

**Over de eigenaardige heterostylie der bloemen
van Erythroxyton**

DOOR

DR. W. B U R C K.

(PLAAT III EN IV.)

De Erythroxyloae behooren in hoofdzaak tot de Flora van Zuid-Amerika en West-Indië. In de Monographie van Peyritsch, voorkomende in de Flora Brasiliensis van von Martius en Eichler, werden niet minder dan 82 soorten van 't geslacht Erythroxyton beschreven, alle behorende tot de Nieuwe Wereld. In vergelijking hiermede is het aantal in Azië voorkomende soorten betrekkelijk gering. In de Flora van Britsch-Indië vindt men slechts 6 soorten aangegeven en in den Maleischen Archipel werden tot op heden 5 soorten ontdekt.

De beschrijving dezer 5 Nederlandsch-Indische soorten gaf mij aanleiding een onderzoek in te stellen naar den eigenaardigen bouw harer bloemen; dit werd mij nog gemakkelijker gemaakt doordien er behalve deze nog 4 soorten in den Plantentuin te Buitenzorg worden aangetroffen van elders ingevoerd en die geregeld bloeien en vrucht dragen, n.l. *E. lucidum* Moon uit Ceylon, *E. laurifolium*, *E. Coca* var. *Spruceanum* Burck en *E. Bolivianum* Burck.

Reeds door Darwin ¹⁾ en door Peyritsch ²⁾ werd er op gewezen, dat de soorten van Erythroxyton zich voordoen onder twee verschillende vormen, n.l. met langstijlige en kortstijlige of dolichostyle en brachystyle bloemen.

¹⁾ Darwin, Different Forms of Flowers p. 121.

²⁾ Peyritsch, Erythroxyloae in Flora Brasiliensis.

Darwin rekende ze tot de heterostyl-dimorphe planten, doch Peyritsch, die een zeer groot aantal soorten heeft kunnen onderzoeken, en die een zeer juiste beschrijving geeft van de vormen, waaronder de dolichostyle en brachystyle bloemen zich voordoen, laat het in het midden of zij wel degelijk onder de dimorphen moeten worden gerangschikt.

In Reiche's overzicht der Erythroxylaceae in Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Lief. 47, vindt men omtrent dit onderwerp weinig opgeteekend.

In de bloem van Erythroxyton vindt men een driehokkig vruchtbeginsel met 3 stijlen en een dubbelen krans van 5 meeldraden. In de kortstijlige bloemen zijn deze 10 meeldraden van nagenoeg dezelfde lengte en de antheren op min of meer aanzienlijken afstand boven de stigmata geplaatst.

Wetende dat de plant reeds door Darwin als heterostyl werd aangegeven, zou men geen oogenblik aarzelen haar tot de heterostyl-dimorphen te brengen (verg. Plaat III, fig. 1, 2, 3a).

Bij de beschouwing van eene langstijlige bloem valt het echter dadelijk op, dat alhoewel de stigmata daarin boven de antheren en op corresponderende hoogte met de antheren in den kortstijligen vorm zijn geplaatst, de beide meeldradenkransen belangrijk afwijken van hetgeen men gewoon is bij langstijlige vormen van heterostyl dimorphe planten aan te treffen.

De helmknoppen toch staan op verschillende hoogten boven den bloembodem en zóó, dat de 5 hoogste het midden houden tusschen de onderste antheren en de stigmata of m.a.w. de langstijlige Erythroxyton-bloem doet zich voor als de langstijlige vorm van eene heterostyl trimorphe plant.

Dit geldt b.v. voor de langstijlige bloem van *E. Coca* var. *Spruceanum* (fig. 4), *E. Bolivianum* (fig. 5), *E. Bancanum* (fig. 6) en voor eene menigte Amerikaansche Erythroxyton soorten, gelijk blijken kan uit de verschillende afbeeldingen bij de genoemde Monographie van Peyritsch, waarvan ik hierachter eenige heb overgenomen.

