
HET ZULTJE DER EUROPESE ORCHIDEEËN NADER BEKEKEN

Jean CLAESSENS en Jaques KLEYNEN

Keywords

Polliniën, pollinarium, stempel, rostellum, viscidium, caudiculae, anthere, filament, staminodiën, bursiculae, klinandrium, auriculae, monaden, tetraden, massulae, elastoviscine.

Zusammenfassung

In diesem Artikel beschreiben die Autoren die verschiedenen Teile des Säulchens. Es wird sowohl auf die Funktion dieser Teile als auf die phylogenetischen Aspekte eingegangen.

Summary

The article treats the different parts of the gynostemium. The function of these parts is discussed as well as the phylogenetic aspects.

Résumé

L'article traite les différentes parts du gynostème. On décrit la fonction de ces parts ainsi que l'aspect évolutionnaire.

1. Inleiding

Eén van de opvallendste kenmerken waarin de orchideeën zich onderscheiden van de andere plantenfamilies is, naast de typische bouw van de bloem, de opbouw van de geslachtsorganen. Meeldraad en stamper zijn verenigd tot één orgaan, het gynostemium oftewel zultje. In het navolgend artikel willen wij de verschillende onderdelen van het zultje bespreken, waarbij ook phylogenetische aspecten belicht zullen worden.

2. Ontwikkelingsgeschiedenis van de orchideeënbloem

Om opbouw en functie van de onderdelen van het zuiltje beter te begrijpen, is het goed om te kijken naar de -vermoedelijke- ontwikkeling, die de orchideeënbloem heeft doorgemaakt. Doordat er nauwelijks fossiele vondsten van orchideeën bekend zijn, is de navolgende ontwikkelingslijn van de orchideeën een hypothetische, afgeleid uit de meer of minder primitieve kenmerken van de tegenwoordige orchideeën. De beschrijving is gebaseerd op de publikaties van Dressler (1987, 1991).

Algemeen wordt aangenomen, dat de oervorm van de moderne orchidee een lelieachtige was, waarvan het bloemsteeltje of vruchtbeginsel al 180° gedraaid was, net als bij de meeste van de tegenwoordige orchideeën. Het perianth was min of meer buisvormig.

Dressler (l.c.) gaat bij deze 'oerorchideeën' uit van bestuiving door wespen en vooral door bijen (of een gemeenschappelijke voorouder van beide). Bijen zijn goede bestuivers, omdat ze niet alleen in de eigen behoefte moeten voorzien, maar ook stuifmeel en nectar voor hun nageslacht verzamelen. Sociale bijen zorgen daarenboven ook voor een wintervoorraad. Het is bekend, dat bijen vooral bepaalde typen bloemen bezoeken, waaronder ook buisbloemen. Ze hebben een voorkeur voor zygomorphe (tweezijdig symmetrische) bloemen met een landingsmogelijkheid, vaak met een onderlip (Hess 1990). De bezoeken-de insecten landden steeds op het onderste kroonblad en kropen dan in de bloem op zoek naar stuifmeel en nectar.

Bij een dergelijk vast bezoekpatroon van de bloem konden alleen de dorsale meeldraden hun stuifmeel op een zinvolle plaats afgeven. Het stuifmeel dat op de buik of aan de zijkant van het insect tercht kwam, kon immers niet in contact komen met de in het midden van de bloem vooruitstekende stempel. Door de min of meer horizontale positie van de bloem tengevolge van de draaiing van bloemas of -steeltje bleven de insecten immers onder in de bloem naar voedsel zoeken.

Doordat ze hun functie verloren, werden de zijdelingse meeldraden onderdrukt en verdwenen ze zelfs geheel tijdens de evolutie. Daardoor zijn er van de oorspronkelijke zes meeldraden slechts drie over, die echter niet alle drie volledig ontwikkeld zijn. De onvruchtbare meeldraden noemt men *staminodiën*. Ze kunnen in een orchideeënbloem zichtbaar zijn als vleugelachtige uitsteeksels (denk bijv. aan het schildvormig staminodium bij *Cypripedium calceolus*, zie foto 4) of als staminodiaalpunten die links en rechts van de stempel bij sommige *Ophrys*-soorten zichtbaar zijn.

