

Bevruchting nabij de waterspiegel

Hoe leggen waterplanten het met elkaar aan, boven, onder of op het water? Er bestaan bij waterplanten verschillende strategieën voor geslachtelijke vermeerdering, een boeiend onderwerp waarop we hier dieper zullen ingaan.

Algemeen wordt aangenomen dat de meeste waterplanten (vaatplanten) zijn geëvolueerd uit landplanten. Niet gek dus dat 90% van de waterplanten bloeiwijzen heeft die boven het wateroppervlak uitsteken. Deze worden net zo bestoven als landplanten: door insecten of door wind. Sommige waterplanten hebben zich verder aan het aquatische milieu aangepast en bloeien op of zelfs onder het wateroppervlak.

Boven water bloeiend

Bij de meeste boven water bloeiende waterplanten worden pollen verspreid door insecten of wind. Bij plantenfamilies met zowel land- als waterplanten wijkt de wijze van bestuiving bij de waterplanten meestal niet af van die van

de landplanten binnen die familie. Waterranonkels bijvoorbeeld hebben nectar producerende bloemen en worden, net als de ranonkels die op het land groeien (boterbloemen), door insecten bestoven. Van de plantenfamilies met voornamelijk waterplanten zijn de Vederkruiden het best ingericht op windbestuiving. De aarvormige bloeiwijzen steken boven water uit met vrouwelijke bloemen onderin en mannelijke bloemen bovenin. Bij Fonteinkruiden wordt windbestuiving eveneens als de belangrijkste vorm gezien.

Op het wateroppervlak

Bestuiving waarbij pollen door water verspreid wordt, wordt hydrofilie (of hydrogamie) genoemd. Er zijn aanwijzingen dat deze bestui-

vingswijze geëvolueerd is vanuit windbestuiving (anemofilie). In de bouw van de bloeiwijze vertonen wind- en waterbestuivers treffende overeenkomsten. Zowel wind- als waterbestuiving is ongericht, bestuiving berust op toeval, veel pollen wordt verspild en bereikt niet de stempels. De afzonderlijke bloemen zijn veelal klein en onopvallend doordat kelk- en kroonbladen klein zijn of ontbreken. Omdat veel pollen verspild wordt, moet er veel geproduceerd worden; de pollen/eicel ratio is hoog. Om de kans om pollen op te vangen te vergroten is het oppervlak van de stempels vaak sterk vergroot. De afzonderlijke



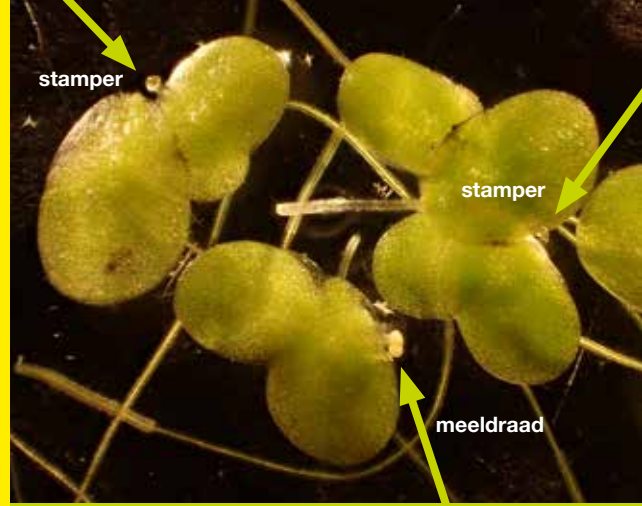
**Boven water uitstekende bloeiwijze Waterranonkel.
Bron: Michiel Verhofstad.**



De boven het water uitstekende bloeiwijzen van Watervoolier worden bestoven door insecten. Bron: Blikonderwater.nl.



Bloei mannelijke Vallisneria plant. Links: mannelijke bloeiwijzen met bovenaan een reeds geopende en onder nog gesloten bloemschede. Midden: gesloten bloemschede met daarbinnen mannelijke bloemen. Rechts: los drijvende mannelijke bloem. Bron: Albert Dees, AQUON.



