

BESTUIVINGSBIOLOGIE VAN DE WESPENORCHIS

Jean Claessens, Moorveldsberg 33, 6243 AW Geulle
Jacques Kleynen, Pr. Constantijnlaan 6, 6241 GH Bunde

“Nature abhors perpetual selffertilisation” (DARWIN, 1877). Met deze uitspraak gaf Darwin, geheel in overeenstemming met de tijdgeest, aan hoe men eind 19e eeuw dacht over zelfbestuiving. Analoot aan de toen heersende moraal meende men, dat zelfbevruchting wel moest leiden tot inteelt en degeneratie.

Bij de orchideeën is een steeds groter aantal (geheel of gedeeltelijk) autogame, dus zelfbestuivende soorten bekend geworden (REINHARD, 1977; CATLING, 1990). Het geslacht *Epipactis* (Wespenorchis) is binnen de Orchidaceae heel interessant, omdat hierbij zowel kruisbestuiving (alogamie), zelfbestuiving (autogamie) als overgangsvormen voorkomen.

In dit artikel willen we nagaan, welke de alogame en autogame kenmerken van een plant kunnen zijn, alsook hoe het samenspel tussen functie en vorm verloopt.

De soorten waarover we het zullen hebben zijn *Epipactis helleborine* (Brede wespenorchis), *E. atrorubens* (Bruinrode wespenorchis), *E. purpurata* (Paarse wespenorchis), *E. palustris* (Moeraswespenorchis), *E. microphylla* (Kleinbladige wespenorchis), *E. leptochila* (Smallippige wespenorchis) en *E. muelleri* (Geelgroene wespenorchis). Ze kunnen alle in Zuid-Limburg en omgeving (Eifel, Ardennen) aangetroffen worden.

DE ALLOGAME SOORTEN

Normaal zijn planten ingericht op kruisbestuiving. Met name orchideeën staan ervoor bekend, dat er vaak ingenieuze voorzieningen bestaan om het transport en afgave van stuifmeelpakketjes mogelijk te maken (CLAESSENS & KLEYNEN, 1991a, 1995b).

Bij de orchideeën zijn meeldraad en stamper verenigd tot één orgaan, het zuiltje. De stuifmeelkorrels zijn met behulp van elastische draden verbonden tot twee stuifmeelklompjes, de polliniën. Centraal in de orchideeënbloem zit het rostellum (het “snaveltje”), een orgaan dat bij *Epipactis* kleefstof produceert, die de verbinding tussen polliniën en bestuiver mogelijk maakt.

HET ROSTELLUM

We hebben eerder (CLAESSENS & KLEYNEN, 1995a) gesteld, dat de orchideeën een alles-of-niets strategie hanteren: komt een bezoekend insect met het rostellum in aanraking, dan worden d.m.v. dit orgaan beide polliniën ineens verwijderd (de term rostellum wordt hier in brede zin gebruikt: bedoeld wordt daarmee zowel het orgaan dat de kleefstof produceert als het bolletje kleefstof zelf). Naar functie gezien bestaat het rostellum uit twee delen: rostellum (in engere zin) en viscidium.

Het rostellum in engere zin is het orgaan dat de kleefstof vormt. Het viscidium is het bolletje kleefstof dat de verbinding tussen insect en polliniën tot stand brengt. Worden de polliniën door een insect verwijderd, dan

wordt het viscidium dus ook verwijderd, terwijl het rostellum (in engere zin) in de orchideeënbloem achterblijft.

Het contact met de stempel moet bij het verwijderen van de polliniën voorkomen worden. Een cruciale rol daarbij speelt het rostellum, dat een duidelijke dubbele functie heeft; enerzijds het tot stand brengen van het contact tussen polliniën en bestuiver, anderzijds het voorkomen van contact tussen polliniën en stempel van dezelfde bloem.