Tegelijkertijd met het verdwijnen van de zijdelingse meeldraden heeft het onderste kroonblad zich ontwikkeld tot een lip, die een geschiktere landingsplaats voor de insecten vormde. Het is duidelijk dat de ene ontwikkeling de andere versterkte.

Een cruciaal punt in de ontwikkeling van een lelieachtige tot orchidee vormde de plaatsing van stempel en meeldraad. Deze ontwikkeling was alleen maar mogelijk, indien de meeldraad verder naar voren stak dan de stempel. Want alleen dan werd het mogelijk, dat een insect bij het verlaten van de bloem eerst tegen de stempel en vervolgens tegen de meeldraad stootte. Doordat de rug van het insect kleverig was van het stempelslijm, bleef er extra stuifmeel op zijn rug plakken. Hoe groter de hoeveelheid stuifmeel was, die in

één keer vervoerd kon worden, des te groter was de kans op een succesvolle bestuiving van de orchideeënbloem. Zodoende werd een ontwikkeling in de richting van compacter stuifmeel in gang gezet.

Door functionele aanpassingen aan de bestuiver en de bestuivingswijze zijn de vrijstaande stempel en meeldraad geëvolueerd in de richting van het tegenwoordige orchideeënzuiltje.

3. Rostellum en stempel

Het is duidelijk dat bij een steeds compacter worden van het stuifmeel de wijze van bevestiging en transport steeds belangrijker werd. De orchideeën ontwikkelden een alles of niets-strategie; er werden steeds grotere hoeveelheden stuifmeel in één keer meegenomen. Zoals gesteld, gebeurde dat in het begin heel primitief, doordat de rug van het insect met stempelvloeistof bedekt werd en zodoende transport van de in verhouding zware polliniën mogelijk werd.

Deze bestuivingswijze zien we nog bij één van de primitiefste geslachten van onze tegenwoordige orchideeën, namelijk *Cephalanthera* (zie foto 2). Hier wordt kleefstof afgescheiden door een smalle strook aan de bovenste stempelrand. Naar men aanneemt, heeft zich vanuit deze kleefstofzone een specifiek kleefstof producerend orgaan ontwikkeld, namelijk het **rostellum**. Bij het geslacht *Epipactis* is dit orgaan duidelijk te zien als een rond, melkwit knobbeltje aan de bovenste stempelrand (zie foto 3).

Zoals reeds eerder betoogd (Claessens & Kleynen 1991) heeft het rostellum bij *Epipactis* een belangrijke, dubbele functie. Naast verbindingsmiddel tussen insect en polliniën, dient het ook om zelfbestuiving te voorkomen. Stempel en polliniën zijn in de loop van de evolutie zo dicht bij elkaar komen te liggen dat de kans, dat stuifmeel op de stempel viel erg groot werd. Door de plaatsing van het rostellum en door de veranderde consistentie van het stuifmeel (waarover verderop meer) wordt zelfbestuiving meestal effectief voorkomen.

De orchideeënstempel bestaat gewoonlijk uit drie lobben (bij *Cypripedium calceolus* is deze driedeling heel goed zichtbaar). Darwin nam aan, dat de gehele middelste stempellob omgevormd was tot rostellum, maar studies (o.a. Vermeulen 1966) hebben aangetoond, dat de mediane stempellob wel degelijk een vruchtbare oppervlakte bezit, die vaak zelfs veel groter is dan de laterale stempellobben.

Veel mensen menen, dat de term rostellum alleen betrekking heeft op de rostellumklier bij *Epipactis*. Vanuit het basisidee van een specifieke plaats waar kleefstof wordt afgescheiden, hebben echter verdere ontwikkelingen plaatsgevonden.

Een volgende stap in de evolutie is de ontwikkeling van een **viscidium**, een kleefschijfje. Een viscidium is kleverig aan de ene zijde en heeft de polliniën reeds bevestigd aan de andere zijde. Een mooi voorbeeld van een afneembaar viscidium toont *Goodyera repens*: hier steekt de stempel spits vooruit en vormt het rostellum een vork met twee tanden, waartussen het viscidium gevormd wordt. Is de bloem bestoven, dan zijn de beide 'tanden' van die vork goed te zien (zie foto 1).