Dit zonderlinge mengelmoes van trimorphe en dimorphe vormen zou er ons toe kunnen brengen om de *Erythroxyton's* nu eens te rekenen tot de heterostyl-dimorphe, dan weder tot de heterostyl-trimorphe planten, al naardien een brachystyle dan wel een dolichostyle bloem voor het onderzoek voorhanden was.

Dat de verhouding abnormaal is, is duidelijk; wanneer toch in de kortstijlige bloem de stigma's op het niveau staan der laagste helmknoppen in de langstijlige, dan is de hooger geplaatste meeldradenkrans als volmaakt overbodig te beschouwen en omgekeerd is de onderste krans van geen nut wanneer de stigma's der kortstijlige bloem in hoogte correspondeeren met den bovensten krans der antheren in den anderen vorm. De vraag is thans slechts of de *Erythroxyton's* moeten worden beschouwd als abnormale dimorphe dan wel als abnormale trimorphe planten, m. a. w. of zij moeten worden opgevat als dimorphe planten die neiging vertoonen tot een overgang tot trimorphie, dan wel als oorspronkelijk trimorphe planten, die op weg zijn heterostyl-dimorph te worden?

Een nadere beschouwing der beide bloemvormen leert ons het volgende:

1°. Bij verreweg de meeste kortstijlige bloemen zijn de 10 meeldraden niet juist even lang en valt het zelfs niet moeielijk om twee kransen te onderscheiden, een langeren en een korteren. Men behoeft slechts een blik te slaan op de hierachterstaande afbeelding der bloem van *Erythroxyton longistipulatum* (fig. 9), op de afbeelding van *E. spec.* bij Darwin en op de vele bloemteekeningen door Peyritsch aan zijne beschrijvingen toegevoegd, om te zien dat de ongelijke lengte der meeldraden bij de kortstijligen regel is; zoo b. v. bij *E. Buxus*, *E. distortum*, *E. Daphnites*, *E. coelophlebium* (fig. 3a), *E. parvistipulatum* (fig. 2a), *E. Spruceanum*, *E. Paraense*, *E. macrocnemium* e. a., waar het verschil in lengte duidelijk waarneembaar is. Alleen bij *E. betulaceum*, *E. vacciniifolium* (fig. 1a) en *E.*

pulchrum is het lengteverschil gering, alhoewel toch steeds waar te nemen. In geen geval echter verschillen de beide meeldradenkransen zooveel van elkander als bij een typisch gevormde heterostyl-trimorphe bloem of bij een langstijligen vorm van *Erythroxyton*.

2°. Hetzelfde verschijnsel, alhoewel in mindere mate, valt waar te nemen bij de meeldraden der dolichostyle vormen. In den regel zijn de filamenten aan den ondersten krans half zoo lang als de urceolus stamineus en die van den tweeden krans tweemaal langer dan de onderste. Bij sommige soorten nu, zooals bij *E. Burmanicum* (fig. 8) bestaat er neiging om ook bij deze vormen de beide meeldradenkransen in 't zelfde niveau te brengen, zoodat zij gaan gelijken op langstijlige vormen van heterostyl-dimorphe planten.

3°. Wanneer wij letten op de stigmata der brachystyle vormen, dan valt het spoedig op, dat deze ten opzichte der antheren in de corresponderende langstijlige vormen verschillende hoogten innemen, zoodat bij sommige soorten de stigmata op gelijk niveau staan met de hoogst geplaatste antheren en bij andere op 't niveau der laagste antheren van de langstijlige vormen.

Voorbeelden van het eerste zijn: *E. vacciniifolium* (fig. 1a) en *E. coelophlebium* (fig. 3a); voorbeelden van het tweede: *E. parvistipulatum* (fig. 2a) en *E. revolutum*.

