisci, J. McEachran, R. Schelly, J. Lundberg, A. Gill, R. Britz, Q. Wheeler, M.J. Stiassny, L. Parenti, L. Page, W. Wheeler, J. Faivovich, R. Vari, L. Grande, C. Humphries, R. DeSalle, M. Ebach & G. Nelson. 2007. Taxonomic Impediment or Impediment to Taxonomy? A Commentary on Systematics and the Cyber-taxonomic-Automation Paradigm. *Evol. Biol.* 34: 140–143.
6. Overigens is hiermee in het geheel niet gezegd dat morfologie of anatomie geen waarde heeft bij het onderscheiden van soorten. Veel taxa die in het verleden uitsluitend op basis van morfologie zijn beschreven, worden bevestigd door onderzoek. Een voorbeeld wordt gegeven door Reisch et al., die in een moleculaire studie aantonen dat de morfologisch gedefinieerde soorten in *Hieracium s. str.* zelfstandige evolutionaire eenheden zijn.³³ Recent onderzoek aan de *Ranunculus cassubicus*-groep laat echter zien dat het ook anders kan uitpakken: de 800 soorten die in de loop van de tijd in dit complex werden beschreven, blijken na uitgebreid moleculair en karyologisch onderzoek zeer regelmatig te bastaarderen, zodat slechts drie soorten onderscheiden kunnen worden en het merendeel van de eerder beschreven taxa het beste opgevat kunnen worden als twee hybridenzwermen.³⁴
7. D. Mercier. 2014. *Rosa L.* In: J.-M. Tison & B. de Foucault, Flora Gallica. Flore complète de la France: 996–1003. Biotope Editions.
8. V. Wissemann, M. Riedel & M. Riederer. 2007. Matroclinal inheritance of cuticular waxes in reciprocal hybrids of *Rosa* species, sect. *Caninae* (Rosaceae). *Pl. Syst. Evol.* 263: 181–190.
9. V. Wissemann & C.M. Ritz. 2007. Evolutionary patterns and processes in the genus *Rosa* (Rosaceae) and their implications for host-parasite co-evolution. *Pl. Syst. Evol.* 266: 79–89.

10. C.M. Ritz & V. Wissemann. 2003. Male correlated non-matroclinal character inheritance in reciprocal hybrids of *Rosa* section *Caninae* (DC.) Ser. (Rosaceae). *Pl. Syst. Evol.* 241: 213–221.
11. J. Huxley. 1942. *Evolution: the Modern Synthesis*. Allen & Unwin, Londen.
12. R.L. Mayden. 1997. A hierarchy of species concepts: The denouement in the saga of the species problem, In: M.F. Claridge, H.A. Dawah & M.R. Wilson, *Species: The units of biodiversity*: 381–424. Chapman and Hall, Londen.
13. J.S. Wilkins. 2011. Phylosophically speaking, how many species concepts are there? *Zootaxa* 2765: 58–60.
14. R. Haveman. 2013. Freakish patterns – species and species concepts in apomicts. *Nordic J. Bot.* 31: 257–269.
15. R.L. Mayden. 1999. Consilience and a Hierachy of Species Concepts: Advances Toward Closure on the Species Puzzle. *J. Nematol.* 3: 95–116.
16. E.O. Wiley. 1978. The Evolutionary Species Concept Reconsidered. *Syst. Biol.* 27: 17–26.
17. G.G. Simpson. 1951. The species concept. *Evolution* 5: 285–298.
18. C.A. Stace. 1998. Species recognition in agamosperms – the need for a pragmatic approach. *Folia Geobot.* 33: 319–326.
19. F.P.D. Cotterill. 2003. Species concepts and the real diversity of antelopes. In: A. Plowman, *Proceedings of the Ecology and Conservation of Mini-antelope*: 59–118. An International Symposium on Duiker and Dwarf Antelope in Africa. Filander Verlag, Fürth.
20. J. Cracraft. 1992. Species concepts and speciation analysis. In: M. Ereshefsky, *The units of evolution. Essays on the nature of species*: 93–120. Massachusetts Institute of Technology, Massachusetts.
21. A. Dubois. 2011. Species and “strange species” in zoology: Do we need a “unified concept of species”? *Comptes Rendus Palevol* 10: 77–94.
22. H. Nybom, G. Esselink, G. Werlemark & B. Vosman. 2003. Microsatellite DNA marker inheritance indicates preferential pairing between two highly homologous genomes in polyploid and hemisexual dog-roses, *Rosa* L. Sect. *Caninae* DC. *Heredity* 92: 139–150.
