

OVER AFWIJKINGEN AAN ORCHIDEEËNBLOEMEN.

Wer könnte uns verärgern, wenn wir die orchideen monströse Liliaceen nennen wollten? (GOETHE 1819).

I. PELORIËN BIJ PLATANThERA BIFOLIA RCHB.



ALRIJK zijn de opgaven van pelorische *orchideeën*, zoo ook van het geslacht *Platanthera*. Aangezien ze echter zeer verspreid in de literatuur voorkomen, meende ik naar aanleiding van een vondst van pelorische *bifolia*'s de tot nu toe bekende feiten te moeten samenstellen.

Platanthera is een orchidaceëngeslacht, dat vele afwijkingen van den normalen bouw vertoont.

Deze labiliteit uit zich door het optreden van veranderingen in de vegetatieve organen, (teveel wortelbladen, teveel bracteeën, gewrongen stengel, vertakte of zijdelingsche inflorescenties) en in de bloemen. Onder deze afwijkingen nemen de peloriën een afzonderlijke plaats in, aangezien zij de geheele constructie van de bloem op een ander plan brengen en haar dikwijls vereenvoudigen.

Peloriteit (*πελωρ* = prodigium = monster), is het verschijnsel, dat een zygomorphe (= symmetrische) bloem, tot actinomorphie (= regelmatigheid) nadert, met als limiet de zuiver actinomorphe bloem. De peloriteit kan op verschillende wijzen veroorzaakt worden.

1e) De organen, die de zygomorphie veroorzaken, treden in grooter aantal op: *onregelmatige peloria*.

2e. De deelen, die de zygomorphie veroorzaken, worden niet gevormd: *regelmatige peloria*. Beide vormen kunnen compleet zijn of incompleet.

Een regelmatige pelorie van de eindbloem, bij een orchidee, is geconstateerd bij *Phalaenopsis Schilleriana*.

In het algemeen laat deze indeeling van *Masters* ons bij orchideeën in den steek. De deelen, die de zygomorphie veroorzaken, zijn namelijk zeer talrijk (lip, spoor, stempelzuil, rostellum, staminodiën etc.). Daar in geen van de bekende gevallen een zuivere actinomorphie op-

