

## CLEISTOGAMIE.

„Unter kleistogame Blüten im weitesten Sinne versteht man solche, bei denen die Befruchtung innerhalb der geschlossen bleibenden Blütenknospe vor sich geht" — Deze definitie van Goebel zullen wij als uitgangspunt nemen van ons overzicht.

De naam „cleistogamie" is voorgesteld door Kuhn in 1867. Wel had reeds Darwin de naam monoicodimorphisme voorgesteld, maar nieuwe onderzoekingen hadden aan het licht gebracht, dat sommige planten als regel *uitsluitend* cleistogaam bloeiden, zoodat deze naam voor een aantal gevallen niet doeltreffend was. Daar Darwin de grondlegger is van het onderzoek naar de „different forms of flowers" leek het Kuhn aanvankelijk moeilijk de nieuwe aanduidingen „cleistogamismus" en „flores cleistogamae" ingang te doen vinden, maar spoedig waren deze geheel ingeburgerd.

Het ligt voor de hand dat er geen scherpe grens is te trekken tusschen dergelijke bloemen en z.g. chasmogame, die voor of na een kortstondigen bloei zichzelf in gesloten bloem bestuiven. Het criterium zit dan ook in het gesloten *blijven*, waardoor elke bevruchting van buitenaf uitgesloten is.

Volgens von Mohl zijn cleistogame bloemen het eerst waargenomen en beschreven door Dillenius. Johannes Jacobus Dillenius leefde van 1687 tot 1747. Na het beeindigen van zijn studiën werd hij professor in Gieszen, maar in 1721 trok hij naar Engeland, waar hij directeur werd van den botanischen tuin der gebroeders Sherard te Eltham.

In 1732 verscheen zijn „Hortus Elthamensis". Daarin wordt een *Ruellia* beschreven, die Linnaeus later *Ruellia clandestina* zou noemen. Deze bloeide in het eerste jaar met zeer kleine, maar gesloten blijvende bloemen, die meeldraden en een stamper bezaten en tenslotte vruchten met kiemkrachtige zaden voortbrachten. Eerst in het tweede jaar verschenen groote, open bloemen. Hetzelfde verschijnsel vond Dillenius bij de door hem bij Gieszen ontdekte *Viola mirabilis*. In het voorjaar bloeide deze soort met ontwikkelde kroon en goed gevormde meeldraden en stampers. Deze open bloemen zetten evenwel slechts zelden vrucht aan in tegenstelling met kleine, gesloten blijvende bloemen, die *later* te voorschijn kwamen. Deze hadden geen kroon, maar wel vijf meeldraden. Dat iets dergelijks voorkwam bij *Ipomoea Pes tigridis* deelde hij ook mede. Hij had dit vroeger dikwijls gezien, maar evenwel verzuimd het te beschrijven en af te beelden. — Deze waarneming was, zooals later bleek, ongetwijfeld juist.

Bizondere betekenis kregen de cleistogame bloemen voor Linnaeus. Het was voor dezen van groot belang, om bij het bekend worden van nieuwe cleistogaam bloeiende soorten steeds de aanwezigheid van meeldraden en stampers aan te toonen, iets wat niet altijd even gemakkelijk was. Zelfs Torry en Gray meenden in 1836 nog, dat in sommige cleistogame bloemen van *Amphicarpaea* geen meeldraden voorkwamen. Ook de Candolle vond bij *Vicia amphicarpa* geen kroonbladen of meeldraden, hoewel er toch vrucht werd aangezet. Mohl twijfelde er dan ook niet aan, of de Candolle had ze over het hoofd gezien.

De organisatie van enkele dezer planten was dus schijnbaar in tegenspraak met de leer van de sexualiteit, die Linnaeus tot fundament van zijn systeem gemaakt had. De juistheid van deze leer was bij lange na nog niet algemeen erkend. Beroemde botanici als Dillenius, Tournefort en Siegesbeck geloofden er niet aan. Tournefort beschouwde de meeldraden dan ook als „capillamenta quaedam", wier werk in de excretie van verbruikte stoffen der bloem zou bestaan. („de verkeerde sappen worden door de meeldraden in de helmknoppen afgescheiden"), terwijl Dillenius nog in 1740 de meeldraden *futiliteiten* noemde, waarvan het voldoende was, dat zij het hoofd van één botanicus in de war hadden gebracht. Deze „ééne botanicus", Vaillant, hoogleeraar te Parijs, had in 1702 een oratie gehouden, die een krachtig gesteld pleidooi was voor de sexualiteit der bloemen. Wel had reeds Camerarius met enkele proeven deze trachten aan te toonen, wel had de Engelsche ridder Willington de kwestie aangepakt en den weg geopend voor Grew die in zijn *Anatome Plantarum* van 1685 het verschil der sexen en de bevruchting trachtte uit te maken, maar ingang had de reeds door Theophrastus begrepen sexualiteit niet kunnen vinden. Het was dus de taak van Linnaeus deze onbetwistbaar aan te toonen en zoo de fundamenteele plaats, die hij haar ingeruimd had, te verdedigen.