Bij de tribus der Orchideae (bestaande uit de groep *Habenaria*, *Platanthera*, *Gymnadenia* en *Orchis*, zie ook Claessens & Kleynen 1995, in voorbereiding), is een tweedelig viscidium ontwikkeld. Dat zijn dus de twee kleefschijfjes, zoals we ze bijv. bij *Ophrys* vinden (zie foto 5 en 13). Bij *Ophrys ciliata* (foto 13) is duidelijk te zien, hoe bij het linkse pollinarium het beursje al naar achter geklapt is. Het viscidium is bij het vrijgekomen pollinarium duidelijk zichtbaar.

Zoals gesteld, worden de twee kleefschijfjes door het rostellum gevormd. Als de kleefschijfjes ver uit elkaar staan, moet er toch een verbinding tussen beide bestaan. Dat is de zgn. **rostellumplooi**, een 'band' die bijv. bij *Platanthera chlorantha* duidelijk zichtbaar is boven de stempelholte. Staan de kleefschijfjes dicht bij elkaar, dan kunnen we zien dat de verbinding tussen beide geplooid is. Op de foto van *Orchis spitzelii* (foto 7 en 8) is die rostellumplooi duidelijk zichtbaar.

Bij onder meer het geslacht *Dactylorhiza* zijn de beide kleefschijfjes nog extra beschermd door een speciale voorziening, **het beursje** (*bursicula*). Het beursje is een zakvormig vliesje, waarin de kleefschijfjes zich ontwikkelen. Bij een bezoek duwt het insect met zijn kop tegen het beursje, dat aan zijn achterzijde scharnierend bevestigd is. Het beursje klapt naar achteren, waardoor de beide kleefschijfjes vrij komen en aan de kop van het bezoevende insect bevestigd kunnen worden (zie foto 9 en 10).

Bij het geslacht *Ophrys* zijn beide kleefschijfjes apart in een beursje opgeborgen. Dit functioneert op dezelfde wijze als het beursje bij *Dactylorhiza* (zie ook foto 5 en 13).

Een afwijkend rostellum vinden we bij het geslacht *Listera*. Hier hebben we te maken met een zeer gevoelig rostellum, op de foto zichtbaar als een vooruit stekend wit 'schuitje'. Bij de geringste aanraking 'spuit' een druppeltje kleefstof naar voren. Tegelijkertijd klapt het rostellum naar beneden, waardoor de polliniën in contact komen met de kleefstof (zie foto 11 en 12). Het duurt enige tijd voordat het rostellum weer naar zijn uitgangspositie teruggaat, daarbij de stempel die door het omlaaggeklapte rostellum bedekt werd, weer vrijmakend. Zelfbestuiving wordt zo voorkomen omdat het rostellum enige tijd vóór de stempel blijft hangen.

4. Polliniën en caudiculae

In de loop der tijden is de structuur van het stuifmeel steeds vaster geworden, wat resulteerde in polliniën, die als geheel verwijderd en vervoerd konden en kunnen worden, zonder dat ze hun samenhang verliezen.

Het minst 'orchideeënachtige' uiterlijk onder de Europese orchideeën heeft het stuifmeel van *Cypripedium calceolus*. Hier wordt een kleverige massa gevormd waarin geen pollenkorrels te onderscheiden zijn. De pollenkorrels zijn hier los, niet met elkaar verbonden en worden **monaden** genoemd.

Bij alle andere Europese geslachten zijn de pollenkorrels tot een meer of minder samenhangend pakketje verenigd. Bij een aantal soorten zijn de pollenkorrels steeds als een pakje van vier verenigd; men spreekt hier van **tetraden** (bijvoorbeeld de pollenpakketjes van *Neottia nidus-avis*, foto 6). Zijn meer pollenkorrels in één pakketje verenigd, dan

hebben we te maken met *massulae* (zie foto 13 en foto 14). De pollenkorrels, al dan niet verenigd in grotere eenheden, worden bijeen gehouden door een elastische, doorzichtige stof, *elastoviscine*.

De samenbundeling van pollenkorrels is een aanpassing aan het grote aantal eicellen dat bevrucht moet worden. Voor een goede kruisbestuiving is dus een goede samenhang van de pollenkorrels, en dus voldoende vorming van elastoviscine nodig. Een lossere structuur van de pollenkorrels vinden we bij de zelfbestuivende soorten, zoals bijv. *Neottia nidus-avis* (zie foto 6).