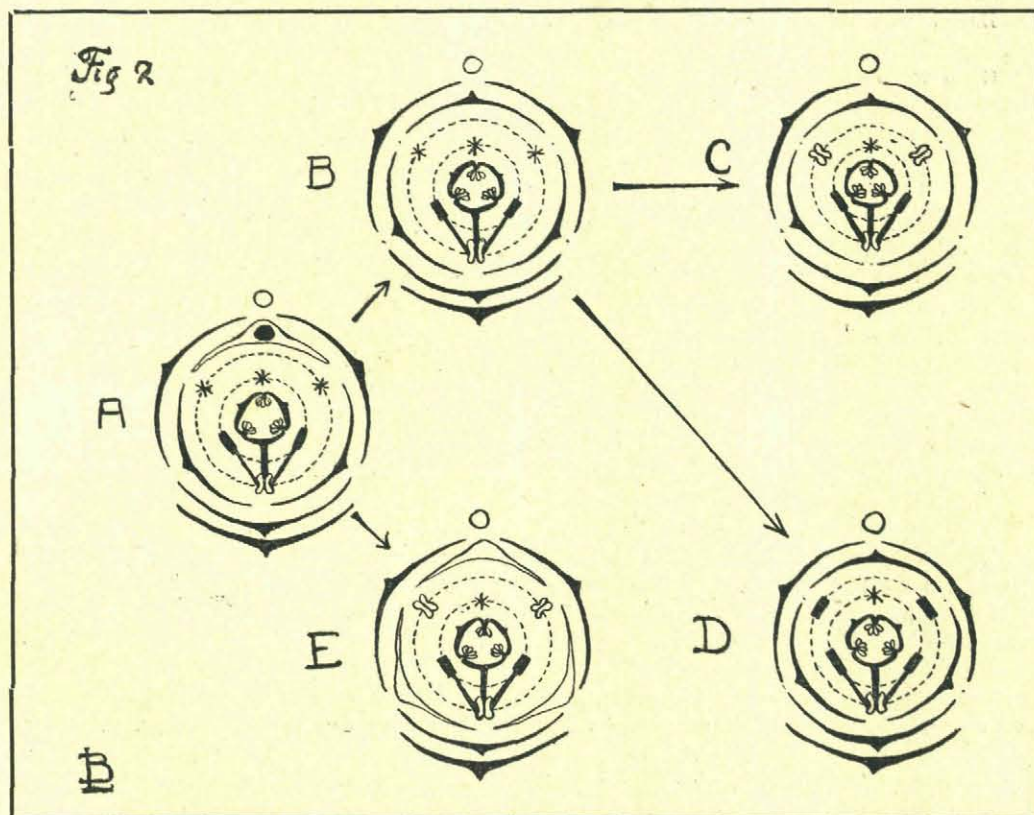


Fig. 1. Pelorie van *Platanthera bifolia* Rchb.

treedt, is [de volgende indeeling (van O. Penzig) beter. 1e. *Labellumpeloriën*. Alle petalen (bloemdekbladeren) zijn lipvormig. 2e. *Petaalpeloriën*. Alle petalen zijn bloembladachtig.

Deze indeeling drukt echter slechts ten deele de verhoudingen uit, zooals ze zich bij pelorische orchideeënbloemen voordoen.

De twee vormen, door Penzig aangenomen, zijn te beschouwen als laatste, actinomorphe termen van twee reeksen, die beide tot beginterm hebben de normale bloem. Trapsgewijze worden de verschillende kransen der bloem door de peloriteit aangedaan. Theoretisch kan men dus de volgende gevallen aannemen: 1e. *Incomplete petaalpelorie*. Twee buitenste kransen



A, Diagram van de normale bloem. B, Pelorie Nijkerk. C, Pelorie R. Brown. D, Pelorie H. N. Ridley.
E, Pelorie Penzig (Nervi).

van bloembladachtige deelen, geen spoor; 2e. *Complete petaalpelorie*. Als 1e, doch ook de anders gereduceerde meeldraden ontwikkeld; 3e. *Incomplete labellumpelorie*; 4e. *Complete labellumpelorie*.

Intermediaire vormen tusschen 1 en 2 en tusschen 3 en 4 kunnen voorkomen.

Op een veenachtige heide nabij Nijkerk trof ik Juni 1916 een achttal exemplaren aan van *Platanthera bifolia* Richb. die sterk afweken van den normalen vorm. Fig. I geeft het type weer. De buitenste krans van het bloemdek vertoont gelijkgevoormde bladen, die evenals de binnenste, bloembladvorm hebben. Door dien vorm van de lip ontbreekt ook de spoor.

Door het ontbreken van de spoor krijgt de plant een geheel ander aanzien, zoodat men haar op het eerste gezicht voor een nieuwe soort zou houden.

Hoequart beschreef een pelorische vorm van *Orchis Morio* als een nieuwe soort: *Scrapias athenensis*! Wel een bewijs, dat het misvormd zijn van de pelorische orchidee dikwijls niet op het eerste gezicht blijkt.

De door mij gevonden planten waren verder gekenmerkt door groote bracteen en een eenigszins ziekelijk uiterlijk (Roestzwamachtige vlekken).

Opmerkelijk was ook de gestoorde resupinatie (=omdraaiing van de bloem). Dit feit veroorzaakte, dat er geen twee bloemen in den tros denzelfden stand tegenover de as hadden. De stempelzuil was normaal evenals de meeldraden. Bij dit laatste kwamen de gereduceerde meeldraden zeer geprononceerd uit.

Bovenbeschreven vorm is dus het type van de *Incomplete petaalpelorie*.

Gaan we nu na welke vormen er in de literatuur beschreven zijn. Van den normalen vorm (fig. 2 A) zijn, zooals boven is duidelijk gemaakt 2 reeksen af te leiden.

Beschouwen we eerst de *petaalpelorie*. 1e *Alleen het bloemdek pelorisch*. Sievert beschrijft een door hem gevonden *bifolia* als volgt:

»Die Blättern des innern und äuszern Perigons sind unter sich fast konform. Der Sporn fehlt gänzlich, das Labellum ist verkürzt, wodurch die Blumenhülle eine regelmässige Gestalt erhält«.