Wat nu de cleistogamie betreft, Linnaeus komt telkens in zijn geschriften weer op deze afwijkende bloemen terug. Het schijnt, dat hij eerst na herhaalde onderzoeken zich van de aanwezigheid der geslachtsorganen heeft kunnen overtuigen. Nog in 1743 meende hij dat *Ruellia clandestina* geen meeldraden of stampers heeft, maar nochtans vrucht aanzet, hoewel reeds Dillenius deze had beschreven en afgebeeld. In 1748 geloofde hij dit nog van *Campanula perfoliata*. Eerst in 1750 kwam Linnaeus met groote zekerheid op tegen de bewering, dat er planten zouden zijn, die zonder voorafgegaan bloei, vruchten zouden leveren. Alle planten waarvan men dit beweerde, waren met meeldraden en stampers voorzien. In dit verband noemde hij in het bijzonder *Viola mirabilis*, *pinnata* en *montana*, *Ruellia clandestina* en *Campanula perfoliata*. Van *Ipomoea Pes tigridis* lezen wij bovendien, dat deze plant vele jaren lang in den Hortus van Upsala op elken bloemsteel een kopje van bloemen heeft gedragen, die wel een kelk, maar geen kroon hadden: de laatste was als een bijna droog rudiment op den bodem van den kelk gevonden. Hier tusschen lagen de antheren en het gynaeceum verborgen.

Linnaeus kende dus het verschijnsel der cleistogamie uit eigen, rijke ervaring. Veel waarde voor ons heeft dan ook zijn mededeeling uit het jaar 1753. Bepaalde Spaansche planten, „die niet genoeg hadden aan de warmte in den botanischen tuin te Upsala,” bloeiden daar in 1753, zonder hun kroon te openen: zij kregen evenwel toch vruchten. Zoo gedroegen zich *Silene portensis* (uit zaad gekweekt, dat, tegelijk met herbariummateriaal van exemplaren met fraai uitgespreide chasmogame bloemen, door Löffling gestuurd was), *Cistus guttatus* en *salicifolius*, *Salvia verbenaca*, *Crucianella patula* en buitendien nog *Campanula perfoliata*, *Campanula hybrida*, *Ruellia clandestina*, *Tussilago anandria*, *Lamium amplexicaule* en *Ipomoea Pes tigridis*. Linnaeus had dus aan de lijst der cleistogaambloeiende planten een reeks toegevoegd. Sindsdien zijn nog een groot aantal andere soorten bekend geworden. Knuth heeft in 1896 een lijst samengesteld, waarin vrijwel alle toen bekende gevallen vermeld zijn. Nadien zijn er nog een aantal bijgekomen. Uit deze opsomming blijkt, dat cleistogamie in de meest uiteenloopende systematische groepen voorkomt, maar terwijl wij dikwijls uit groote familie's slechts een enkele soort kennen, die cleistogaam kan bloeien, zijn er toch enkele waar dit verschijnsel bij een grooter aantal species en genera voorkomt. Dit ge'dt voor *Violaceae*, *Cistaceae*, *Papilionaceae*, *Scrophulariaceae* en *Gramineae*. Ook is het opvallend, dat sommige dezer familie's met elkaar in nauwer verband staan. Zoo behooren de *Violaceae*, *Cistaceae* en *Droseraceae* volgens Wettstein tot de orde der *Parietales*, terwijl ook de *Oxalidaceae*, *Balsaminaceae*, *Malpighiaceae* en *Polygalaceae*, waarbij eveneens cleistogamie voorkomt, onmiskenbaar aan elkaar verwant zijn. In ieder geval vertoonen zij een groote analogie in den bloembouw.

Aan tal van voorwaarden zal voldaan moeten worden, opdat cleistogamie mogelijk kan zijn. Een bepaalde bloemstructuur is dan ook ongetwijfeld een factor van groot belang. Maar ook planten, die ongevoelig zijn voor de nadeelige gevolgen van zelfbestuiving, zullen eerder hiertoe geschikt zijn dan andere. Eenig inzicht geeft ons de onderfamilie *Nominium* der *Violaceae*. In deze groote groep vinden wij maar één soort waarvan cleistogame bloemen niet bekend zijn. Dit is *Viola tricolor*. Maar het was juist deze soort waarvan Darwin constateerde, dat ze voor de gevolgen der zelfbestuiving zeer ontvankelijk was. Immers, reeds in de eerste generatie waren de planten, afkomstig van kruisbestuiving, tweemaal hooger dan die, welke voortkwamen na zelfbestuiving. Buiten door elkaar uitgezet overwoekerde de eerste groep de laatste bijna geheel. Het aantal vruchten was bij de sterke planten ook tweemaal grooter. Ten slotte ging de zwakke groep tengevolge van den winter te gronde. Het is wel duidelijk dat autogamie hier schadelijk werkt. Mocht ooit hier een ras ontstaan dat cleistogame bloemen voort zou brengen, dan zou de kans op behoud wel zeer gering zijn. Misschien mag in dit verband gewezen worden op het bij *Viola tricolor* aanwezige klepje, dat hier verhindert, dat eigen stuifmeel in het gaatje van bolvormige stempel valt (fig. 1).

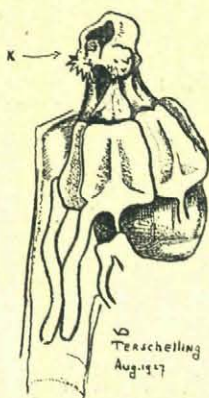


Fig. 1. Stamper en meeldraden van *Viola tricolor*. Bij K. het klepje. (Orig.)