In de loop van de ontwikkeling is de afstand tussen polliniën en viscidia (kleefschijfjes) groter geworden. Om beide toch met elkaar te verbinden werden uit elastoviscine ook verlengingen van de polliniën gevormd, de *caudiculae* oftewel de staartjes. De caudiculae hebben een dubbele functie: enerzijds fungeren zij als verbindingsmiddel tussen polliniën en viscidium, anderzijds vormen ze het zwakke punt, letterlijk het breekpunt tussen beide. Er bestaat een nauw luisterend samenspel tussen viscidium, caudiculae en polliniën enerzijds en de stempel anderzijds. De verbinding tussen de eerste drie moet sterk genoeg zijn om transport mogelijk te maken. Maar van de andere kant moet het stempelslijm ook zo'n trekkracht bezitten, dat óf het hele pollenpakketje ineens wordt afgezet (met het staartje als breekpunt) óf voldoende pollenkorrels, verenigd in tetraden of massulae, worden achtergelaten. Ook moeten kleefschijfje, staartje en pollenkorrel (samen ook wel *pollinarium* genoemd, zie foto 14), bestand zijn tegen veegbewegingen van een insect, dat zich in zijn bewegingsvrijheid beperkt voelt. Wie wel eens gezien heeft hoeveel moeite bijen of wespen doen om die last kwijt te raken, beseft hoe subtiel het evenwicht tussen voornoemde factoren is (zie ook foto 13, pollinarium van *Ophrys ciliata*).

Polliniën kunnen in hun geheel (met caudiculae als breekpunt) óf in gedeelten op de stempel afgezet worden. Gebeurt dit laatste, dan is het aantal bevruchte eicellen weliswaar minder, maar er kunnen met één pollinarium meer bloemen bestoven worden. We zien die 'verbrokken' van de polliniën dan ook vooral bij soorten waarbij de pollenkorrels in massulae verenigd zijn. Hierbij heeft immers een samenballing van pollenkorrels plaatsgevonden, waardoor toch zeer vele eicellen bevrucht kunnen worden.

Omdat polliniën en stempel bij de meeste orchideeën ruimtelijk gescheiden zijn (de polliniën bevinden zich meestal boven de stempel, zie ook foto 8), moeten ze van positie veranderen om bij de volgende bloem op de stempel te belanden. Daarom maken veel polliniën tijdens het transport een voorwaartse of zijwaartse beweging.

Vorm en plaatsing van de kleefschijfjes zijn vaak afgestemd op de voor deze soort specifieke bestuiver. Bij *Anacamptis*, die bestoven wordt door vlinders, zijn de viscidia zó kort bij elkaar komen te staan, dat ze vergroeid zijn en een boogvormig viscidium vormen, dat op de tong van het insect vastgemaakt wordt (foto 15).

5. Anthere en klinandrium

Zoals we gezien hebben, is gedurende de evolutie bij de Orchidaceae slechts één vruchtbare meeldraad overgebleven, de mediane. De beide laterale meeldraden zijn steriel (staminodiën) of ontbreken. Bij de meeste planten bestaat de helmknop uit 4 stuifmeelzakjes. Bij bijv. *Epipactis* is duidelijk te zien, hoe de anthere in twee kamers verdeeld is, die verder ook beide een -zij het veel minder duidelijke- onderverdeling laten zien (zie Claessens & Kleynen 1991 p.29, foto 4 en p.37, foto 19). Er zijn dus schijnbaar 2 stuifmeelklompjes, maar deze zijn beide ook weer onderverdeeld. Dat is ook heel duidelijk te zien bij *Platanthera bifolia*. Indien men met een potlood(punt) of iets dergelijks een pollinarium verwijdert, ziet men, dat al heel vlug de beide helften uiteenwijken en alleen aan de top en de basis verbonden blijven.

