

ONDERZOEK VAN DE MAAGINHOUD VAN EENIGE REIGERS.

	Datum	Maaginhoud	Zoog- dieren	Visschen	Amphibra	Insecten
Blauwe Reiger juv. ♂	27-10-'28	4 Vorens van ± 10 cM., 1 Witvischje ter grootte van een stekelbaars, 5 Stekelbaarzen (<i>Gasterosteus pungitius</i>).		100 0/0		
Blauwe Reiger juv. ♂	Sept. '28	Voren en resten van Geelgerande- en spinnende Watertor.		70 0/0		30 0/0
Blauwe Reiger ad. ♀	27-10-'28	2 Groene kikkers (<i>Rana esculenta</i> 21 cM. lang, 3 baarzen ± 10 cM lang		40 0/0	60 0/0	
Blauwe Reiger juv. ♂	7-1-'29	13 Stekelbaarzen (<i>Gast. pungitius</i>), 1 Spitsmuis, 4 Bootsmannetjes (<i>Notonecta glauca</i> , 2 larven(?)	50 0/0	45 0/0	5 0/0	15 0/0
Roerdomp ♂	8-9-'28	1 Kleine Watersalamander (<i>Friston taeniatius</i>). Resten van eenige vorentjes, 1 spitsmuis, een woelmuis en 1 Geelgerande Watertor met balletjes muizenhaar tot een groote klomp gevormd.	50 0/0	20 0/0	15 0/0	
Roerdomp ♀	4-10-'28	1 Kleine Watersalamander, rest van een groote snoek ongeveer $\frac{2}{3}$ ter lengte van 15 cM		97 0/0	3 0/0	
Roerdomp	17-10-'28	1 Baars lang 16 cM, 3 kleinere baarzen, 1 snoekje van 12 cM.		100 0/0		
Purperreiger ad. ♀	Sept '28	Resten van eenige baarzen.		100 0/0		
" juv. ♂	" "	Resten van een paar baarzen, spitsmuizen, 2 libellen.	80 0/0	18 0/0		2 0/0
" juv. ♂	" "	6 Baarzen van verschillende grootte, de langste 20 cM.		100 0/0		

Gemiddeld bevatten deze reigermagen dus 18 0/0 zoogdieren, 69 0/0 visch, 8.3 0/0 amphibia en 4.7 0/0 insecten.

G. A. L. BISSELING.

CLEISTOGAMIE.

(Vervolg van blz. 356.)

Hoe moeten wij nu den bouw der cleistogame bloem beoordeelen? Asa Gray meende op grond van het feit, dat hier dikwijls zulke duidelijke reductie's optreden, dat de bloem niet tot volten wasdom was gekomen en dat wij hier dus te doen hebben met „arrested buds”. Ongetwijfeld zal men véél in den bouw der bloem mogen opvatten als „Hemmungsbildung”, maar daarmee is de cleistogame bloem nog geen „arrested bud”, omdat de geslachtsorganen zich terdege verder ontwikkelen en zelfs dikwijls uitstekend zaad opleveren.

Goebel maakt ons in dit verband opmerkzaam op den top van de schicht van *Symphytum tuberosum*, waar meestal een paar knoppen zijn, die zich niet verder ontwikkelen en die ten slotte verdrogen en afvallen. Dit verschijnsel komt ook bij andere soorten voor. Zelfs bij de kleine inflorescentie's van *Impatiens noli Tangere* en bij *Viola mirabilis*, waar toch cleistogamie voorkomt, verdrogen zulke knoppen dikwijls in plaats van vrucht aan te zetten. Dit zijn werkelijke „arrested buds”. Uit de onderzoekingen van Goebel is overtuigend gebleken, dat wij daarentegen de cleistogame bloemen hebben op te vatten als bloemen, waarbij op een vroeger of later stadium het ontwikkelingsproces is blijven staan, maar waarbij de ontwikkeling van stuifmeel en zaadknoppen doorgaat. De bloem wordt dus in een embryonaal stadium als het ware gefixeerd en gaat in dit stadium over tot reproductie.

Het wonderlijke van de cleistogame bloem is, dat de inwendige deelen, niettegenstaande de onvolledige ontwikkeling, zoo harmonieeren dat deze reproductie plaats kan hebben.