Maar voor wij ons verdiepen in het ontstaan van het phenomeen is het wenschelijk een typisch cleistogame bloem eens nader te bekijken. Hoewel de bouw bij de verschillende soorten, ja zelfs binnen één soort zéér uiteen kan loopen, vertoonen de bloemen van *Viola elatior*, zooals deze beschreven zijn door Daniel Müller in 1857, een aantal karakteristieke inrichtingen die wij telkens bij andere soorten terug vinden (fig. 2). Bij het openen van een „incomplete” bloem van *Viola elatior* vond Müller slechts twee, inplaats van vijf

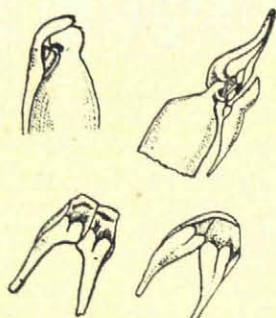


Fig. 2. Meeldraden en stamper van *Viola elatior* (cleistogame bloem).

Naar DANIEL MÜLLER.

meeldraden. De andere waren nauwelijks aangeduid. De stijl, die in de chasmogame bloemen twee millimeter boven de antheren uitsteekt, was hier teruggebogen en raakte met de stempel het bovenste einde der helmhokken. Het van vele violen eigenaardige bladachtige aanhangsel van de helmhokken had zich bovendien over den stijl gebogen. Toen de filamenten doorgesneden waren bleven de antheren aan den stijl hangen. Ze schenen met elkaar vergroeid. In kleinere, jonge knoppen vond hij deze vergroeiing evenwel niet. Müller concludeerde hieruit terecht, dat bevruchting had plaats gehad. Bij andere, waar de vrucht al 2—4 mm. was gegroeid, vond hij de kleine, 2 mm. lange stamina nog aan de stempel hangen. Aan hun basis waren de filamenten doorgescheurd. Stuifmeelkorrels bleken in niet zulk een groot aantal aanwezig te zijn. De thecae waren bovendien veel kleiner en hadden zich van boven geopend. Uit elk van die openingen kwamen bundels stuifmeelbuizen, die in het groefje van de stempels gegroeid waren. De bevruchting had dus plaats gehad in den knop. De kelkbladen werden eerst door de rijpende vrucht uit elkaar geschoven.

Dat deze beschrijving in groote trekken ook voor cleistogame bloemen geldt uit geheel andere groepen, moge blijken uit de afbeelding van een snede door de bloem van *Pavonia hastata*, een der Malvaceae (fig. 3).

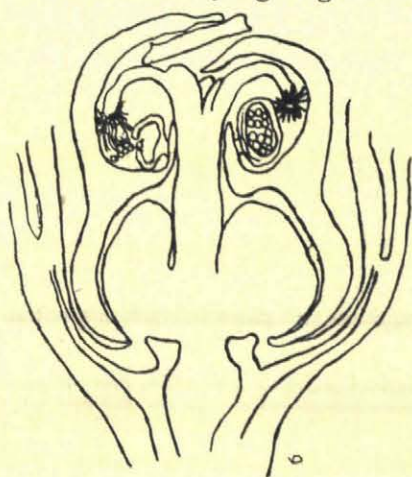


Fig. 3. Coupe van een cleistogame bloem van *Pavonia hastata*.

Naar RITZEROW.

veelal gereduceerd; bij een aantal soorten komen zelfs minder helmhokken tot ontwikkeling (fig. 4); bij een enkele soort is geen endothecium voorhanden. (*Amphicarpaea*). Maar zelfs wanneer dit aanwezig is openen de helmhokken zich niet in alle gevallen. De stuifmeelkorrels ontkiemen dan evenwel toch en de stuifmeelbuizen komen op de plaats waar het hok zich anders opent door den wand naar buiten. Bij *Amphicarpaea*

bloemen geldt uit geheel andere groepen, moge blijken uit de afbeelding van een snede door de bloem van *Pavonia hastata*, een der Malvaceae (fig. 3). Vatten wij de resultaten van het onderzoek van Goebel en Ritzerow van een groot aantal cleistogame bloemen samen. De kelk is gewoonlijk goed ontwikkeld. De kroon kan evenwel geheel ontbreken (b.v. *Halimium glomeratum*), of is slechts als een rudimentje aanwezig (b.v. *Viola*-soorten). Dikwijls is ze beter ontwikkeld, maar dan toch meestal nog klein en kleurloos (b.v. *Helianthemum kahiricum*).

Het aantal meeldraden is

meestal nog klein en kleurloos (b.v. *Helianthemum kahiricum*). Het aantal meeldraden is

meestal nog klein en kleurloos (b.v. *Helianthemum kahiricum*).

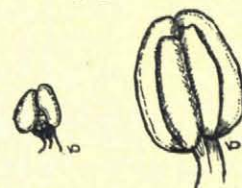


Fig. 4. Meeldraad uit een chasmogame (rechts) en uit een cleistogame bloem (links) van *Ononis columnae*. Hier zijn de voorste helmhokken niet aanwezig.

Naar RITZEROW.

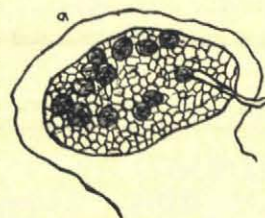


Fig. 5. Anthere uit een cleistogame bloem van *Amphicarpaea monoica*. Een stuifmeelbuis is door den wand heen gegroeid.

Naar RITZEROW.

zelfs op alle mogelijke plaatsen (fig. 5). Dit ontkiemen der stuifmeelbuizen binnen de antheren is karakteristiek voor de meeste cleistogame bloemen.

Cleistogamie gaat dus dikwijls gepaard met een verregaande reductie in de ontwikkeling en van het aantal der bloemdeelen, maar ook treden er morphologische veranderingen op, die wij niet *zoo direct* als reductie doorzien, b.v. het merkwaardig ombuigen van den stijl naar de twee overgebleven meeldraden toe bij *Viola* — dat zich voordoet als een nuttige aanpassing bij deze extreme autogamie — waarna het pollen reeds in de helmhokken ontkiemt en de stuifmeelbuizen in de stempel groeien (zie fig. 2).