Deze plant werd gevonden bij Zobten in Silezië (1848).

Velenovsky vermeldt het voorkomen van spoorloze *P. viridis* in Bohemen; Heinricher van *P. bifolia* in Oostenrijk.

Deze vormen zijn waarschijnlijk identiek aan die, welke ik bij Nijkerk aantrof.

De meeste gevallen, waarop de literatuur betrekking heeft, zijn echter incomplete petaal peloriën, waarbij 2e ook het androceum (de meeldraden) geheel of gedeeltelijk is aangedaan. O. Penzig vestigt hierop de aandacht, terwijl ook R. Brown zegt, dat de meeste door hem gevonden peloriën bij »*Habenaria bifolia*« triandrisch waren (d. i. met 3 ontwikkelde meeldraden).

Fig. 2 C geeft dit type weer.

Verdere voorbeelden op te te noemen zou nutteloos zijn.

Een overgang tusschen de beide bovenbeschreven vormen treffen we bij H. N. Ridley aan. (fig. 2 D) Hij zegt in zijn beschrijving van een pelorische *bifolia* onder meer:

»From the base of the column arise two white foliaceous bodies, ovate, oblong and obtuse, curved up in front of the column«.

Uit zijn verdere beschrijving blijkt, dat we hier te doen hebben met de draden van de twee zijdelingsche buitenste meeldraden, die anders nooit tot ontwikkeling komen. (De eenige groep orchideeën, die triandrisch is, is de *Neuwidiagroep* van de *Apostasiae*, volgens de systematici een primitieve groep). Het uiterste type van de reeks der petaalpeloriën, de actinomorphe bloem met zes vruchtbare meeldraden, vond ik niet in de literatuur beschreven. De vorm, die op dit geval het meeste gelijkt, is gevonden door Fr. Buchenau.

(Naast den normalen vorm en den Nijkerkschen vorm zijn de figuren van Buchenau overgenomen op fig 3, 3e rij)

De beschrijving betrof een exemplaar van *Platanthera montana*. Hier waren feitelijk alle meeldr. vertegenwoordigd n.l.: één als vruchtbare normale meeldraad; twee als onontwikkelde meeldraad staminodien (normaal); twee als kleefschijfjes op de stempelzuil (bij †); één als rudimentaire meeldraad van den binnensten krans (bij *). Dit, gevoegd bij het duidelijke rostellum, dat zeer veel gelijkt op de 2 lappen van de stempelzuil, geeft een type, dat zeer sterk nadert tot het normale type der Liliaceeën (afgezien van het onderstandig vruchtbeginsel!).

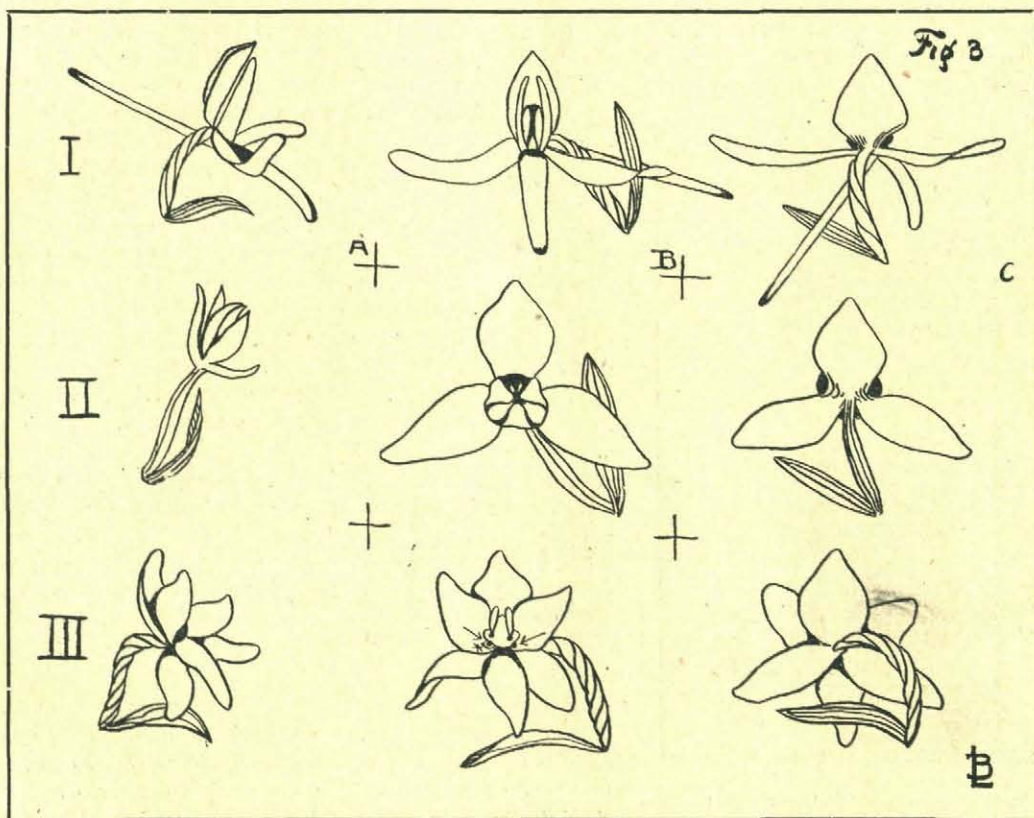
Masters merkt op: »When orchids are affected with irregular peloria it is the form of the labellum that is repeated.«