Dit vooronderstelt een zeer speciale aanleg. Hierdoor wordt het weer begrijpelijk, dat cleistogamie met *extreme reductie* voorkomt in systematisch verwante groepen (d.w.z. in groepen met gelijk grondplan). Ook Darwin vatte de bouw primair op als het gevolg van een ontwikkelingsrem. Duidelijk blijkt dat uit de ontwikkelde kroonbladen van *Viola* en uit de aanleg van het spoortje de cleistogame bloem van *Impatiens*. Maar een aantal structuren moeten volgens hem verklaard worden als speciale aanpassingen aan deze extreme autogamie. Dat bijvoorbeeld de stijl bij *Viola* naar beneden buigt, juist naar de twee overgebleven meeldraden toe, waardoor de bestuiving verzekerd wordt, schijnt een bijzondere aanpassing. Evenzoo, dat de kroonbladeren van *Specularia* vergroeid zijn tot een *volkomen* gesloten mutsje, wat zich voordoet als een speciale bescherming van de binnenste bloemdeelen. Zoo gezien is de cleistogame bloem bij autogame planten een stap vooruit op den weg der evolutie. Immers nu wordt, dank zij een speciale wending van den stijl door een enkele meeldraad met weinig stuifmeel en met absolute zekerheid hetzelfde bereikt als anders eerst na enorme materiaal verspilling eventueel tot stand zou kunnen komen. Een belangrijke steun aan Darwin's opvatting gaf het onderzoek van Bennett, die meende te kunnen aantonen, dat reeds door speciale structuren de cleistogame bloemaanleg van de andere verschillend was.

Goebel en zijn leerlinge Ritzerow hebben dit nu nog eens nagegaan, de onjuistheid van deze waarneming aangetoond en verder bewezen, dat alle eigenaardigheden in den bouw van cleistogame bloemen opgevat kunnen worden als het gevolg van een ontwikkelingsrem in den aanleg van de bloem.



Fig. 13. Dwarscoupen door cleistogame bloemen van *Viola* antheren en vruchtbeginsel.

Naar GOEBEL.

Een bloemknop kan, wanneer ze op een bepaald punt is gekomen, op dit ontwikkelingsstadium blijven staan, maar daarbij nog grooter worden omdat de aangelegde deelen zich kunnen strekken. De chasmogame bloem doorloopt dus hetzelfde ontwikkelingsstadium waarop de cleistogame is blijven staan.

Hoe is nu de reductie in het aantal meeldraden te begrijpen? Een dwarsdoorsnede door de cleistogame bloem van *Viola* met 5 meeldraden laat zien dat de 3 bovenste meeldraden slechts 2, de 2 onderste daarentegen 4 thecae hebben. Gewoonlijk zijn deze twee zelfs alleen overgebleven. Nu is het merkwaardig, dat deze dan twee thecae hebben. Ook zijn er overgangen tusschen deze bloemen, waarbij de 2 bovenste geen, de middelste 1 of 2, de beide onderste reeds 4 thecae hebben.

Payer heeft nu gevonden, dat bij *Viola odorata* de bloembladeren en meeldraden succedaan worden aangelegd en wel van beneden naar boven. Dit blijkt ook al uit het grootste bloemblad en uit den bouw der beide onderste meeldraden (fig. 1), die het honigafscheidend aanhangsel dragen. Deze hebben dus een langer ontwikkelingsperiode achter den rug. De teleologische beschouwingswijze had reeds aangenomen, dat in gevallen als bij *Viola odorata* slechts die meeldraden overblijven, welke ten opzichte van den stempel voor de cleistogamie op de beste plaats staan. Hoewel het natuurlijk van groot belang is, dat juist deze meeldraden hun functie behouden, is de oorzaak hiervan toch gelegen in de ontwikkelingsvolgorde der bloemdeelen. Dat blijkt ook uit het onderste bloemblad, dat ook in de cleistogame bloemen grooter en breder is dan de anderen, hoewel het geen functie meer heeft.

Mohl en Darwin hebben ook den vorm van den stamper als een speciale aanpassing beschouwd. Wij hebben reeds gezien hoe werkelijk, schijnbaar in tegenstelling met de chasmogame bloem, de stijl naar beneden is gebogen, zoodat de stempel juist tegen de twee eenige antheren komt te liggen (fig. 14). De stamper van de chasmogame bloem heeft evenwel ook een zeer karakteristieke vorm. Aan de basis is hij dun en knievormig naar beneden gebogen, maar meer naar boven wordt hij dikker en zwelt tot twee vleugels op. De kleine stempel ligt aan de onderzijde hiervan. De ontwikkelingsgeschiedenis toont nu aan, dat aanvankelijk de

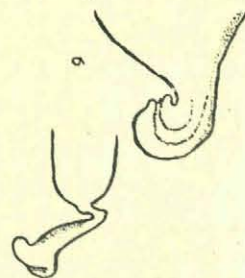


Fig. 14 Boven: de chasmogame stamper. Onder: de cleistogame stamper.

stamper buisvormig is. Later eerst ontstaan de zijdelingsche uitwassen. De stamper van de cleistogame bloem is in deze phase blijven staan.