Vóór wij evenwel nagaan in hoeverre wij hier eigenlijk kunnen spreken van reductie en aanpassing is het van beteekenis de verschillende wijzen, waarop de bloem cleistogaam kan zijn, na te gaan. Want tusschen de boven omschreven extreme cleistogamie en, zooals men dat noemt, de „Entfaltungshemmung”, waarbij de cleistogame bloem zich *alleen door het gestoten blijven der kroonbladeren* van de normale onderscheidt, komen alle mogelijke gevallen voor.

Bij de bestudeering van verschillende soorten binnen één familie, bijv. die der Cistaceae, komen wij inderdaad alle gevallen tusschen autogamie in volkomen ontwikkelde maar gesloten blijvende knop en autogamie in een zeer gereduceerde bloem, soms zelfs aan één individu, tegen.

De „Zonneroosjesfamilie” is, wat haar verspreiding betreft, vrijwel beperkt tot het noordelijk halfrond. Over het algemeen zijn de soorten bewoners aan min of meer droge, zonnige standplaatsen op de vlakten of in de lagere bergregionen. Wij kunnen hier scherp gescheiden arealen onderscheiden, die ook scherp gescheiden zijn wat de genera betreft.

In de oude wereld heeft de familie een typisch circummediterrane verspreiding. Uitsluitend aan dit gebied gebonden is het genus *Cistus*, dat een hoofdbestanddeel uitmaakt van de z.g. altijd groene macchien. Soorten als *Cistus ladaniferus*, *Cistus monspeliensis* en *Cistus albidus* kunnen dikwijls associatie's van vele vierkante kilometers oppervlakte vormen. In dit gebied treden ook op de genera *Helianthemum* en *Fumana*, het eerste kenmerkend voor het Zuiden en Zuidwesten van het Middellandsche zeegebied, het laatste meer voor het Oosten. Buiten dit gebied komen eigen ijk maar weinig soorten voor. Deze soorten, die dan in Midden-Europa verspreid zijn, zijn bijkans geen associatievormers en kenmerken zich dikwijls door een zeer diffuse verspreiding.

Voorbeeld hiervan is *Helianthemum oelandicum*, die, behalve dan van Midden-Europa, bekend is van Spitsbergen, Centraal Engeland en Oeland, vindplaatsen, die honderden kilometers uit elkaar liggen. Hetzelfde geldt, maar niet in die mate voor *Helianthemum guttatum* (met *Helianthemum Chamaecistus* de eenige inlandsche Cistaceae), die een typisch atlantisch-mediterraan element is, maar daarbij toch is gekenmerkt door een zeer disjunct areaal. Gaan wij van de Nederlandsche vindplaatsen, de Waddeneilanden, Bergen, Soest, Nijmegen, zuidwaarts, dan ontmoeten wij deze soort eerst weder op de Engelsche kanaaleilanden en ten zuiden van Parijs. Het baart dan ook geen wonder, dat deze onaaneengesloten noordelijke verspreiding van circum-mediterrane soorten als overblijfsel van een algemeener voorkomen in een warmer periode is beschouwd.

Maar behalve in Europa vinden wij ook nog een aantal Cistaceae in Amerika. Zijn voor Europa dus de geslachten *Cistus*, *Helianthemum* en *Fumana* kenmerkend, voor Amerika zijn dat de genera *Halimium*, *Lechea* en *Hudsonia*. Slechts een viertal soorten daarvan hebben een grooter verspreidingsgebied. Voor Zuid-Amerika is dat *Halimium brasiliense*.

Verscheidene soorten uit deze familie hebben groote witte, roode of gele bloemen en blijken dikwijls uitstekend aangepast aan insectenbezoek. Er is geen honig te vinden, maar stuifmeel is overvloedig aanwezig. Stuifmeelende kevers, vliegen en bijen zijn dan ook bezoekers.

Een typische insectenbloem is *Helianthemum polyfolium*. De lange stijl steekt zijdelings uit de bundel meeldraden. Deze zijn aanvankelijk intrors, maar wanneer ze stuiven gaan, draaien ze om en worden extrors. Bovendien zijn de filamenten prikkelbaar. Dit uit zich daarin dat de aanvankelijk loodrecht naar boven gerichte meeldraden na aanraking in enkele seconden naar buiten ombuigen. Dit komt door kromming van een ongeveer  $\frac{1}{2}$  mm. lange zone bij de basis van de filamenten. Dit duurt ongeveer 15 seconden vóór ze zich weer langzaam naar binnen neigen.

Het is duidelijk, dat de beteekenis hiervan voor de plant hierin bestaat, dat de pollen-etende insecten actief bepoederd worden door de bovendien naar buiten gerichte antheren. De bloem met de ver zijdelings uitstekende stempel is bovendien nog proterogyn. Zelfbestuiving kan dan ook niet voorkomen.

Ook *Helianthemum Chamaecistus* heeft druk insectenbezoek. De bloem is evenwel homogam en spontane zelfbestuiving komt dikwijls voor.