Hieruit zou men opmaken dat labellumpeloriën veel voorkomen bij *Platanthera*. Dit is

toch niet het geval. *Penzig* vond een labellumpelorie te *Nervi* (Italië) (Fig. 2). Deze vorm was triandrisch.

In de twee hypothetische reeksen ontbreken dus nog twee termen n.l.: De incomplete labellumpelorie en de hexandrische labellumpelorie. De reeks der petaalpeloriën is in de literatuur rijk vertegenwoordigd, van de andere reeks vond ik slechts één representant.

Het optreden van pelorische bloemen schijnt in verband te staan met een gestoorde resupinatie (omdraaiing der bloemknoppen). In zes gevallen kon ik die controleren:



I. Bloem van de normale bifolia. II. Idem pelorie Nijkerk. II. Idem pelorie *P. montana* (naar Buchenau).

1) Bij het door mij gevonden exemplaar van *P. bifolia* varieerde de draaiing van het vruchtbeginsel van $0-30^{\circ}$.

2) Bij een in dit artikel beschreven exemplaar van *Orchis incarnata* varieerde die hoek van $0-180^{\circ}$ (Fig. 5). *M. D. Clos* en *M. Ch. Morren* vermelden iets dergelijks.

3) *Clos* over een pelorie van *Orchis laxiflora*: »les fleurs du bas de l'inflorescence étant résupinees, les supérieures droites»....

M. Ch. Morren over een petalodie van *Orchis Morio*: »— — »Toutes les fleurs n'ayant pas subi de mouvement de résupination, étaient naturellement placées à l'envers des autres fleurs d'Orchis, c'est à dire le labellum en haut.«

5) *F. Vollmann* over een petaalpelorie van *Orchis mascula*. Vruchtbeginsel verschillend sterk gedraaid. Bovendien Pucciniavlekken op de bladen (zie verder).

In de vijf bovenstaande gevallen is de draaiing minder dan normaal.

6) Meer dan normale resupinatie beschrijft Buchenau bij *P. montana*:... »Fruchtknoten sehr stark tordiert«... Andere auteurs vermelden niets omtrent de resupinatie van de door hen gevonden peloriën.

Het ligt dus voor de hand om een verband te zoeken tusschen het uitblijven van de resupinatie en de peloriteit. Uit het feit, dat peloriën erfelijk zijn, blijkt reeds, dat erfelijke constitutie haar optreden kan bepalen. In de tweede plaats kunnen uiterlijke omstandigheden peloriën veroorzaken. *Peyritsch* heeft deze twee condities reeds scherp geformuleerd. Hij verkreeg peloriën bij *Galeobdolon*, *Lamium* door een excessieve belichting. *Hoffmann* trachtte door bloemknoppen loodrecht te plaatsen peloriën te verkrijgen. Dit gelukte hem echter niet. Zooals *Goebel* (*Organographie*) opmerkt waren de organen reeds te ver gevormd.