De scherpe kromming is dus hieruit te verklaren, want de „chasmogame” stamper is aan de basis toch nog altijd knievormig gebogen, zoodat dit ook de fixatie is van een vroeg ontwikkelingsstadium.

In beide gevallen ligt deze kromming in het mediane vlak der bloem. Voor de cleistogame bloemen met twee meeldraden is deze ligging zonder twijfel van groot nut, maar wanneer de bloemen vijf meeldraden hebben, wat ook veel voorkomt, heeft de stamper denzelfden vorm, hoewel dan deze vorm van geen bijzondere waarde is. Integendeel, hierdoor komt de stempel veel verder van de drie overige meeldraden af te liggen, waardoor verspilling van den inhoud van minstens 6 thecae mogelijk wordt.

Het zou te ver voeren nog andere punten uit Goebel's onderzoek naar voren te halen. Zijn leerlinge Helene Ritzerow heeft in 1907 een groot aantal cleistogame bloemen uit alle mogelijke families onderzocht en haar resultaat samengevat in deze zin: „Alle beschriebenen kleistogamen Blüten sind Hemmungsbildungen der chasmogamen Form”.

Wij kunnen nu in de ontwikkeling der bloem twee perioden onderscheiden. In de eerste worden de organen aangelegd en wordt de bloem klaargemaakt voor de tweede, waarin de geslachtsorganen functioneeren. Het eigenaardige van de cleistogame bloem is nu, dat deze laatste periode begint op een tijdstip, waarop de periode van aanleg en inwendige differentiatie nog niet afgesloten is.

Keeren wij nu tot de *Helianthemums* terug, dan is dus in *die* gevallen, waarbij de cleistogame bloem in aanleg volkomen identiek is met de chasmogame kort voor de bloei, de ontwikkelingsrem opgetreden op een tijdstip, waarin de morphologische periode bijna afgesloten is. Men heeft dit „Entfaltungshemmung” genoemd. Eigenaardig is, dat de rem de kroonbladeren eerder treft dan de geslachtsorganen. Immers, bij *Helianthemum kahiricum*, waar de rem zelfs vroeger optreedt, groeit immers de stijl nog verder waardoor de stempel als een parapluie wordt omgestulpt tegen het dak van versterkte kroonbladeren? Eerst daarna ontstaan de stempelpapillen waarna bevruchting plaats kan hebben, dus de stempelfunctie begint. Iets dergelijks vinden wij bij *Lamium amplexicaule*, waar de stempel als een spiraal wordt opgerold (fig. 15).

De reductie in het aantal meeldraden, die wij bij tal van *Cistaceae* aantreffen, is nu ook te begrijpen. Uit de onderzoekingen van Hofmeister, Payer en Goebel weten wij dat

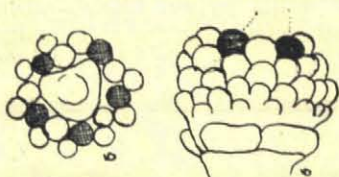


Fig. 16. *Helianthemum* sp. Acropetale (centrifugale) aanleg van meeldraden. Naar GOEBEL, 1882.

dat de meeldraden in „acropetale” of te wel centrifugale volgorde ontstaan. Er zijn dus ontwikkelingsstadia waarin slechts een gedeelte van de meeldraden aangelegd is. Wordt een dergelijk stadium gefixeerd, zooals dat in de cleistogame bloem het geval is, dan zullen de daar aanwezige weinige meeldraden ook de eerst aangelegde episepale moeten zijn. Inderdaad blijkt dit uit de beschrijving van Helene Ritzerow.

Wat is nu de óorzaak van het optreden van cleistogame bloemen? Het is bijna niet de moeite waard om na te gaan met welke schijnoplossingen de bloembiologen zich tot in



Fig. 15. Dwaarsdoorsnede van een cleistogame bloem van *Lamium amplexicaule*. Naar KNUTH.



Fig. 17. Lengte-coupe door de knop van *Cistus* sp. (naar REICHE). Aanleg der meeldraden in centrifugale volgorde.

het begin van deze eeuw hebben tevreden gesteld. Daar het evenwel van eenig belang is aan de hand van historische gegevens te demonstreeren wat de juiste wijze is om tot een bevredigend antwoord te geraken, zij hier in het kort een overzicht gegeven van de verschillende opvattingen.