Het geslacht *Epipactis* bezit een heel eenvoudig gevormd rostellum, dat zich bevindt in het midden van de bovenste stempelrand. Het bestaat uit een bolletje kleefstof, omgeven door een zeer sensibel membraan. Bij *E. helleborine* is dit bij een nog niet bestoven bloem duidelijk zichtbaar als een melkwit knobbelletje. Zolang de polliniën rijpen, bevinden ze zich in de helmknop (anthere), nog geheel omgeven door een vliesje. Het rostellum is op dat moment nog plat en heeft een ruw oppervlak. Zijn de polliniën rijp, dan springt het omhullende vliesje kapot en worden de polliniën in een uitholling aan de bovenkant van het zuiltje, het zgn. klinandrium, gedeponeerd. Tegen die tijd is ook het rostellum rond en glad. Ook komt er al een verbinding tussen polliniën en rostellum tot stand. Om nu te verhinderen, dat de polliniën met de stempel van dezelfde bloem in contact kunnen komen, heeft een alogame *Epipactis*-bloem (*E. helleborine*, *E. purpurata*, *E. atrorubens*) een aantal specifieke kenmerken:

Allereerst hebben de polliniën een goede samenhang, zodat ze als geheel verwijderd kunnen worden zonder dat delen tijdens de verwijdering op de stempel vallen of dat delen in het klinandrium blijven liggen. Door exogene invloeden (wind, regen, langsglopen van dieren) zou dan de bloem alsnog met eigen stuifmeel bevrucht kunnen worden.

Duidelijk is dat het rostellum voldoende kleefkracht moet bezitten om de naar verhouding zware polliniën effectief op bijv. de rug of het hoofd van het bezoekende insect te kunnen bevestigen. Door zijn centrale



FIGUUR 1. *E. helleborine*, onderaanzicht zuiltje. Grote stempel met een centraal geplaatst rostellum, dat het contact tussen polliniën en stempel verhindert.



FIGUUR 2. *E. palustris*, lengtedoorsnede. Deze soort bezit een lange anthere met naar voren geschoven polliniën.

positie verhindert het rostellum ook een mogelijk contact tussen polliniën en stempel (figuur 1).

Door een groot én goed gevormd klinandrium wordt de afstand tussen stempel en polliniën vergroot.

Ook vorm en positie van de anthere beïnvloeden het al dan niet in contact komen van de polliniën met de stempel. Bij de allogame soorten is nog maar een extreem kort stukje van de helmdraad (filament) over, zodat de anthere netjes boven het klinandrium geplaatst wordt. Door de vorm van de anthere en de plaats waar deze zich opent, wordt de positie van de polliniën in het klinandrium bepaald. Bij de allogame soorten zien we, dat de polliniën dusdanig geplaatst worden dat ze met hun uiteinde in contact komen met het rostellum.

Hierboven hebben we de structuur van het zuiltje van de allogame soorten beschreven. Maar omdat allogaam in dit geval ook entomogaam (= door insecten bestoven) bete-

kent, zullen we nu nagaan op welke wijze de insecten aangelokt worden.

AANLOKKEN VAN INSEKTEN

Allogame bloemen hebben altijd voor hun bestuiver aantrekkelijke kleuren. *E. helleborine* heeft 'vuile', bruinrode tot groenachtige kleuren, die voor wespen heel aantrekkelijk zijn. *E. atrorubens* daarentegen heeft een typische paarsrode kleur die vooral bijen en hommels aanlokt (WIEFELSPÜTZ, 1970). De kleur van *E. purpurata* is heel functioneel in zijn omgeving: de plant staat vrij donker en bezit zijdeachtig glanzende, bleekgroene, dicht opeengeplaatste bloemen, die volop wespen aantrekken.

Ook de geur speelt een rol: bekend is de zeer sterke vanillegeur van *E. atrorubens*. Een van haar bijnamen in Duitsland is 'Strandvanille'. Geleid door de combinatie van kleur en geur vliegen de insecten op de *Epipactis*bloem af.

Er wordt een duidelijke landingsplaats geboden doordat de bloem min of meer horizontaal staat en doordat er een duidelijke lip is, die op zijn voorste deel (epichiel) houvast biedt in de vorm van bultjes en kroesjes. Vooral bij *E. atrorubens* zijn die kroesjes sterk ontwikkeld.