Deze feiten leeren ons, dat de kortstijlige *Erythroxyton*-bloemen, al mogen zij dan ook aan heterostyl-dimorphe bloemen doen denken, dit toch in werkelijkheid niet zijn. *E. vacciniifolium* en *E. coelophlebium* zijn veeleer op te vatten als middelstijlige en *E. parvistipulatum* en *E. revolutum* als kortstijlige vormen van eene trimorphe species en hiermede vervalt derhalve het hierboven genoemde belangrijke verschil. Opvallend echter is het, dat de langstijligen veel meer het uiterlijk voorkomen hebben bewaard van hunne trimorphie dan de kortstijligen.

Het voorkomen van nu eens kortstijlige, dan weder mid-

delstijlige vormen naast de langstijligen bij de verschillende *Erythroxylon*-soorten, geeft recht tot het vermoeden, dat elke soort van dit geslacht zich eigenlijk voordoet onder drie verschillende vormen, kort-, midden- en langstijlig en reeds a priori kan men verwachten, dat bij verder onderzoek deze 3 vormen dan ook zullen worden aangetroffen.

Het is mij gelukt van een enkele soort den tot nog toe onbekend gebleven vorm te vinden.

Van *Erythroxylon lucidum* Moon werden reeds door Thwaites twee vormen onderscheiden, die hij „forma stylosa” en „forma staminea” noemde. Deze werden door Darwin nader omschreven. De „forma stylosa” komt blijkens Darwin's beschrijving overeen met eene langstijlige en de andere met eene kortstijlige bloem. In de laatste zijn wederom evenals bij de andere *Erythroxylon*-soorten de meeldraden nagenoeg van dezelfde lengte; in de eerste onderscheidt men twee kransen, een krans van korte meeldraden en een van middelbare lengte. In den Buitenzorgschen Plantentuin vindt men echter van deze Ceylon'sche soort een exemplaar waarvan de bloemen zijn gebouwd volgens het zuivere type van een middelstijligen vorm van eene trimorphe soort. Hierachter in fig. 10 is zij afgebeeld.

Voor zoover mij bekend is zij de eenige, waarbij de middelstijlige even zuiver van vorm is gebleven als de langstijlige.

Erythroxylon lucidum bestaat derhalve op Ceylon onder 3 vormen en dit verhoogt de waarschijnlijkheid, dat men ook van de andere soorten eenmaal den thans nog ontbrekkenden vorm zal vinden. Tevens neemt dit allen twijfel weg omtrent den waren aard der heterostylie bij het geslacht *Erythroxylon*.

Wat nu verder de bovengestelde vraag betreft of zij moeten worden beschouwd als dimorphe planten, die in een toestand van overgang verkeerden tot trimorphie dan wel als oorspronkelijk trimorphe planten, die neiging aan den dag leggen om dimorph te worden, meen ik hier te mogen herinneren aan

het feit, dat reeds vroeger bij trimorphe planten een overgang tot dimorphie is aangetoond, nl. bij verschillende *Connarus*-soorten en bij *Averrhoa Carambola*, waar de overgang tot stand kwam door het rudimentair worden van een der beide kransen van meeldraden, waarbij derhalve van eene andere wijze van beschouwing geen sprake kan zijn. ¹⁾

Bij de beschrijving dezer gevallen heb ik uiteengezet, dat een overgang van trimorphie tot dimorphie een voordeel was voor de species. Twee vormen van eene heterostyl-dimorphe soort kunnen namelijk slechts op twee wijzen onderling worden bestoven en beide deze bestuivingen zijn legitiem. Tusschen twee vormen van eene trimorphe species daarentegen zijn 4 wederzijdsche bestuivingen mogelijk, waarvan 2 illegitiem zijn. Uit deze illegitieme bevruchtingen kunnen planten voortkomen van zwakkere constitutie en het stuifmeel dezer laatste door insecten op de stigmata van eene legitieme plant overgebracht, kan een nadeeligen invloed uitoefenen op de gansche nakomelingschap van de soort. Het voordeel van dergelijken overgang bestaat derhalve in de eliminatie der illegitieme nakomelingen.