Herman Müller (1871), die de variatie in de grootte der bloembladeren bestudeerde, meende mede hierin de verklaring gevonden te hebben van het optreden van cleistogame bloemen. Immers, door variatie in de grootte der kroonbladeren zijn bij de stamouders groote en kleine bloemen opgetreden. Daar de groote meer insecten lokken zijn de kleine, ten gevolge van het geringer insectenbezoek, cleistogaam geworden. Inderdaad komen er viooltjes voor met kleine en groote chasmogame bloemen op één plant. Kirchner (1888) meent dat cleistogame bloemen alleen optreden wanneer insectenbezoek uitblijft, wat totaal onjuist is, en dat het een laatste hulpmiddel is, dat voortplanting verzekert. Knuth gaat zelfs zoo ver, dat hij de cleistogamie bij *Drosera* wenscht toe te schrijven aan de glinsterende droppeltjes op de bladeren, die de insecten zóo aanlokken dat ze niet op de bloemen letten, maar op de bladeren vliegen. Ook Ludwig wil de oorzaak o. m. zoeken in het gebrek aan bestuivende insecten. Ascheron en Grosser zien in de cleistogamie bij de *Cistaceae* een speciale aanpassing aan de insectenarmoede der woestijnen. Waarom buiten die eventueel insectenarme woestijnen de *Cistaceae* cleistogaam zijn, schijnt voor hen geen probleem. Ook Warming acht insectenarmoede een oorzaak. Ongetwijfeld kan de cleistogamie van eenig nut voor de plant zijn, omdat ze er onafhankelijk door wordt van bestuivende insecten. *Primair* is evenwel, dat de soort het vermogen heeft om onder bepaalde omstandigheden cleistogame bloemen voort te brengen. Wanneer dit voor de soort van nut is, dan is er kans dat dit vermogen behouden zal blijven. Dat evenwel uitblijven van bestuivers cleistogamie zou veroorzaken, of, m. a. w., dat de plant het vermogen tot het vormen van cleistogame bloemen zou verkrijgen als een reactie op veronderstelde insectenarmoede, een dergelijke „tafeltje-dek-je-theorie” verwisselt oorzaak met gevolg. Op deze wijze leiden wij ons zelve om den tuin. Cleistogamie komt bovendien vooral voor bij typisch autogame planten, waarbij de plant reeds geheel onafhankelijk is van bestuivende insecten. Bovendien is het een veel voorkomend verschijnsel bij windbloeiërs. In onze bespreking ontmoetten wij reeds *Graminae* en *Juncaceae*! Het heeft dan ook niet aan pogingen ontbroken om andere oorzaken op te sporen.

Linnaeus, die in 1753 zijn Spaansche planten te Upsala uitsluitend cleistogaam zag bloeien, meende dat de ontoereikende warmte de oorzaak zou zijn. Henslow, Mechain, Cauter, Bush en Battandier konden dit van andere planten bevestigen. Graebner daarentegen meende, dat hooge temperatuur de oorzaak was. Chasmogaam bloeiende planten van *Viola* werden in een broeikas cleistogaam.

Vöchting verkreeg cleistogamie bij *Stellaria media* en *Lamium amplexicaule* door zwakke belichting en ook van *Viola* meende hij dat zwakke belichting „die eigentlich entschiedene Wirkung für das Auftreten von lediglich kleistogamen Blüten” is.

Ook Herman Müller en Kerner kenden hieraan invloed toe. Onderdompeling in water, gebrek aan licht, gebrek aan warmte kan „Entfaltungshemmung” te weeg brengen. Harsgirg onderscheidt daarnaar photokleistogame, hydrokleistogame en thermokleistogame bloemen.

Eggers zag het verschijnsel evenwel weer optreden bij groote droogte en verdwijnen bij verplanten naar vochtiger standplaatsen.

Errera en Gevaert en ook Goebel namen bij *Subularia* het omgekeerde waar.

Warmte, koude, duisternis, licht, droogte en vochtigheid zijn dus alle als oorzaken aangezien voor het optreden van cleistogamie en voor een zeer klein deel heeft men dit experimenteel ook trachten te bewijzen.

Afgezien van de juistheid van de opgave der oorzaken blijkt weer uit bovenstaande proeven dat uitwendige omstandigheden van beteekenis zijn. De verdere beteekenis van het onderzoek van Goebel is nu, dat hij aan de hand van proeven deze afhankelijkheid nader trachtte te preciseren.