De bloembioologie van *Helianthemum guttatum* is het eerst door Ascherson uitvoerig nagegaan. Gewoonlijk bloeit deze plant in de ochtenduren van zonnige dagen (hoewel men ook de plant 's middags op donkere dagen geopend kan vinden). De helmhokken steken hier ver boven de stempel uit. De stamper heeft dan ook een zeer korten stijl, en, vooral wanneer de bloem zijdelings is gericht kan stuifmeel gemakkelijk op de stempel vallen. *Zelfbestuiving* hierdoor komt dan ook veel voor, hoewel insecten *kruisbestuiving* te weeg kunnen brengen. Nu is insectenbezoek hier zeer schaars, zoodat de kans hierop gering is. In den loop van den ochtend vallen de kroonbladen nu één voor één af en de



Fig. 6. Vruchtbeginsel van *Cistus villosus* gedekt met de meeldradenmuts.

Naar ASCHERSON.

3 binnenste kelkbladen sluiten zich zoo vlug en met zulk een kracht dat dikwijls het laatste kroonblad nog vastgehouden wordt. Later zit dan dat als een droog vliesje op de rijpe vrucht. De aanvankeijk uitgespreide meeldraden worden hierdoor met de opengesprongen helmhokken tegen den stempel gedrukt. De plant bestuift actief zichzelf. „Wir haben mithin bei den chasmogamen Blüten der *Helianthemum guttatum* Bestäubungsverhältnisse welche sich denen der kleistogamen Blüten möglichst annähern“. Het is alsof de plant nog even „pro forma“ de „wet der kruisbestuiving“ erkent in de enkele uren, dat de bloem open is, hoewel ook dan reeds kans op zelfbestuiving bestaat. Is de kelk weer gesloten dan is de toestand in de bloem volkomen te vergelijken met die in een cleistogame. Nu komt deze door de kelk veroorzaakte „noodgedwongen zelfbestuiving“ bij meer soorten voor. Wij kennen haar o. m. voor *Helianthemum villosum*, *Helianthemum ledifolium* en *H. salicifolium*. Zeer uitgesproken ook bij *Cistus hirsutus* en *villosus*. De binnenste kelkbladeren oefenen hier zelfs zoo een druk uit dat de sappige filamenten samengeperst worden en met de helmhokken als het ware een muts vormen op het vruchtbeginsel. Doordat de helmhokken stevig aan den stempel kleven neemt het zwellend vruchtbeginsel ze mede. Dit heeft tot gevolg dat de filamenten uitgerekte worden en ten slotte van onder scheuren. Bij de rijpe vrucht laten de stempels los en de meeldraden zitten dan, soms nog met enkele kroonbladeren, als een kapje er op (fig. 6).

Waar deze bloemen zoo dicht de cleistogamie naderen, ligt het voor de hand te zoeken naar bloemen, die van den aanvang af gesloten blijven. Nu is dit verschijnsel niet moeilijk te voorschijn te roepen. Wanneer men planten uit het duin mee naar huis neemt en daar in water zet, openen de knoppen zich niet meer, maar onderzoek doet blijken, dat bevruchting hierin toch heeft plaats gehad (fig. 8). Dat de bloem werkelijk niet open is geweest, kan men zien aan de nog in elkaar gedraaide kroonbladeren (fig. 8 II). Maar de stempel is rijp geworden en de meeldraden zijn hierover heen gegroeid, terwijl de helmknoppen zijn opengesprongen en de stuifmeelkorrels ontkiemd. Actief is de kelk hier niet opgetreden, maar het is waarschijnlijk dat de gesloten kelk en bloemkroon de groeiende antheren in deze richting hebben gedwongen. Tenslotte wordt het rijpend vruchtbeginsel door een dubbele muts gedekt, die gevormd wordt door de stevig in elkaar gewonden petala en de meeldraden.

Nadat ik dit gevonden had, bleek mij dat Grosser en Ascherson dit verschijnsel reeds hadden beschreven. Grosser heeft het „pseudo-cleistogamie“ genoemd, omdat het hier eigenlijk in opzet chasmogame bloemen waren, die door sterk veranderde omstandigheden zich niet meer ontplooiën konden, m. a. w. een „Entfaltungshemmung“ hadden gehad. Men heeft hier echter niet alleen met „Entfaltungshemmung“ te maken maar tevens met zelfbestuiving in dien gesloten knop, welke vruchtaanzet ten gevolge heeft. Ongetwijfeld is dit hier een gevolg van slechte kultuur (de plant wordt in regenwater gezet). Cleistogamie is, zooals verderop zal blijken, ten nauwste verbonden aan slechte voedingsomstandigheden en in principe is er tusschen deze „watercultuur“ en de kweek van Linnaeus in 1753

geen verschil. Immers ook Linnaeus zag dat de „*Cistus guttatus*” niet verder kwam dan knoppen en toch zaad voortbracht. De planten, die in 1753 op de uitwendige omstandigheden te Upsala reageerden met cleistogame bloemen waren afkomstig van zaden, die in Spanje chasmogaam gebloeid hadden. Gedroogde exemplaren waren door Löffling eraan

toegevoegd. In aansluiting hiermede verdient de recente mededeeling van Vierhapper onze aandacht, die een cleistogaam ras van *Helianthemum guttatum* heeft gevonden. Dit ras heeft dus een iets andere genotypische constellatie omdat het op dezelfde omstandigheden, waarbij de soort chasmogaam bloeit, met uitsluitend cleistogame bloemen reageert. Opmerkelijk is, dat dit ras ook een iets fijneren bouw heeft, dus ook in andere punten afwijkt. Er is geen principiële reden te bedenken om het eerste geval speciaal als pseudo-cleistogaam te onderscheiden, maar wel demonstreert het, dat *Helianthemum guttatum* de neiging bezit om cleistogame bloemen voort te brengen en het feit, dat er een ras is, dat deze eigenschap in versterkte mate heeft, bewijst dit ook. Is het niet opmerkelijk dat van die soorten waarbij de „gedwongen autogamie” niet voorkomt, zoals bij *Helianthemum polyfolium* en *H. canum*, cleistogamie niet bekend is? Maar van de soorten, die „Zwangsbevruchting” in hun normale ontwikkeling hebben, is dit een algemeen verschijnsel.