Nemen wij dus als het waarschijnlijkste aan, dat ook de *Erythroxylon*'s oorspronkelijk evenals *Connarus* en *Averrhoa* trimorph zijn geweest, dan laten zich de eigenaardigheden, die wij bij deze bloemen hebben aangetroffen op eene eenvoudige wijze verklaren door de hypothese, dat de onderste krans van meeldraden in de 3 vormen zich heeft verlengd tot het niveau van den tweeden krans.

Die verlenging der onderste meeldraden zal vooreerst 3 nieuwe vormen doen ontstaan.

Uit de langstijlige bloem A, fig. 7 zal een vorm ontstaan A¹ met langen stijl en meeldraden van middelbare lengte. In

¹⁾ Burck. Relation entre l'hétérostylie dimorphe et l'hétérostylie trimorphe. — Annales du Jard. Bot. de Buitenzorg. vol. VI, 1887 p. 251.

dezen toestand van overgang bevindt zich b. v. *E. Burmannicum*; de middelstijlige bloem B zal overgaan tot een vorm met stijl van middelbare lengte en lange meeldraden, B¹ fig. 7, in welken toestand wij bloemen hebben aangetroffen van *E. vacciniifolium* en *E. coelophlebium*; de kortstijlige bloem C zal overgaan in een vorm met korten stijl en lange meeldraden, C¹ fig. 7, gelijk die, welke zijn aangetroffen bij *E. parvistipulatum* en *E. revolutum*.

Voorts is het te verwachten, dat de vormen C meer en meer in aantal zullen afnemen, aangezien er twee legitieme bewerkingen mogelijk zijn tusschen A¹ en B¹, geen enkele tusschen B¹ en C¹ en slechts ééne tusschen A¹ en C¹, waardoor de vormen A¹ en B¹ steeds in aantal moeten toenemen en de soort eindelijk zal overgaan tot normale dimorphe heterostylie.

Eene omgekeerde wijze van beschouwing, nl. een overgang van dimorphe tot trimorphe heterostylie zou gelijk wij zoo even reeds gezegd hebben, zeker niet voordeelig zijn voor de soort en wijst ook niet op analogie met hetgeen bij andere heterostyle planten valt op te merken; maar bovendien zou eene verklaring van de wijze, waarop zulk een overgang zou plaats hebben niet gemakkelijk zijn. Zij zou ons dwingen om aan te nemen, dat niet alleen de meeldraden zich onderscheiden door eene groote variabiliteit en lengte, maar ook de stijlen en dat in sommige bloemen de stijlen neiging vertoonden om korter te worden, terwijl zij in andere bloemen deze neiging niet aan den dag legden en verder ook, dat in sommige bloemen de meeldraden zich verlengden, terwijl zij in andere korter werden.

De soorten van het geslacht *Erythroxylon* moeten derhalve worden beschouwd als heterostyl-trimorphe planten, die in een toestand van overgang verkeerden om heterostyl-dimorphe te worden.

Het is zeker een zeer opvallend verschijnsel, dat alle thans bekende *Erythroxylon*-soorten, ± 93 in getal, zijn gebleken

heterostyl te zijn en niet minder opvallend is het, dat zij ook alle, voor zoover dit kon worden nagegaan, verkeerden in denzelfden toestand van overgang van trimorphie tot dimorphie.

Het valt moeilijk om te gelooven, dat alle deze planten tijdens haar bestaan als species heterostyl zijn geworden. Wij zouden daarvoor moeten aannemen, dat zij alle, onder welke zeer uiteenlopende levensvoorwaarden zij ook verkeerden, juist in dezelfde richting zijn gaan varieeren om eerst heterostyl-trimorph te worden en daarna over te gaan tot de phase, waarin wij ze thans aantreffen. Veeleer moeten wij aannemen, dat de *Erythroxylon*-soorten de eigenaardigheden, welke zij aan den dag leggen, hebben overgenomen van een gemeenschappelijken stamvorm. Uit dien stamvorm zijn een groot aantal soorten voortgekomen, die zich over de nieuwe en oude wereld hebben verspreid en thans is er nog geen enkele soort aangetroffen, waarvan gezegd kan worden, dat zij inderdaad heterostyl-dimorph is geworden.