Reeds in de „Pflanzenbiologische Schilderungen” (1893) deelde hij een proef mee met *Impatiens noli-tangere*, gekweekt in schoon zand. Geen enkel exemplaar bracht chasmogame bloemen voort, in tegenstelling met planten die in tuinaarde gezet waren, of met voedingsoplossingen begoten werden. Aanvankelijk bloeiden alle proefplanten cleistogaam.

De goed gevoede gingen evenwel spoedig over tot het maken van chasmogame bloemen.

Reeds Kerner had van een standplaats waar nimmer chasmogame bloemen voorkwamen door verplanting naar goede grond deze te voorschijn geroepen. Dat voedselarmoede een groote rol speelt bleek Goebel verder uit de volgende ingrepen. Afplukken van bladeren brengt chasmogaam bloeien de planten weer tot cleistogamie. Ook ziekte heeft dezelfde invloed. Planten, die in Juli rijkelijk gebloeid hadden, brachten in Augustus slechts cleistogame bloemen voort, omdat ze hevig te lijden hadden van *Sphaerotheca Castagnei*, een meeldauw. Ook Graebner nam iets dergelijks waar bij *Impatiens parviflora*, die door bloedluis aangetast was.

Het is dus mogelijk door ongunstige voedingsomstandigheden chasmogaam bloeiende planten weder cleistogaam te maken. Of nu een *algemeen* gebrek van voedingsstoffen die invloed heeft, of dat het slechts om het ontbreken van een bepaalde stof gaat, die voor de vorming van chasmogame bloemen noodig is, is een tweede vraag. — De waarneming van Ludwig, die bij *Hyoscyamus niger*, cleistogame bloemen zag optreden aan het eind van inflorescenties maar na verwijdering van vruchten weer chasmogame, ondersteunt misschien de eerste hypothese. Hoewel dit slechts de vermelding is van enkele proeven van Goebel is hiermede reeds overtuigend bewezen *dat cleistogamie mede door voedingsinvloeden veroorzaakt kan worden, hetzij dan dat deze invloeden in voor de bloem ongunstige zijn veranderen door arme bodem, gebrek aan licht, overmatige of geremde transpiratie, gebrekkige assimilatie, of door onttrekking van voedsel door de ontwikkeling van vegetatieve organen. Van belang is alleen de mate van voedselvoorziening voor de bloem-aanleg.* Alle vroegere opgaven over de invloed van licht, warmte, vocht en koude behoeven elkander dus in dit licht gezien, niet tegen te spreken.

Goebel formuleert aan het eind van zijn stuk de conclusie voortreffelijk aldus: „Eine grosse Anzahl von Pflanzen hat die Fähigkeit unter bestimmten äusseren Bedingungen kleistogame Blüten statt chasmogame zu erzeugen. Diese kleistogame Blüten unterscheiden sich von den gewöhnlichen, bei Blüten sehr häufigen Hemmungsbildungen, dadurch, dass zwar die Entwicklung der Blüte auf einem früheren oder späteren Entwicklungsstadium eine Hemmung erfährt, die Reife der Sexualorgane aber trotzdem eintritt”.

Het is dan ook totaal onjuist als Burck in het Nederlandsch Kruidkundig Archief van 1905 schrijft, dat hij aangetoond heeft dat cleistogame bloemen niet alleen ontstaan door gebrekkige voedingsomstandigheden, „zooals Goebel meende”, maar alsmede het gevolg zijn van een mutatie. Zooiets heeft Goebel immers nooit beweert. In bovenstaande formulering is juist terdege rekening gehouden met het specifiek vermogen van de plant om onder speciale omstandigheden cleistogame bloemen te vormen.

Een andere vraag is hoe die plant, in tegenstelling met andere soorten of rassen, aan dat vermogen komt. Maar voor wij ten slotte hierop ingaan moeten wij eerst nog terugkomen op het begrip „cleistogamie”.

Wat verstaat men eigenlijk onder „cleistogamie”?

Alle gesloten *blijvende* bloemen die zichzelf bestuiven en zaad voortbrengen, hebben wij cleistogaam genoemd.

Nu zijn sommige het daar niet mee eens. De oorzaak van die verschillende begripsbepaling ligt vooral in de omstandigheid dat men aanvankelijk de bouw als „Hemmungsbildung” niet doorgrond had, hoewel men had waargenomen hoe door onderdompelen in water, door kou en door schaduw sommige chasmogame bloemen hun knoppen niet openden en nochtans vrucht zetten. Hansgirg en Loew stelden deze als pseudocleistogame tegenover de „echte” cleistogame. „Diese stimmen mit den normal sich öffnenden in der Grösze, Form, Lage u.s.w. völlig überein und sind wie diese im Besitze aller Eigenschaften, welche zur Anlockung der Insekten dienen”.