Het is hier de plaats om ook een andere soort met „Zwangsbevruchting” te bespreken, n.l. *Oenothera biennis*. Deze soort bestuift zich zelve in den gesloten knop. Daarna opent de bloem zich. Wij hebben hier dus het omgekeerde van *Helianthemum guttatum* en het ligt voor de hand te vragen of hier de bloem ook wel eens gesloten blijft, en of hier cleistogame mutatie's zijn geconstateerd. Inderdaad bleek mij bij navraag, dat Boedijn verwanten had gekweekt en afgebeeld n.l. *Oenothera Bauri*, O. Cockerelli en *O. disjuncta*, die met kleine, autogame bloemen bloeien, die

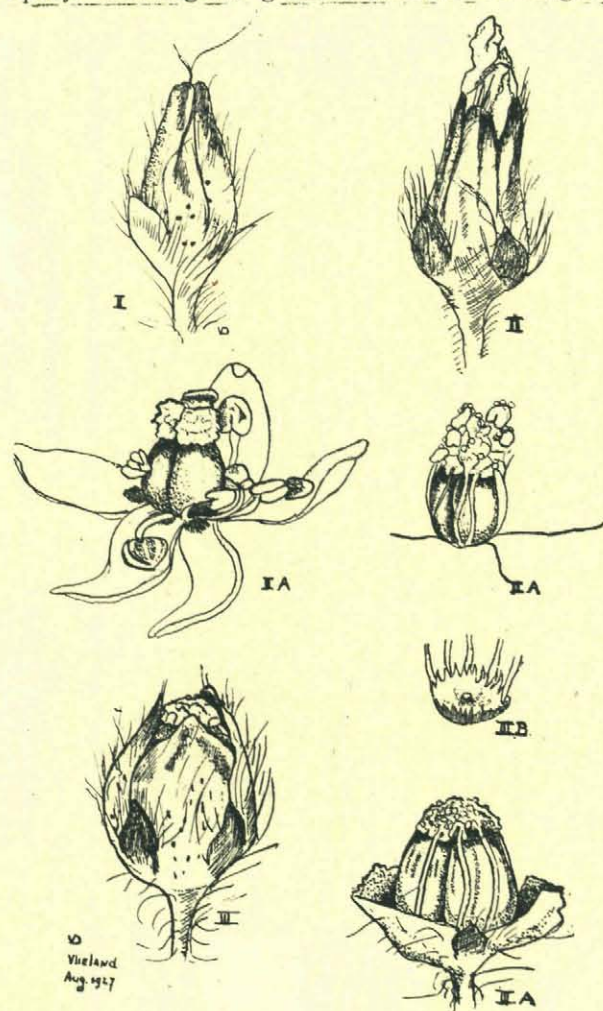


Fig. 7—8. Drie knoppen van het zonneroosje *Helianthemum guttatum* Mill, in opeenvolgende stadia opengeprepareerd (I A, II A, III A). Aan de in elkaar gewonden kroonbladeren is te zien, dat knop II niet open geweest is. Toch heeft bestuiving plaats II A. De vergroeiing van helmhokken met stempel is zoo vast, dat, wanneer men aan een meeldraad trekt, de stempel loslaat. III B. (Orig.)

evenwel dikwijls niet open gaan en dan cleistogaam zijn. Bij *Oenothera Cockerelli* wijken de kelkklippen in het midden nog iets uit elkaar, maar bij *Oenothera disjuncta* blijven de knoppen gewoonlijk zelfs geheel gesloten (fig. 9 en 10).

Maar ook in culturen van Stomps is eens een *Oenothera* uit *Oe. biennis* ontstaan, die cleistogaam was, maar niet verder is onderzocht.

*Helianthemum guttatum* en verscheidene *Oenothera*'s neigen dus naar cleistogamie, in den eenvoudigsten vorm. „Entfaltungshemmung”, en m.i. leveren ze een geschikt materiaal om het optreden van cleistogamie experimenteel te onderzoeken. Bij *Helianthemum kahiricum* komt de cleistogame bloem vrijwel altijd voor of wellicht beter gezegd, *Helianthemum*

*kahiricum* bloeit op zijn gewone standplaatsen dikwijls cleistogaam (fig. 11). Deze bloemen vertoonen eigenaardigheden in bouw, die als „reductie's” aandoen. Zij zijn beschreven door D elile (1780), Ascherson (1881), Volkens (1883), Ritzerow (1907), maar het best door Grosser (1903). De cleistogame bloem is iets kleiner maar veel gestrekter dan



Fig. 9. *Oenothera Cockerelli*. Links boven een cleistogame bloem. (Orig. BOEDIJN.)