Het komt mij voor, dat er slechts ééne verklaring te geven is voor dit merkwaardige verschijnsel en wel deze, dat wanneer heterostylie in 't algemeen en een overgang tot dimorphie in 't bijzonder van overwegend belang was voor den stamvorm, aangezien deze hoogst gevoelig moet geweest zijn voor de nadeelige gevolgen van eene illegitieme kruising of van zelfbestuiving, echter voor vele uit dezen stamvorm voortgekomen soorten, die onder gansch andere uitwendige omstandigheden verkeerden, deze inrichting ter verzekering van eene legitieme kruising van weinig of in 't geheel geen nut was, daar zij ook met eigen stuifmeel bevrucht of met stuifmeel uit bloemen van denzelfden vorm volkomen vruchtbaar waren.

En dit laatste schijnt inderdaad het geval te zijn voor eene soort die mij van nabij zeer bekend is n. l. *Erythroxylon Coca* var. *Spruceanum*. Deze, die op het eiland Java wordt gecultiveerd als moederplant der cocabladeren uit den handel, schijnt volmaakt fertiel te zijn en is het gansche jaar letterlijk overladen met vruchten, niettegenstaande op Java

geen andere dan de langstijlige vorm voorkomt. En wat nog meer zegt, alle tegenwoordig op Java voorkomende coca-aanplantingen zijn voortgekomen uit het illegitieme zaad van 2 in het jaar 1875 in den Buitenzorgschen Plantentuin ingevoerde planten en hare afstammelingen. Het aantal uit elkander voortgekomen generaties bedraagt thans minstens vijf en van eene degeneratie of eene verminderende fertiliteit is geen sprake. Hoewel nu ook moet worden toegegeven, dat dit aantal generaties nog niet groot genoeg is om te bewijzen, dat zij op den duur geheel ongevoelig is voor de nadeelige gevolgen, die uit illegitieme bevruchting voortspruiten, mag deze plant voorloopig toch gerangschikt worden onder die welke voor deze wijze van bevruchting niet zeer gevoelig zijn.

Wat hier gezegd is omtrent de onvruchtbaarheid van *E. Coca* var. *Spruceanum* geldt waarschijnlijk ook voor *E. Bolivianum*. Niettegenstaande alle op Java ingevoerde plantjes langstijlig waren is deze soort bijzonder vruchtbaar. Zij werd echter tot nu toe slechts tot de tweede generatie gecultiveerd.

Hieruit volgt opnieuw, hetgeen ik reeds vroeger gelegenheid heb gehad op te merken, naar aanleiding van de aanpassingen ter bevordering van zelf bestuiving in het geslacht *Ipomoea*¹⁾, dat men voorzichtig moet zijn in de interpretatie van speciale inrichtingen, die men aantreft in een of andere bloem en die den schijn hebben als zouden zij moeten dienen ter regeling eener kunstbevruchting of legitieme bestuiving, daar zulk eene inrichting, daar waar zij wordt aangetroffen, niet direct mag worden beschouwd als een adaptatie, die de soort zich heeft verworven. Bij vele species toch is zij niet anders dan eene van een oorspronkelijken stamvorm overgeërfde eigenschap, die niet voor alle nakomelingen van evengroot belang behoeft te zijn.

¹⁾ Burck. Beitrage zur Kenntniss der Myrmecophilen Pflanzen Annales du Jard. Bot. de Buitenzorg. 1891, vol. X, p. 115—119.

VERKLARING DER FIGUREN OP PLAAT III EN IV.

Erythroxyton *L.*

1. *E. vacciniifolium*.
 2. *E. parvistipulatum*.
 3. *E. coelophlebium*.
 4. *E. Coca Lam. var. Spruceanum*.
 5. *E. Bolivianum*.
 6. *E. Bancanum*.
 7. Schematische voorstelling van overgang van trimorphe tot dimorphe vormen.
 8. *E. Burmanicum*.
 9. *E. longistipulatum*.
 10. *E. lucidum*.
-