Oorspronkelijk heeft men dus de door duidelijk merkbare milieuveranderingen veroorzaakte „Entwicklungshemmung” willen scheiden van *die* cleistogamie, waarvan het oorzakelijk verband tusschen milieu en bloemvorm niet duidelijk was en waarbij bovendien reductie's optraden waaruit bleek dat om het zoo eens te zeggen, de bloem van het aanlokken van insecten afgezien had.

Nu zal niet iedere soort bijv. op onderdompeling in water met cleistogamie kunnen reageren (b.v. *Batrachium*!). Er is dan ook geen wezenlijk verschil tusschen cleistogamie

en pseudo- of geïnduceerde cleistogamie omdat beiden tot stand komen ten gevolge van het specifiek vermogen in wisselwerking met „Standorts und Ernährungsbedingungen.” *Beide* zijn fixatie's van vroegere of latere ontwikkelingsstadia. Dat hier werkelijk geen criteria te vinden zijn, blijkt bovendien uit het door Goebel beschreven feit dat *Impatiens noli tangere* bij den overgang van cleistogame naar chasmogame inflorescenties, bloemen maakt, die op zijn te vatten als tusschenvormen (fig. 18). Nog uitgesprokener vond hij dat later bij *Viola*-soorten. De bloem is volkomen ontwikkeld maar ontplooit zich niet. Duidelijk illustreert dit, hoe willekeurig het is „geschlossenen bleibende Blüten, deren Organe keine wesentlichen Verkümmierungen aufweisen” (Kirchner, Loew en Schroeter) als pseudo-cleistogaam te blijven onderscheiden. Men zou in sommige gevallen cleistogame bloemen van eenzelfde bloemsteel, op grond van deze willekeur g gekozen, morphologische definitie moeten onderscheiden als „echt”-cleistogaam en „pseudo-cleistogaam”.

Loew heeft zijn standpunt nog trachten te steunen door de volgende, op zich zelf ongetwijfeld interessante waarnemingen.

Ule heeft ons n.l. met de bloembioologie van een Braziliaansche *Melastomaceae*, *Purplella cleistogamia*, bekend gemaakt, waarbij gedurende de bloei de kroonslippen stijf aaneengesloten blijven. Daar de bloem evenwel rijkelijk honing bevat verschaffen hommels zich gewelddadig toegang, zoodat aan het eind der bloei een gat in de kroonbladeren te vinden is. Bij *Bromeliaceae* zijn dergelijke inrichtingen zelfs vrij algemeen. Door Frits Müller en Ule zijn *Nidularium*-soorten beschreven, waarbij de gesloten kroon door kolibrie's wordt opgebogen. Vliegen deze verder, dan veeren de kroonslippen direct weer naar elkaar toe. Een analoog geval vinden wij in de door Asa Gray, Robertson en Webb beschreven bestuiving van *Gentiana Andrewsii*, waar de kroonbladeren door hommels werden uiteengeschoven. — Hier hebben wij nu volgens Loew „Entfaltungshemmung”, terwijl de bloem toch door vreemd stuifmeel wordt bevrucht. Toch is dit natuurlijk geen bewijs voor het instandhouden van het begrip pseudo-cleistogamie, want *zelfs* aan de meest ruime definitie wordt niet voldaan. De bloem *blijft* immers niet gesloten, terwijl *kruis*-bestuiving plaats vindt!

Interessant zou het wezen om na te gaan of deze bloemen zonder insecten- of kolibriebezoek werkelijk cleistogaam zijn.

„When however it is believed on fairly good evidence that the flowers of a plant in its native country do not open on any hour of the day or night and yet set seeds capable of germination, they may fairly be considered as cleistogamic notwithstanding that they

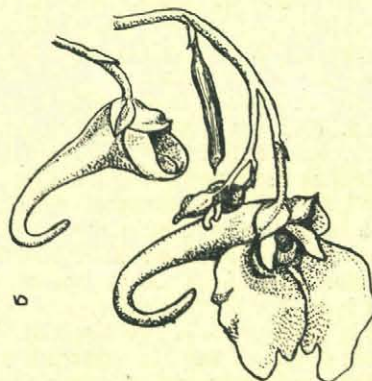


Fig. 18. Groot springzaad *Impatiens noli tangere*. Links tusschenvorm, rechts bloeiwijze met chasmogame bloem.

Naar GOEBEL.