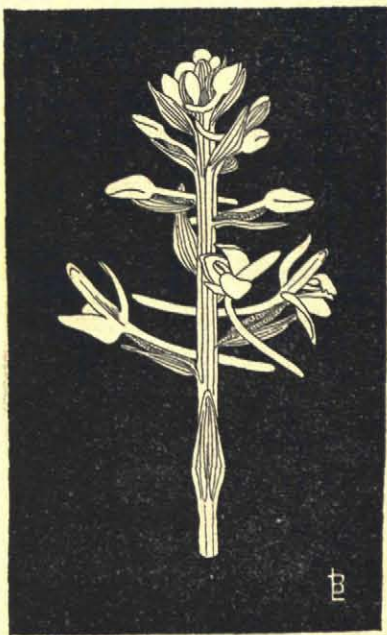


Fig. 4. Ongeresupineerde tros van *P. bifolia* (3 weken klinostaat).

Aangezien echter vaak een eindstandige bloemknop, die ten opzichte van de zwaartekracht een uitzonderingspositie inneemt pelorisch is (*Digitalis*, *Leonuris*, *Antirrhinum*) schijnt er toch een verband te bestaan tusschen zwaartekracht en peloriteit. Waar *Goebel* nu de oorzaak van peloriteit zoekt in het orgaanvormend enzym in den zin van *Beyerinck* zou het niet zoo geheel uit de lucht gegrepen zijn, wanneer er een hypothese werd opgesteld, die aannam dat deze enzymen onder den invloed van de zwaartekracht worden gevormd. Dat in de plant stoffen worden gevormd onder den invloed van de zwaartekracht is aangetoond door *Czapék*. Wanneer dit waar zou blijken te zijn, zou men peloriteit kunnen wijten aan verminderde gevoeligheid van de bloem voor zwaartekracht door erfelijke oorzaken, hetzij door het vernietigen van het orgaanvormend enzym, dat door de zwaartekracht ontstaan is. Dit laatste kan b.v. geschieden door parasieten. Vele peloriën hadden een ziekelijk uiterlijk.

Voor de »zwaartekracht«-hypothese der peloriën pleit m. i. de afhankelijkheid der resupinatie van de zwaartekracht. *Hofmeister* heeft dit het eerste opgemerkt. Hij meende echter gevonden te hebben, dat licht een tweede conditie was voor de resupinatie. *Pfitzer* constateerde de draaiing echter ook in het donker, evenals *F. Noll*, die het verschijnsel het uitvoerigste onderzocht heeft. *Noll* liet een *Orchis* 4 maanden om een horizontale

as draaien. De resupinatie bleef uit.

Om deze proef te controleeren plaatste ik een exemplaar van *Platanthera bifolia* plm. 3 weken voor den bloei op een horizontale klinostaatas. Een tweede plant bracht ik in het donker. De spoor is in dat geval al geheel gevormd, zoodat van een diepgaande verandering in de bloem niet veel sprake kan zijn. Het bleek dat de plant, die aan de zwaartekracht onttrokken was, geen enkele bloem deed draaien. Fig. 4 geeft een beeld van de bloemtros (naar een fotografie). De bloemen staan alle »op den kop«, de spoor naar boven evenals de lip. De controleplant in het donker vertoonde duidelijke resupinatie. De omgedraaide bloemen schijnen alle aantrekkelijkheid voor insecten verloren te hebben. Bij alle peloriën die ik vond tenminste waren alle stuifmeelklompjes nog aanwezig. Het is voor een insect ook onmogelijk om een dergelijke bloem te bezoeken, tenzij het dier zelf op zijn kop ging staan.

Gesteld dat nu een *Platanthera* eens gedurende 2 jaar (dus van bloemvorming tot bloei)

OVER AFWIJKINGEN AAN ORCHIDEEËNBLOEMEN.

21

op de klinostaat kon staan. Mogelijk is het dat men in dat geval een pelorie kreeg.