Bloeiend Klein kroos (*Lemna minor*). Bron: Wim van der Ven.

bloemen lijken zich gespecialiseerd te hebben in hun mannelijke en vrouwelijke taken. Zowel éénhuizigheid (afzonderlijke ♂ en ♀ bloemen aan dezelfde plant) als tweehuizigheid (♂ en ♀ bloemen aan verschillende planten) komt bij hydrofiele planten voor. Binnen hydrofilie zijn twee vormen te onderscheiden. Bij epihydrofilie wordt pollen over het wateroppervlak getransporteerd en vindt de bestuiving op het wateroppervlak plaats; bij hypohydrofilie wordt pollen onder water getransporteerd en vindt de bestuiving onder water plaats.

Bij soorten waar bestuiving op het wateroppervlak plaatsvindt is het pollen door de structuur van de exinelaag (exine is de buitenste laag van een pollenkorrel) of door vetachtige stoffen waterafstotend (hydrofoob), waardoor het blijft drijven. Binnen enkele geslachten uit de Waterkaardefamilie komen ingenieuze vormen van epihydrofiele bestuiving voor. Bij deze tweehuizige soorten ontwikkelen

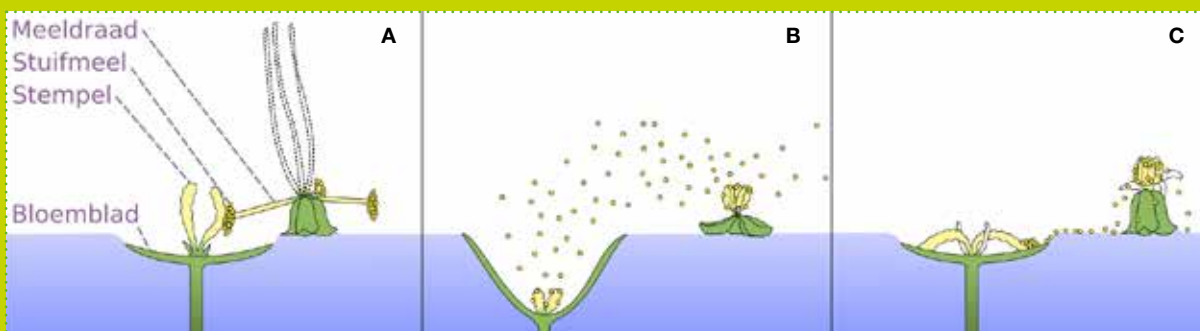
de bloemen zich onder water in de bladoksels. De kroonbuizen van de vrouwelijke planten groeien in de lengte tot de bloem net bovenop het wateroppervlak ligt. De mannelijke planten vormen kleine los op het wateroppervlak drijvende bloemen. Bij Waterpest (*Elodea spec.*) komen de enkele millimeters grote mannelijke bloemen in knop los van de ouderplant. Door gasontwikkeling in de gesloten bloemknoppen stijgen ze op en aan het wateroppervlak knappen ze direct open. Het hydrofobe pollen drijft op het wateroppervlak met de wind of de stroming mee. De op het wateroppervlak uitgespreide vrouwelijke bloemen zijn met waterafstotende was bekleed en veroorzaken een kuiltje in het wateroppervlak. De pollen worden hierdoor "aangetrokken" en naar de stempels geleid. Bij Vallisneria (*Vallisneria spiralis*) en Verspreidbladige waterpest (*Lagarosiphon major*) is het pollen kleverig en samengeklonterd tot pollenhoopjes. Ook bij deze soorten vormen de bloemblaadjes van

de vrouwelijke bloemen een kuiltje op het wateroppervlak, maar hier worden de mannelijke bloemen in hun geheel "aangetrokken". Bij de drijvende mannelijke bloemen van Verspreidbladige waterpest vormen drie steriele meeldraden een soort "zeiltje", waarmee ze door de wind worden voortgeblazen. De meeldraden zijn hier lang en zijwaarts gebogen zodat de pollenhoopjes bij een botsing met een vrouwelijke bloem direct contact maken met de stempels.

Onduidelijk is de bestuiving bij Kroos-soorten (*Lemna spec.*). Stempel en helmtdraden steken zijdeling uit de plant en liggen op het wateroppervlak. Het ligt voor de hand dat de overdracht van het stuifmeel geschiedt door tegen elkaar aan te wiebelen.

Onder water

Hypohydrofilie komt wereldwijd slechts binnen 8 geslachten voor. In Nederland wordt het aangetroffen bij Hoornblad (*Ceratophyllum*), Nimfkruid (*Najas*), Zeegras (*Zos-*



Bestuiving bij drie geslachten uit de Hydrocharitaceae; A: Lagarosiphon, B: Hydrilla, C: Elodea. (tekening M. Verhofstad, naar: Cook, 1988)



In gasbel "droog bloeiende" ondergedoken bloem van Kleine waterranonkel. Bron: Klaus van de Weyer.

tera), Zannichellia en Sterrenkroos (*Callitriche*), alsook bij Snavelruppia (*Ruppia maritima*).