Fig. 19. *Ascarpa longipes*. Links chasmogame, rechts anomale bloem. Na verwijdering der voorste kelkbladeren. De beide vruchtbladeren zijn uit elkaar gehaald om de daarachter verborgen anthere A te laten zien. Deze staat *tusschen* de kelkbladeren (alternisepaal).

present no peculiarities of structure" (Diff. forms of flowers p. 312) schreef Darwin reeds en wij kunnen ons hieraan houden, zelfs met weglating van het „in its native country”.

Er is nog één geval waarmede wij even rekening moeten houden. Bij *Asicarpa* vinden we kleine bloemen die op het eerste gezicht gebouwd zijn als zeer gereduceerde en cleistogame. De kroon ontbreekt of is als rudimentje aanwezig, en er is slechts één meeldraad met enkele stuifmeelkorrels, die evenwel geen inhoud hebben. Deze meeldraad staat tegenover de kroon, terwijl de chasmogame bloem 5 episepale meeldraden heeft (fig. 19). Inderdaad is hier dan ook geen cleistogamie.

Helène Ritzerow heeft ontwikkeling van het zaad zonder bevruchting aangetoond. Of dit hier door parthenogenese (ontwikkeling van de onbevruchte eicel), apogamie (ontwikkeling van embryozakcellen) of aposporie (ontwikkeling uit de nucelluscellen) plaats heeft, is nog niet uitgemaakt.

Alle gevallen van zelfbestuiving in gesloten blijvende bloem (of bloeiwijze b.v. bij Gramineae en Araceae) kunnen wij dus op goede gronden en zonder moeilijkheden als cleistogaam afgrenzen.

Wij hebben ook reeds gezien dat de omstandigheden een groote rol spelen bij het tot stand komen van het verschijnsel en dat sommige soorten op dezelfde omstandigheden reeds reageeren met cleistogame bloemen, als andere nog uitsluitend chasmogame bloemen voortbrengen. Hierdoor zou men geneigd zijn aan te nemen dat van een grotere groep planten cleistogamie mogelijk is, dus dat de soort het vermogen (latent) bezit, maar gewoonlijk de omstandigheden nimmer zóó zijn dat dit tot uiting komt.

Nu zouden van een aantal soorten z.g. cleistogame rassen voorkomen. De anemophile *Juncus bufonius* is in Zuid-Rusland cleistogaam, in Duitschland „gelegentlich” cleistogaam, in Nederland chasmogaam. Wij vragen ons af hoe zullen Russische planten zich in Holland gedragen en omgekeerd. Hiermede betreden wij een gebied van experimenteel onderzoek dat bijkans ongeëxploreerd is. Want eerst het experiment zou aan kunnen toonen of wij hier werkelijk rassen hebben of dat het slechts modificaties zijn van een soort, zooals Darwin dit reeds voor *Viola altaica* en *V. nana* aantoonde. Zouden de planten van verschillende herkomst op dezelfde omstandigheden niet gelijkelijk reageeren, dan zouden wij hier drie rassen hebben, ieder met hun „specifische Art der Reaktion auf die Auszenbedingungen”. Hoogstwaarschijnlijk is dat zoo bij het door Vierhapper beschreven ras van *Helianthemum guttatum*.

Dat het vermogen tot het vormen van cleistogame bloemen erfelijk is, ligt voor de hand. „Vererbt wird immer nur eine bestimmte spezifische Art der Reaktion auf die Auszenbedingungen und was wir als äusere Eigenschaften mit unseren Sinnen wahrnehmen (in casu cleistogamie) ist nur das Resultat dieser Reaktion auf die zufällige Konstellation von Auszenbedingungen. Die spezifische Art der Reaktion auf die Auszenbedingungen hat nun aber ihre Grundlage in den spezifischen Bau oder Chemismus des Idioplasmas (Baur)”. Verschillende rassen hebben dus een verschillend idioplasma. Voor het tot stand komen van het vermogen tot het vormen van cleistogame bloemen zal dan ook verandering van idioplasma, een mutatie, noodig zijn. Binnen de soorten vinden wij nu dikwijls een reeks van sterk varierende bloemvormen.

Men kan dit met Burck beschouwen in het kader van de tusschenrassen van de Vries met dit verschil, dat het optreden der anomalie in tegenstelling met wat we gewoonlijk zien, hier beïnvloed wordt door *slechte* voeding. Tusschenrassen zijn zeer variabele vormen, die een wisselwerking vertoonen tusschen twee antagonistische eigenschappen. Van deze beide eigenschappen is de eene de oorzaak van de normale verschijningsvorm, die wij van de stamsoort afkomstig beschouwen, de andere is de veroorzaker der anomalie.