Om de peloriteit verder te onderzoeken zou men gebruik kunnen maken van kruisingsproeven. Hiervoor is juist *Platanthera* een buitengewoon gunstig object, daar ze zich uitstekend kruisen laat (het is de eerste orchidee waarbij kunstmatige bevruchting succes had; J. K. Wachter 1799).

Bij alle petaalpeloriën was de spoor verdwenen en het labellum verkort. De lengte van spoor en labellum (deelen van eenzelfde orgaan!) moeten dus in veel nauwer correlatie staan als b.v. labellum en overige bloembladen.

De lengte van de spoor varieerde van 14 tot 26 mM., die van het labellum van 6—10 mM., die van een zijblad 4—8 mM.

Het meest waarschijnlijke acht ik de volgende verklaring voor de oorzaak van de door mij gevonden peloriën.

1e. Aangezien ik plm. 500 M. van de vindplaats der *Platanthera*'s in 1911 een pelorische *Gymnadenia conopsea* vind, neem ik een uitwendige oorzaak aan. 2e. Deze oorzaak is hoogst waarschijnlijk van parasitaire aard (roestvlekken op de bladen, die verschillende auteurs bij pelorische orchideeën vinden).

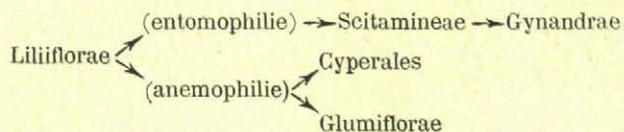
Gedurende twee jaren heb ik de vindplaats kunnen terugvinden. Zomer 1918 was geen enkele pelorie meer aanwezig.

Omtrent de phylogenetische beteekenis van de pelorie oordeelt men zeer verschillend. O. Penzig kent aan de pelorie een groote systematische en morphologische waarde toe. Strasburger maant tot groote voorzichtigheid bij het gebruiken van teratologisch materiaal in het algemeen. Zouden de feiten phylogenetisch geïnterpreteerd mogen worden, dan zouden twee regels, die v. Wettstein oppert, steun vinden in de »pelorienreeksen» van *Platanthera*:

1e. Zygomorphe bloemen zijn in natuurlijke ontwikkelingsreeksen steeds van actinomorfe af te leiden (l.c. pg. 487, 2e. De *Gynandreae* zijn een spruit van de *Liliiflorae*, ontstaan door aanpassing aan entomophilie (l.p. pg. 782).

De oude auteurs (zie motto van Goethe) staan geheel op dit standpunt. Masters spreekt aangaande de peloriën dan ook over »epanody» i.e. »return to normal conditions». Goebel spreekt van »terugkeer tot den primitieven toestand».

De natuurlijke ontwikkelingsreeks gaat volgens de meeste systematici:



Ook in tusschenliggende étappen (b.v. *Amaryllidaceae*) werden Liliacee-achtige vervormingen opgemerkt. Zoo b.v. niet zelden de ontbrekende krans meeldraden bij *Iris*-etc. Over het optreden van de resupinatie bij de *Gynandreae* schrijft Noll:

— »Sind nun Epiphyten mit herabhängende Spindel die nächsten Stammpflanzen unserer und aller Erdorchideen, dann löst sich die Frage (n.l. der Resupination) in einfacher Weise. Die Blüten sind durch die Akroskopie des Labellum so angelegt, dass sie ohne eigenes Zutun sich von vorneherein in normaler Stellung entwickeln und entfalten«....

Deze kwesties zijn echter zoodanig met aanpassingstheorieën samengevlochten, dat er zonder meer geen conclusies uit te trekken zijn. Waarom resupineert dan de aardorchidee *Malaxis* b.v. 360° en andere in het geheel niet? Toch worden deze orchideeën door insecten bezocht en is zelfbestuiving uitgesloten. Hier heeft de natuur op een andere wijze haar doel bereikt. Resupinatie over 180° is dus niet de eenige oplossing. Voor mij is het hoofddoel geweest een logisch idee te vinden, te midden van de massa teratologische feiten, die zonder in verband in de literatuur vermeld waren.

Of de idee, die ik meende dat deze feiten verbond, juist is, waag ik niet te beslissen. Zij sluit zich in ieder geval goed aan bij de tot nog toe bekende feiten.