Fig. 10. *Oenothera disjuncta*. (Naar BOEDIJN.) Bij C een cleistogame bloem.

de chasmogame in het stadium van bloei. Zij lijkt op een nog niet heelemaal ontwikkelde knop, die sterk in de lengte is getrokken. De kroonbladen zijn in elkaar gedraaid en omsluiten een vruchtbeginsel met een zowat even langen, rechten styl en een stempel die boven de antheren uitsteekt. Ten slotte groeit deze tegen den muts van kroonbladeren, waardoor de stempel, die in de chasmogame bloemen iets kegelvormig, uitgehold en driekant is en waarvan de bovenzijde met papillen is bezet, als een parapluie omgestulpt wordt. Op dien omgestulpten rand komen nu de stempelpapillen te liggen. Door de strekking der filamenten komen de thecae hiertegen aan en door den weerstand van de petalenkap gebeurt dit z oo, dat zij niet met den top, maar met den zijkant er tegen aangedrukt worden. Daar de helmhokken nu openspringen wordt alle stuifmeel op de stempel gedrukt. Dikwijls hebben de antheren maar twee goed ontwikkelde thecae. De beide voorste zijn dan gereduceerd. Ook binnen de soort verschillen de cleistogame bloemen dus in bijzonderheden van elkaar. Daar de chasmogame bloemen hier noodgedwongen zelfbevruchting hebben (als *Helianthemum guttatum*) en ook de kroon der cleistogame bloem vrij goed ontwikkeld is, is aan de rijpende



Fig. 11. Cleistogame bloem van *Helianthemum kahiricum*. Naar GROSSER.

bloemen dus in bijzonderheden van elkaar. Daar de chasmogame bloemen hier noodgedwongen zelfbevruchting hebben (als *Helianthemum guttatum*) en ook de kroon der cleistogame bloem vrij goed ontwikkeld is, is aan de rijpende

vrucht moeilijk te zien of ze het product is van autogamie of van cleistogamie, daar beide gedekt zijn door een mu'sje van kroonbladen en meeldraden. Het feit, dat bij de cleistogame bloem de petalen als in de knop gedraaid zijn, is ten slotte het criterium, waaruit de herkomst blijkt (fig 11).

Wenden wij ons ten slotte tot het Amerikaansche genus *Halimium*, dan zien wij, hoe daar op hetzelfde individu grootere, meest langer gesteelde chasmogame en kluwens kortgesteelde, zeer kleine, cleistogame bloemen voorkomen. De kelk is goed ontwikkeld,

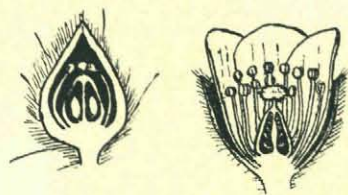


Fig. 12. Cleistogame (links) en chasmogame bloem (rechts) van één individu van *Halimium glomeratum*. Naar GROSSER.

maar de kroon ontbreekt. In tegenstelling met de ongeveer 30 meeldraden van de gewone bloem, komen hier maar 3 of 4 voor. Deze hebben maar twee helmhokken, die zich soms niet openen. De stuifmeelbuizen groeien dan door den wand heen op de paa's. waar deze anders zou openscheuren. De stijl en de stempel zijn klein gebleven. Ten slotte is het aantal zaden per vruchtblad geen 12 maar hoogstens 4. Van deze zaden ontwikkelen dikwijls 1 of 2 zich nog zeer slecht (fig. 12). Bij *Halimium* brasiliense vinden we nu eens 4, maar ook 3 of 2 kroonbladen. Het aantal antheren kan daar 2 bedragen, inplaats van zeer vele.

Binnen de familie van de Cistaceae hebben wij dus een reeks van vormen opgesteld die aanvangt met de nimmer autogame *Helianthemum polyfolium*, waarvan geen cleistogamie bekend was en sluit met de *Halimiums* die zich op hun wilde standplaatsen geregeld voortplanten door zelfbestuiving in uiterst eenvoudig gebouwde, gesloten blijvende bloemen.

Van een aantal cleistogame soorten zijn de open bloemen niet bekend. Een voorbeeld hiervan is *Ammania latifolia*. Verder heeft Burck een aantal Anonaceae beschreven, die zichzelf steeds in gesloten blijvende bloem bevruchten, terwijl van *Salvia* cleistogama volgens Kerner de bloemen misschien een hoogst enkele keer zijn waargenomen. Dit laatste geval zegt reeds, dat een altijd cleistogaam bloeiende soort het vermogen tot het vormen van chasmogame bloemen best kan bezitten. Zoo bloeit *Leersia oryzoides*, een over de heele wereld verspreid gras, uitsluitend cleistogaam. Bois-Duval, die dit het eerst beschreven heeft, deelt mede, dat de bloeiwijze in de scheede besloten blijft, maar de bloemen toch zeer vruchtbaar zijn. Een heel enkele keer komt de bovenste bloem uit de bladscheede, „une exception si rare, qu'on devrait presque dire une anomalie”. Goebel heeft de soort evenwel in kassen gekweekt en daar was de chasmogame bloeiwijze het normale verschijnsel. Er ontwikkelden zich groote aren, die hun pollen als andere grassen uitstrooiden. Wanneer men dan ook zegt dat bij een of andere soort cleistogamie een normale verschijning is, dan wil dat eigenlijk zeggen, dat de soort het vermogen heeft om op de omstandigheden waaronder zij gewoonlijk groeit, te reageeren met cleistogame bloemen. Het is evenwel best mogelijk dat enkele soorten het vermogen missen om ooit chasmogame bloemen voort te brengen.

Het ligt voor de hand, dat al deze gevallen van strenge autogamie en cleistogamie gebruikt zijn tegen de door Darwin en Knight opgestelde wet der kruisbestuiving, die zoo kras haar uitdrukking vond in de bekende formuleering: „Nature tells in the most emphatic manner that she abhors perpetual self-fertilisation”. Dit werd bijvoorbeeld gedaan door onzen landgenoot Burck.