Bij het geslacht *Epipactis* worden de rijpe polliniën in een ondiepe uitholling aan de bovenkant van het zuiltje gedeponerd, **klinandrium** genaamd. Bij een aantal soorten, *E. helleborine* bijvoorbeeld, is ook het klinandrium door een opstaande middellijst in twee helften verdeeld. Daardoor worden de polliniën in de juiste positie t.o.v. het rostellum geplaatst. Een goed ontwikkeld klinandrium voorkomt contact tussen polliniën en stempel en is dus een belangrijk kenmerk van de allogame *Epipactis*-soorten (zie ook Claessens & Kleynen 1991).

Het is duidelijk dat de vorm van de polliniën door de vorm van de anthere bepaald wordt. Bij de primitieve orchideeën (*Epipactis*, *Cephalanthera*) is nog een rest van de helmdraad, het zgn. **filament** te zien (zie foto 16). Tilt men de anthere van *C. rubra* op dan blijkt, dat deze met een vrij lang filament aan het zuiltje bevestigd is. Het bekende gat tussen de anthere en het zuiltje bij *E. leptochila* wordt veroorzaakt doordat een vrij lang filament de anthere naar voren plaatst. Bij de Orchideae is het filament niet meer te onderscheiden: anthere en zuiltje zijn volledig met elkaar vergroeid.

Bij de meeste soorten blijft de anthere aan het zuiltje bevestigd, ook na verwijdering van de polliniën. Sommige soorten (bijv. de Vandoideae met als Europese vertegenwoordiger *Corallorrhiza trifida*) hebben een anthere die slechts heel losjes aan het zuiltje bevestigd is en bij het verwijderen van de polliniën afvalt.

Typerend voor de Orchideae zijn de **auriculae** oftewel de oortjes. Lange tijd was de functie en oorsprong hiervan onduidelijk. Volgens Vermeulen (1966) dienen de auriculae als beschutting tegen slakkenvraat. Uit recente studies blijkt, dat de auriculae verlengingen van het filament of de basis van de anthere zijn (Kurzweil 1987 b).

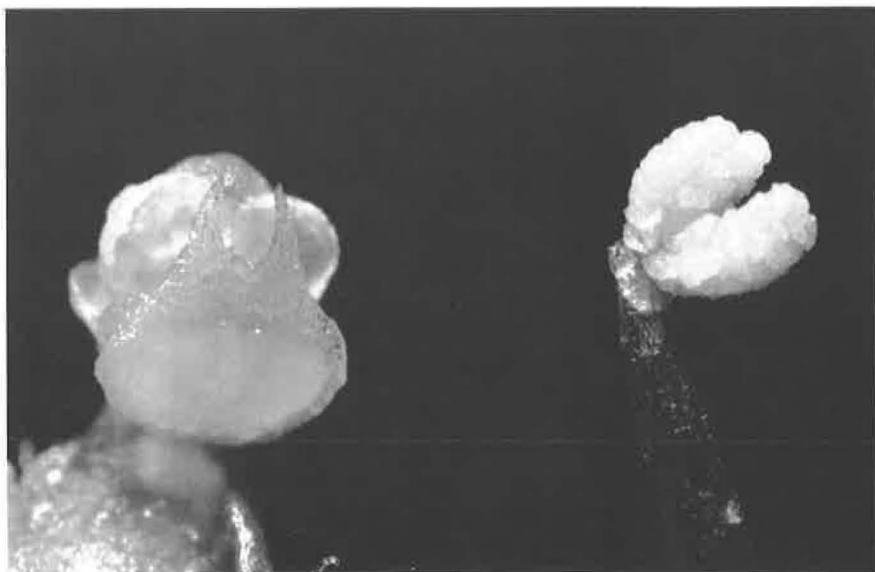
6. Literatuur

Claessens, J. & J. Kleynen 1991: Het geslacht *Epipactis* in de Benelux: bloembiologische beschrijvingen en soorttypische kenmerken. *Eurorchis* 3: 5-38.