II. STAMINOMANIE BIJ ORCHIS INCARNATA L.

6) In de terminologie voor de bloemenmonstrositeiten worden vele namen gebruikt, als *petalomanie*, *cheilomanie*, *cératomanie* etc., die aanduiden dat een bepaald orgaan in abnormaal groot aantal is gevormd.

Zoo is de naam *staminomanie* gerechtvaardigd daar, waar niet alleen de twee kransen gereduceerde meeldraden hersteld worden, maar ook het bloemdek geheel of gedeeltelijk is omgevormd tot voortplantingsorganen. Deze afwijking komt vrij veel bij Orchideeën voor en is, voor zoover ik kan nagaan, beschreven voor de geslachten *Ophrys*, *Neottia* en *Orchis*.

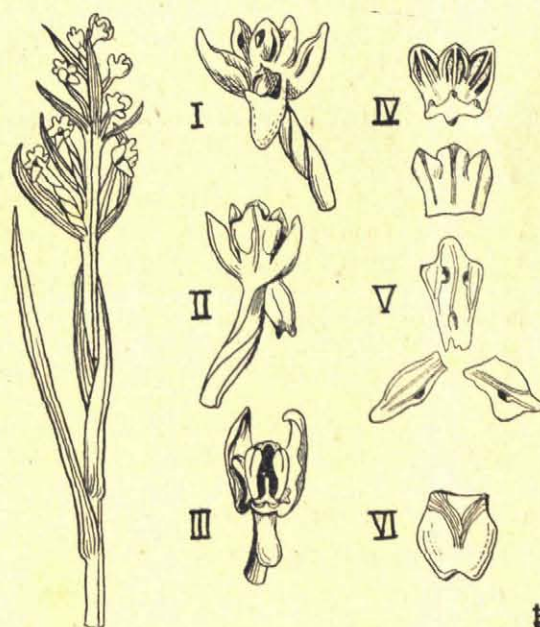


Fig. 5. Staminomanie bij *Orchis incarnata*. I. Bloem van voren. II. Id. van achteren. III. Staminomanie bij *Orchis mascula* (naar Th. Wolf). IV. Gynostemium en twee laterale petalen (voor en achter). V. Buitenste perianth. VI. Labellum opengesneden.

1) *R. Brown* citeert een artikel van *M. His*, waarin een monstreuze *Ophrys apifera* wordt beschreven, waarbij de drie binnenste bladen van het bloemdek (in meeldraden waren veranderd). 2) *R. Brown* vond bij *Neottia picta* de binnenste perianthbladen eveneens tot meeldraden gevormd. 3) *Z. Wolf* beschrijft een exemplaar van *Orchis mascula*, waarbij de beide laterale bladen van het binnenste perianth beide poliniën droegen. Een afbeelding is overgenomen op fig 5, III, (*Gynostemium* en binnenste perianth).

De meest radicale staminomanie trof ik echter aan bij een exemplaar van *Orchis incarnata* L., die tijdens een botanische excursie op Terschelling Juni 1918 werd gevonden.

Voor zoover ik kon nagaan was het de eenige plant, die door de afwijking was aangedaan. Fig. 5 geeft een afbeelding.

De buitenste bloemdekbladen droegen resp. 2, 1 en 1 pollinium. (fig. 5 V). De binnenste ieder 2 polliniën (fig. 5 IV) uitgezonderd het labellum, dat er geen droeg. Fig. 5, IV geeft het gynostemium weer met de beide laterale bladen. Er zijn 4 stempels aanwezig. Het aantal

vruchtbladen was normaal evenals de eitjes. Het eigenaardigste was echter, dat de bloemen door insecten bezocht waren. Verschillende stuifmeelklompjes waren niet meer aanwezig, ofschoon men duidelijk kon zien dat ze gevormd waren geweest.

Dit feit viel te meer op daar de bloemen door de vervorming klein en onooogelijk waren geworden. De bloemen schenen dus nog niet haar aantrekkelijkheid te hebben verloren.

Ik meen een verklaring voor dit feit gevonden te hebben. Met het ongewapend oog viel bij iedere bloem al op een verhevenheid in de holte van het pantoffelvormige labellum. Deze verhevenheid blijkt na opensnijden van het labellum V-vormig te zijn (Fig. 5, VI).