Het is dus best mogelijk, dat sommige „cleistogame” soorten de potentie bezitten om onder bepaalde omstandigheden chasmogaam te bloeien en omgekeerd. Zoo bloeit *Viola Ruppilii* van Noord-Italië bij Parijs nooit anders dan cleistogaam. *Juncus bufonius* is in Zuid-Rusland cleistogaam, hier nooit, terwijl in Duitschland cleistogame naast chasmogame bloemen aan een plant voorkomen. *Oxalis acetosella* is in de Kempen hier en daar cleistogaam aangetroffen. Gedeeltelijk zal men hier te maken hebben met plaatselijke cleistogame rassen. Experimenteel kan men evenwel ook vaststellen, dat het genotypisch gelijke individuen kunnen zijn, die al naar de omstandigheden zich anders gedragen. Zoo lezen wij bij Darwin, dat *Viola nana* uit Britsch-Indië in de broeikassen van Engeland uitsluitend cleistogaam bloeit, alle jaren achtereen. Maar evenmin zag men in Calcutta ooit chasmo-



game. Slechts op haar natuurlijke standplaats (Sikhim Terrai) schijnen de omstandigheden zoo te zijn, dat ook deze worden voortgebracht.

Men heeft hier dus een groot aantal mogelijkheden, zelfs binnen één soort, en de grond voor die vele mogelijkheden is alleen door experimenteele analyse te benaderen.

(Wordt vervolgd).

J. W. v. DIEREN.

## DE MOSFLORA VAN MEIJENDEL.

(14e mededeling van de commissie).

(Vervolg van blz. 294).

### Enkele speciale onderzoeken.

#### I. De mosflora der laatste hoge zeehelling.

In D. L. N. van 1 Mei 1926 p. 18 is afgedrukt een foto van de duinen, genomen vanaf het strand. Op deze foto is zichtbaar „nieuwe (duin-)vorming 1 à 1½ m. hoog, gedeeltelijk begroeid, daarachter oudere vorming nog duidelijk opstuiwend en helemaal achteraan oud duin geheel begroeid.” Alleen op deze laatste, hoogste zeehelling, die dicht begroeid is met *Hippophaës* (waartussen *Ammophila*), komen een vijftal bladmossen voor, die dus het dichtst de zee naderen, en die, gezien deze standplaats, een vrij hoog zoutgehalte kunnen verdragen; er hangt tussen de duindoorn vaak een ziltige zeelucht.

Er komen voor: *Bryum capillare* (cum fruct.), *Ceratodon purpureus* (c. fr.), *Tortula ruralis* var.  $\beta$  *arenicola*, *Brachythecium rutabulum* (c. fr.) en *Rhynchostegium megapolitanum* (c. fr.).

II. In droge pannen en kale, vlakke terreinen vond ik vooral *Tortula ruralis* var. *arenicola*, *Racomitrium canescens*, en *Racomitrium canescens* var. *ericoides*, *Ceratodon purpureus*, *Hypnum cupressiforme*, *Polytrichum juniperinum*, *Barbula convoluta*, *Bryum capillare*, *Bryum caespitium*, *Bryum erythrocarpum*, *Bryum ventricosum* fo. *propagulifera*, *Ditrichum flexicaule* var. *densum*, *Didymodon rubellus*, *Tortella flavo-virens*, *Brachythecium albicans*, *Climacium dendroides*, *Rhytidiadelphus triquetrus*.

III. Is de grond bedekt met *Gramineeën* of begroeid met *Salix repens*<sup>1)</sup>, dan vinden we vooral *Camptothecium lutescens* (in *Salix*-bosjes!), *Hypnum cupressiforme*, *Brachythecium rutabulum* (alleen tussen *Salix*), *Brachythecium albicans*, *Amblystegium serpens*, *Pseudoscleropodium purum*, *Dicranum scoparium*, meest tussen *Gramineeën* evenals *Pleurozium Schreberi*, *Hylocomium proliferum* en *Rhytidiadelphus squarrosus*.

#### IV. Onderzoek van hellingen.

Het is bekend, dat de Noordhellingen het dichtst begroeid zijn, niet alleen met *Phanerogamen*, maar ook met *Cryptogamen*<sup>2)</sup> In 1925 ben ik begonnen te onderzoeken, welke mossen op de verschillende duinhellingen voorkwamen.

Op N- en N-W-hellingen vond ik vooral *Hypnum cupressiforme* (die ik echter ook in sprank G op de Z-W-helling aantrof en in vak 60 op een O-helling) en voorts *Ceratodon purpureus*, *Fissidens adianthoides*, *Tortella flavo-virens*, *Dicranum scoparium*, *Dicranella heteromalla*, *Abietinella abietina*, *Camptothecium lutescens*, *Hylocomium proliferum*, *Pseudoscleropodium purum* e.a.

Een opvallende armoede aan Bryophyten vertonen nu de Z- en Z-O-hellingen, waar slechts *Tortula ruralis* var. *arenicola* en *Racomitrium canescens* veelvuldig voorkomen. Is de Zuidhelling begroeid met *Hippophaës* en *Salix repens*, dan kunnen we ook andere mossen verwachten, als *Hypnum cupressiforme* en *Ceratodon purpureus*. Ook vond ik op een Z-W-helling *Bryum argenteum* var. *lanatum*, *Bryum capillare* en *Tortula subulata*.

Klaarblijkelijk hangt de verschillende begroeiing der hellingen af van vochtigheid en licht.

<sup>1)</sup> Vgl. de foto op p. 133 van D. L. N., 1927.

<sup>2)</sup> Massart, 1908, p. 405.