23. H. Nybom, G. Esselink, G. Werlemark, L. Leus & B. Vosman. 2006. Unique genomic configuration revealed by microsatellite DNA in polyploid dogroses, *Rosa* sect. *Caninae*. *J. Evol. Biol.* 19: 635–648.
24. G. Werlemark, M. Uggla & H. Nybom. 1999. Morphological and RAPD markers show a highly skewed distribution in a pair of reciprocal crosses between hemisexual dogrose species, *Rosa* sect. *Caninae*. *Theor. Appl. Genet.* 98: 557–563.
25. C.A. Stace. 2001. *New Flora of the British Isles*, ed. 2. Cambridge University Press, Cambridge.
26. Ook hier is het eerder gegeven voorbeeld van de bestuiving van een *canina* door een *dumalis* verhelderend: een zuivere *canina* levert dan een *canina* × *dumalis* in de F1, maar als die dan vervolgens bestoven wordt door een zuivere *canina* is het kruisingproduct volledig gelijk aan een *canina*.
27. Å. Olsson, H. Nybom & H.C. Prentice. 2000. Relationships between Nordic Dogroses (*Rosa* L. sect. *Caninae*, Rosaceae) Assessed by RAPDs and Elliptic Fourier Analysis of Leaflet Shape. *Syst. Bot.* 25: 511–521.
28. R. van der Meijden. 2005. Heukels' Flora van Nederland, ed. 23. Wolters-Noordhoff, Groningen / Houten.
29. Dubois, die geconsulteerd werd voor de bewerking van *Rosa* in de Flora Gallica⁷, onderscheidt een aantal verschillende typen soorten: amfimictische, seksueel voorplantende soorten (mayrons, afgekort may.), asekueel, clonaal voortplantende soorten (klonons, klo.) en de in de tekst beschreven kleptons (kle. – oorspronkelijk kl. bij Dubois, maar vanwege klo. is dat verwarrend). In het geval van gespecialiseerde taxonomische werken geeft hij de aanbeveling de afkorting te gebruiken tussen de genusnaam en het soortepitheton: *Bellis* may. *perennis* (Madelief), *Rubus* klo. *gratus* (Zoete haarbraam) en *Rosa* kle. *dumalis* (Kale struweelroos). Alle kleptons in de Flora Gallica⁷ betreffen dus gewoon soorten die een bijzondere manier van voortplanting kennen.
30. J. De Riek, K. De Cock, M.J. Smulders & H. Nybom. 2013. AFLP-based population structure analysis as a means to validate the complex taxonomy of dogroses (*Rosa* section *Caninae*). *Molec. Phylogen. Evol.* 67: 547–559.

31. E. Hörandl. 2007. Neglecting evolution is bad taxonomy. *Taxon* 56: 1–5.
32. Helaas wordt in een recent, ongepubliceerd maar internationaal verspreid manuscript uitdrukkelijk het gebruik van een typologisch soortconcept verdedigd (P. Bakker, B. Maes, R. Maskey & C. Stace, Dog-roses (*Rosa* sect. *Caninae*), towards a consensus taxonomy, september 2015), met als argument dat de kennis met betrekking tot de evolutie van de sectie zeer onvolledig is. Mocht dit al zo zijn, wat ik sterk betwijfel, dan laten de thans bekende feiten niet toe om de artificiële ‘constructen’ die door de auteurs als soorten worden gepresenteerd, ook werkelijk als zodanig op te vatten. Vooralsnog lijkt het mij daarom zinvoller om brede, informele soortgroepen te onderscheiden (zie Mercier in de Flora Gallica⁷) in plaats van tal van kleinere soorten waarvoor onderscheidende kenmerken worden aangedragen die daarvoor niet gebruikt kunnen worden, zoals ik in dit artikel heb betoogd.
33. C. Reisch, T. Windmaißer, F. Vogler, F. Schuhwerk & N. Meyer. 2015. Genetic structure of the rare and endangered *Hieracium wiesbaurianum* group (Asteraceae) in Bavaria. *Bot. J. Linn. Soc.* 177: 112–123.
34. E. Hörandl, J. Greilhuber, K. Klímová, O. Paun, Tensch E, K. Emadzade, I. Hodálová. 2009. Reticulate evolution and taxonomic concepts in the *Ranunculus auricomus* complex (Ranunculaceae): insights from analysis of morphological, karyological and molecular data. *Taxon* 58: 1194–1215.