Een mediane doorsnee door de bloem vertoonde bij geringe vergroting op deze verhevenheid een groot aantal min of meer knodsvormige haren. (Fig. 6, I). Bij sterkere vergroting bleken deze haren uitgegroeide epidemiscellen te zijn (Fig. 6 II) die, soms verspreid,

dan weer in groepen van twee of drie geplaatst waren. De haren bevatten groote kernen en kleine sterk lichtbrekende lichaampjes, die zich met Millonsreagens en sterk salpeterzuur kleurden en die ik daarom voor eiwitkristallen houdt (in de figuur zwart). Het geheel deed sterk denken aan de bekende afbeelding van O. Porsch van voederharen bij *Maxillaria rufescens* Lindl, dat schematisch is overgenomen in Fig. 6, III. Uit het artikel van Porsch blijkt dat deze voederharen als vervangingsmiddel voor den honing bij verschillende orchideeëngeslachten optreden.

Porsch vond in de meeste dier haren behalve eiwit ook vet, dat ik niet heb kunnen aantoonen. Aangezien de naam van dit haar zijn functie reeds uitdrukt, is het natuurlijk gevaarlijk, om in het geval van *Orchis incarnata* te spreken van voeding van insecten ter vervanging van den honing. Toch geloof ik, waar deze haren op een analoge plaats in de bloem optreden te moeten aannemen, dat er hier sprake is van hetzelfde verschijnsel. Dergelijke haren zijn gevonden bij de meest verschillende Orchideeëngeslachten (*Bifrenaria*, *Oncidium*, *Spiranthes*, *Cypripedium*). Blijkbaar hebben we hier te maken met een algemeene Orchideeëneigenschap, die bij »honingorchideeën« latent blijft, om daar, waar de honingproductie gestoord is, nu en dan op te treden.

De haren zijn behalve de aard van hun inhoud nog in zooverre verschillend van die bij *Maxillaria* beschreven, dat er hier geen membraamverdikking optreedt. Bovendien is de wand dik en geeft cellulosereactie.

Wat nu de interpretatie van de staminomanie betreft, zoo geloof ik, dat men hier nog voorzichtiger moet zijn dan bij de peloriën in het trekken van phylogenetische conclusies. Het omvormen van een bloemblad in een meel-draad is immers iets, dat bij zoovele heterogene plantengeslachten voorkomt, dat men er moeilijk gevolgtrekkingen uit zou kunnen maken. De Nymphaeaceeën waar dit feit als regel voorkomt, staan in zoo een verwijderd verband tot de Orchidaceeën, dat we hier bezwaarlijk van een »epanody« kunnen spreken. De kortste weg (wanneer we tenminste met *Drude* en *Sargent* de *Monocotyledonen* van de *Ranales* afleiden) zou zijn Nymphaeaceae → Helobiae → Liliiflorae → Scitamineae → Gynandrae. Een reeks, die wel een beetje lang is om nog te kunnen spreken van een »terugkeer tot normale condities«.

Amersfoort.

L. BAAS BECKING.

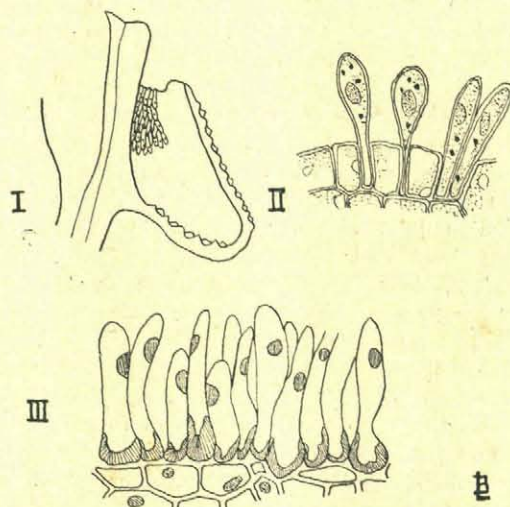


Fig. 6. I. Labellum doorgesneden ($\times 5$). II. Voederharen ($\times 100$). III. Idem bij *Maxillaria rufescens* (naar O. Porsch).