Al naar den toestand der „pangen” kunnen wij nu volgens de Vries de volgende typen onderscheiden:

De normale eigenschap is:		De anomalie is:
I.	actief	latent
II.	actief	semi-latent
III.	Beide eigenschappen houden elkaar in evenwicht.	
IV.	semi-latent	actief
V.	latent	actief

Hieruit volgt dat I eenvoudig de normale chasmogame soort, V de constant cleistogame is. Onder II, III (en IV) vallen dan de tusschenvormen. Dit zijn de tusschenvormen, die dus daardoor gekenmerkt zijn, dat de 2 antagonistische eigenschappen zoo zijn verbonden, dat beide zich min of meer kunnen laten gelden. Wat nu het derde geval, het z.g. middenras betreft, welke eigenschap zich nu sterker doet gelden. wordt bijzonder beïnvloed door de voeding. Deze wisselwerking geeft dan ook aanleiding tot een variatiebreedte, die verre de variatiemogelijkheid van constante typen overtreft.

Men kan nu met Baur deze variabiliteit beschouwen als een uiting van eigenschappen, die het vermogen bezitten om onder invloed van de voeding afwijkende morphologische veranderingen te voorschijn te roepen, maar moeilijk is het dan te begrijpen, dat eenzelfde anomalie bij eenzelfde soort in ongelijke mate kan voorkomen. Men kan dit dan ook volgens de Vries opvatten, n.l. dat de anomalie bij deze soort gelijktijdig als „halfras” (II) en als „middenras” (III) voorkomt.

Men kan hier lang over polemiseren. Inderdaad is dit gedaan door Burck (pro) en door Loew (contra). Burck meent werkelijk dit feit te hebben *bewezen*, want hij schreef later: „nu immers kon worden *aangetoond* dat cleistogame bloemen niet kunnen ontstaan door gebrekkige voedselverhoudingen, zooals Goebel meende, maar alsmede het gevolg waren van een mutatie enz.”. Nu in Burck's geschrift evenwel niet anders dan het opstellen van een werkhypothese, Alleen uitvoerige experimenten kunnen hier iets aantoonen. Inderdaad zijn wij evenwel ook hiermede nog niet verder dan juist Goebel, want het was de Vries die aan het begin van het hoofdstuk over de tusschenrassen in „Die Mutations-theorie” een citaat uit Goebel's „Organographie der Pflanzen” plaatste: „Wo äussere Ursachen Missbildungen hervorrufen, handelt es sich nur um Zutage tragen latenter Anlagen”. Bedenken wij evenwel, dat de cleistogame bloem een „reproducerende embryonale fixatie” is en geen eigenlijke „Missbildung”. Aan den zin der woorden doet dit evenwel weinig af.

Cleistogamie is meer het onderwerp geweest van meditatie dan van onderzoek. Gering is het aantal werkelijk nauwkeurige beschrijvingen van de anatomie en biologie van cleistogame bloemen. De afhankelijkheid van uitwendige omstandigheden is eerst in groote trekken aangetoond. Proeven om door kruising cleistogamie over te brengen op andere rassen zijn nooit genomen. Erfelijkheidsonderzoekingen ontbreken ten eenen male. Inderdaad staan wij dan ook eerst aan het *begin* van de oplossing van dit bloembioologisch probleem!

Amsterdam.

J. W. VAN DIENEN.

Litteratuur.

Voor diegenen, die zelf nog enkele bronnen wenschen te raadplegen, geef ik hier enkele van de m.i. belangrijkste stukken, die alle voorzien zijn van uitvoerige verwijzingen naar verdere litteratuur. Ik ben natuurlijk gaarne bereid naar aanleiding van bepaalde punten inlichtingen over de desbetreffende publicaties te verstrekken. Volledige vermelding van de uiterst omvangrijke litteratuur zou buiten de gestelde grenzen van dit artikel vallen.

De oudere litteratuur is samengevat in de artikelen van Hugo von Mohl: „Einige Beobachtungen ueber dimorphe Blüten” (Bot. Zeitung 1863, pag. 309, 321). Een vrij uitvoerige lijst van de waargenomen cleistogaam bloeiende planten geeft Dr. Paul Knuth: „Handbuch der Blütenbiologie” (Band 1, 62 e.v.). De aanleg en de oorzaak van het ontstaan van de cleistogame bloem zijn nagegaan door K. Goebel: „Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien” (Biol. Centralblatt, Bnd. XXIV, nr. 21, 22, 23, 24, 1904). De anatomie van tal van objecten is nauwkeurig beschreven door H. Ritzerow: „Ueber Bau und Befruchtung kleistogamer Blüten” (Flora oder Allgem. Bot. Zeit., Bnd. 98, 1907, pg. 163).

J. W. v. D.