- Claessens, J. & J. Kleynen 1994: The floral structure of the genus *Epipactis*. *Eurorchis* 92, Utrecht/Haarlem: 108-109.
- Claessens, J. & J. Kleynen 1995: Die Systematik der europäischen Orchideen, illustriert anhand von Makro-Fotos (in voorbereiding).
- Darwin, C. 1888: The various contrivances by which orchids are fertilised by insects. London, second edition.
- Dressler, R. 1987: Die Orchideen. Stuttgart.
- Dressler, R. 1993: Phylogeny and classification of the orchid family. Dioscorides Press, Portland, Oregon.
- Hess, D. 1990: Die Blüte, Ulmer, Stuttgart.
- Kurzweil, H. 1987 b: Developmental studies in orchid flowers II: Orchidoid species. *Nordic Journal of Botany* 7: 443-451.
- Vermeulen, P. 1958: Orchidaceae. In: *Flora Neerlandica* Bd.I, Fasc.5. Amsterdam.
- Vermeulen, P. 1966: The system of the Orchidales. *Acta Botanica Neerlandica* 15.
- Vermeulen, P. 1968: De systematiek van de orchideeën. *Orchideeën* 30 (1).

J. Claessens
Moorveld 3a
6243 AW Geulle

J.W.M. Kleynen
Pr. Constantijnlaan 6
6241 GH Bunde



1. *Goodyera repens*, onderaanzicht zuiltje met verwijderd stuifmeel



2. *Cephalanthera rubra*, vooraanzicht zuiltje



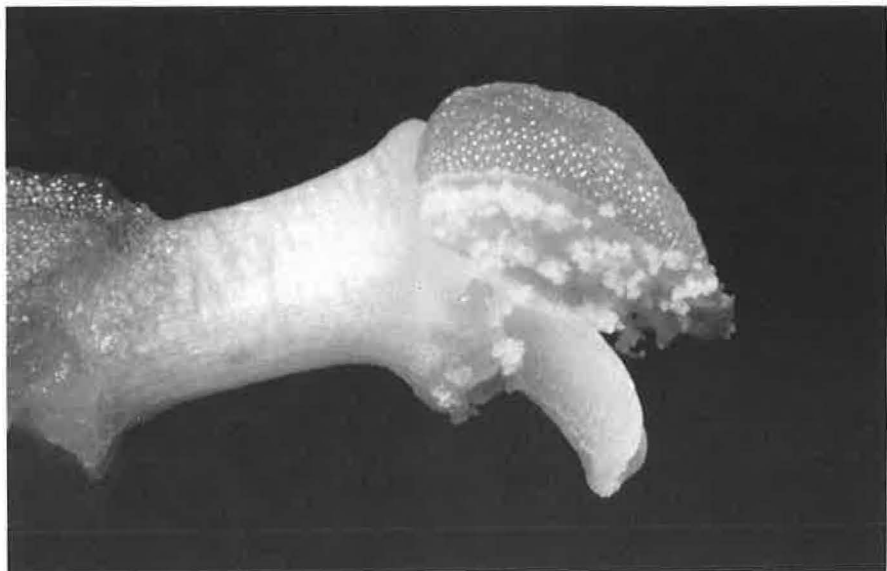
3. *Epipactis helleborine*, onderaanz. zuiltje



4. *Cypripedium calceolus*, zij aanzicht zuiltje



5. *Ophrys insectifera*, zij aanzicht



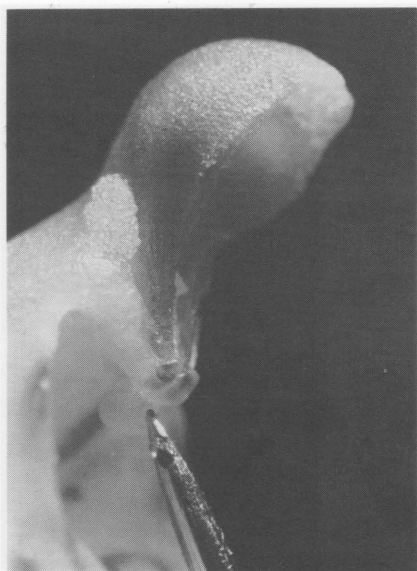
6. *Neottia nidus-avis*, zijaanzicht zuiltje