Het achterste deel van de lip, het hypochiel, is halfkomvormig, meestal donkerder gekleurd en bij de allogame soorten glimmend van de nectar, die hier afgescheiden wordt. Tussen epichiel en hypochiel is een meer of minder spleetvormige doorgang, die de tong van het insect in de richting van de nectar leidt. Tevens wordt zo het hoofd in de richting van het rostellum geleid.

Er is dus een heel complex van nauw op elkaar afgestemde factoren, dat het succes op bestuiving bepaalt.

Van *E. purpurata* en *E. helleborine* is bekend, dat de bezoekende wespen min of meer bedweld raken door de nectar. MÜLLER (1988) heeft aangetoond, dat in de nectar van



FIGUUR 3. *E. leptochila*, zijaanzicht. Perianth verwijderd. De anthere is naar voren geschoven en voorovergebogen. De polliniën zijn reeds in contact met de stempel.

E. helleborine en (zij het in geringe mate) van *E. purpurata* gistcellen voorkomen, die de suiker van de nectar kunnen omzetten in alcohol. De 'alcoholhoudende' nectar heeft een duidelijke uitwerking op de wespen: ze worden trager, kruipen van bloem naar bloem, vallen zelfs van de bloem en zijn dan niet direct in staat weg te vliegen. Maar wat allerleerst uitziet als een fantastische manier van klantenbinding (en dus van effectieve bestuiving) is in wezen contradictoirt: het is waar dat de bloemen zeer goed bestoven worden, maar door de manier van bezoeken (van bloem tot bloem) treedt vooral buurbestuiving (geitonogamie) op. En deze staat qua overdracht van erfelijke eigenschappen gelijk met zelfbestuiving.

Alle bloemen van een plant bezitten hetzelfde genetische materiaal. Komt het stuifmeel van de ene bloem terecht op de stempel van een andere bloem van dezelfde plant, dan worden geen nieuwe, maar identieke erfelijke eigenschappen overgebracht. Daardoor is er dus geen verschil met zelfbestuiving.

EEN OVERGANGS-SOORT

Epipactis palustris vormt de overgang tussen allogame en autogame soorten. Qua uiterlijk is dit bij uitstek een entomofiele soort. De bloemen zijn zeer opvallend en hebben een grote lip die tijdens de bloei ongeveer horizontaal staat. In het hypochiel wordt nectar

afgescheiden. Op de lip is een gele verhoging te zien, die extra nectar afscheidt en tevens dient als imitatie van extra polliniën (BRANTJES, 1981). Meestal wordt *E. palustris* dan ook normaal bestoven.

Blijven echter door bijvoorbeeld slecht weer de bestuivers weg, dan is door de structuur van het zuiltje zelfbestuiving mogelijk.

De anthere van *E. palustris* is vrij lang en steekt een eind voorbij het rostellum (figuur 2). De lange polliniën worden gedeeltelijk in het klandrium gedeponneerd, maar steken nog voorbij het rostellum. De polliniën zijn al losser van structuur dan die van de strikt allogame soorten en worden nog losser naarmate de bloem ouder wordt. Door mechanische invloeden (wind, regen) kunnen dan brokstukken van de polliniën op de stempel terecht komen en zo voor zelfbestuiving zorgen.

DE AUTOGAME SOORTEN

Over het algemeen gaan vorm- en functieveranderingen samen. Bekend zijn de voorbeelden van planten die zowel zich normaal openende bloemen bezitten alsook cleistogame bloemen. Bij de laatste openen de bloemen zich in het geheel niet en bevruchting vindt dan ook binnen de gesloten bloem plaats. Een klassiek voorbeeld hiervan is *Viola mirabilis*, waarbij in het voorjaar normale bloemen gevormd worden, maar in de zomer cleisto-

game bloemen, die niet alleen gesloten zijn maar waarbij de organen omgevormd zijn. Zo zijn van de vijf meeldraden er nog maar twee over.

Dit fenomeen noemt men seizoensbepaalde of ecologische cleistogamie. Ook bij *Epipactis* is een dergelijk fenomeen bekend: bij de cleistogame variant van *E. phyllanthos* kan dit leiden tot een ongedifferentieerde, petaloïde lip.