Bij de soorten waarbij de bestuiving onder het wateroppervlak plaatsvindt, ontbreekt meestal het exinelaagje van de pollenkorrelwand of is dit sterk gereduceerd en weinig structuurrijk. Het pollen van deze waterplanten vertoont vaak speciale aanpassingen om het zweefvermogen onder water te vergroten en daarmee ook de kans op bestuiving. Bij Zeegras is het pollen draadvormig. Het boemrangvormige pollen van *Ruppia* groepeerd zich rondom gasbelletjes. Bij Hoornblad, Nimfkruid en Zannichellia ontkiemen de pollen voortijdig en groeien de pollenbuizen al uit voordat ze op een stempel beland zijn. Bij de Sterrenkroos komen zowel soorten met hydrofoob als hydrofiel pollen voor. Rond-, Doorschijnend- en Haaksterrenkroos (*C. hermaphroditica*, *C. truncata* en *C. brutia*) worden onder water bestoven. Hun pollen is kleurloos en heeft een gladde wand zonder exine. Haaksterrenkroos heeft zich gespecialiseerd in buurbestuiving (geitonogamie). De helm draad buigt zich naar de

stempels van de vrouwelijke bloem die op dezelfde knoop staat. Smalle waterweegbree (*Alisma gramineum*) en Grote waterweegbree (*Alisma plantago-aquatica*) vormen soms bloeiende planten die geheel ondergedoken staan. Bij Smalle waterweegbree is waargenomen dat de bloemkroon dan gesloten blijft en er na zelfbestuiving onder water toch vruchten worden gevormd (cleistogamie). Ook worden bij beide soorten onder water geheel geopende bloemen aangetroffen, waarin kiemkrachtige zaden zitten. Of, en zo ja hoe, bevruchting heeft plaatsgevonden is onbekend.

Fluctuerende waterstanden

Waterplanten kunnen te maken krijgen met plotseling sterk stijgende waterstanden, waardoor de bloeiwijze onder water verdwijnt. Bij "onderdompeling" kunnen dan door zelfbestuiving of zaadvorming zonder bevruchting meestal toch nog kiemkrachtige zaden worden gevormd. Bij Waterranonkels is er soms in de ondergedoken gesloten bloemen een gasbel te zien, waarbinnen zelfbestuiving kan plaatsvinden. Ook is het mogelijk dat de bloem zijn pollen even

droog houdt in afwachting van drogere tijden. Bij de geheel onder water groeiende Snavelruppia is zelfbestuiving in een gasbel zelfs regel. In de tweeslachtige bloemen wordt een gasbel gevormd en het pollen beweegt over het gas-water grensvlak van helmhok naar stempel. Ook bij ondergedoken bloemen van Fonteinkruiden is deze vorm van zelfbestuiving waargenomen.

Vegetatieve voortplanting

Vergeleken met lucht heeft water enkele nadelen in verband met de verspreiding van pollen. In lucht kunnen pollen zich in principe onbeperkt verspreiden. In water blijft de verspreiding beperkt tot de afmetingen van het waterlichaam en vooral in stilstaand water is de verspreiding van pollen beperkt. Bij veel ondergedoken waterplanten, enkele uitzonderingen als o.a. Haaksterrenkroos en de éénjarige Zannichellia en Klein nimfkruid daargelaten, is vegetatieve verspreiding door middel van stengel-fragmenten en/of winterknoppen (turionen) dan ook veel belangrijker dan verspreiding met zaden en vruchten. Voor enkele tweehuizige soorten zit er ook niets anders op. Van de niet oorspronkelijk inheemse Smalle- en Brede waterpest (*Elodea canadensis*) zijn in Nederland alleen vrouwelijke planten ingevoerd en van *Egeria (Egeria densa)* alleen mannelijke. Met name de zeer algemene Smalle waterpest illustreert goed de potentie van vegetatieve verspreiding bij waterplanten.

Tekst: Ruud Beringen, Michiel Verhofstad en John Bruinsma

Bron:

Cook, C.D.K., 1988. Annals of the Missouri Botanical Garden 75(3): 768-777.