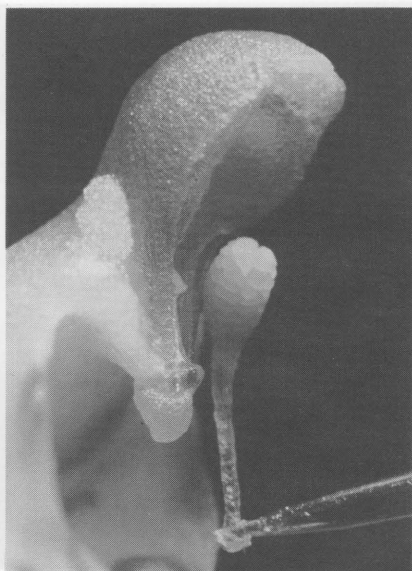
7. *Orchis spitzelii*



8. *Orchis spitzelii*, zijaanzicht



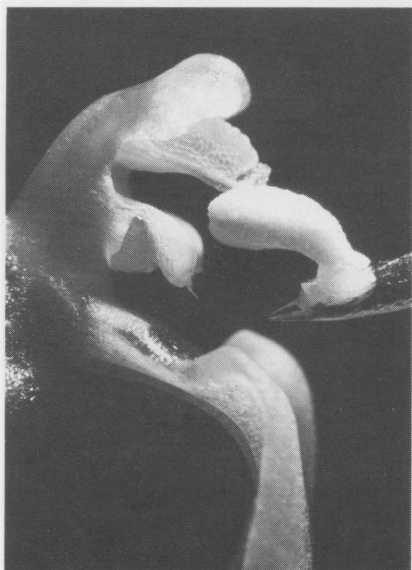
9. *Dactylorhiza fuchsii*, beursje naar achter geklapt. Kleefschijfjes liggen nu vrij.



10. *Dactylorhiza fuchsii*. Eén pollinarium verwijderd, beursje is teruggeklapt.



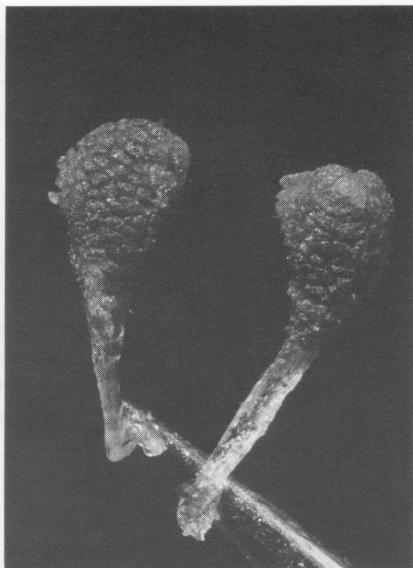
11. *Listera ovata*, zijaanzicht zuiltje



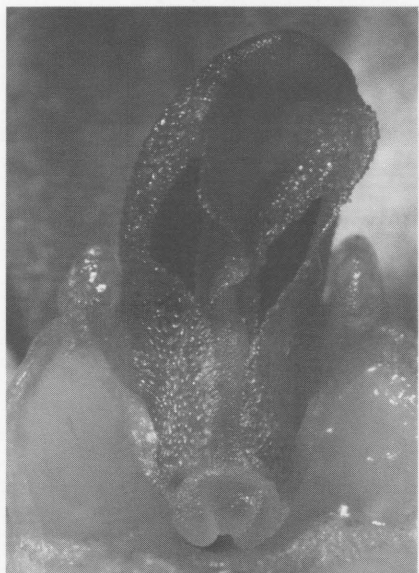
12. *Listera ovata*, polliniën verwijderd, rostellum omlaaggeklapt.



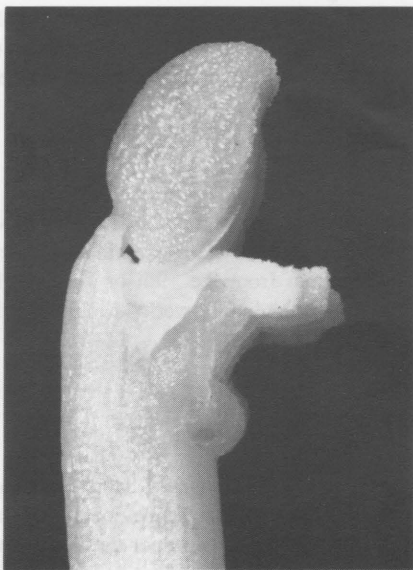
13. *Ophrys ciliata*



14. Polliniën van *Dactylorhiza praetermissa*.



15. *Anacamptis pyramidalis*, vooraanzicht zuiltje.



16. *Cephalanthera damasonium*, zijaanzicht zuiltje met goed zichtbaar filament