MENGELING VAN KENMERKEN

Bij de autogame *Epipactis*soorten zien we vaak een mengeling van allogame en autogame kenmerken. Toch kun je in het algemeen al vanaf een afstand zien dat je te maken hebt met een autogame soort. Dat heeft alles te maken met een verminderde noodzaak tot attractie van insecten. We zien in het algemeen een reductie van de kleuren. Denk maar aan *E. microphylla* en *E. leptochila* die, vooral ook omdat ze in de diepe schaduw kunnen groeien, totaal niet opvallen.

Een ander karakteristiek kenmerk is de positie van de bloem en daarmee samenhangend de toegankelijkheid van de bloem. De autogame soorten hebben steeds in meer of mindere mate hangende bloemen. Bovendien is de structuur van de voorlip, het epichiel, minder uitgesproken. De bultjes en kroesjes worden minder. Ook zien we dat de bloemen zich vaak minder ver openen. Door deze drie factoren (positie van de bloem, structuur van de lip en opening van de bloem) wordt de toegankelijkheid van de bloem duidelijk minder.

De standplaats speelt ook een rol: veel autogame soorten staan op donkere tot zeer donkere plekken in het bos waar weliswaar minder concurrentie is van andere planten, maar waar per definitie ook maar weinig bestuivers komen.

Maar niet alle factoren komen bij alle autogame soorten in gelijke mate voor. Zo is *E. microphylla* wel heel klein en onopvallend en heeft hangende, weinig geopende bloemen, maar aan de andere kant bezit deze soort wel heel geprononceerde kroesjes op de lip, en er is -weliswaar een geringe- nectar- en geurproductie.

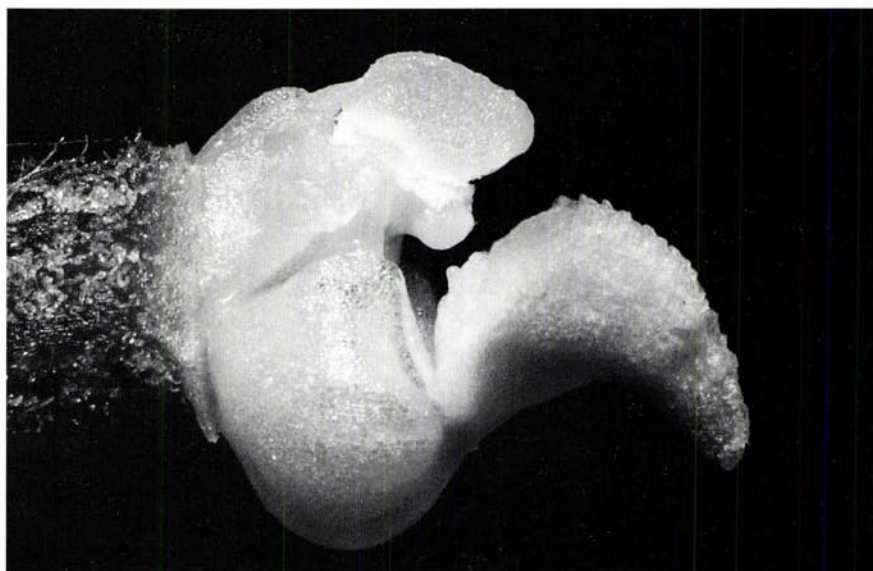
Ook bij twee andere obligaat autogame soorten, *E. leptochila* en *E. muelleri*, is er nectarproductie, zij het wel minder dan bijv. bij *E. helleborine*.

VORMVERANDERINGEN

Kijken we naar het zuiltje der autogame soorten, dan zien we een aantal noodzakelijke vormveranderingen optreden.

De anthere wordt door een verlengd steeltje (filament) meer naar voren geschoven, zodat de opening van de anthere voorbij het rostellum (indien aanwezig!) steekt (figuur 3). Het stuifmeel wordt losser van structuur en valt gemakkelijk in losse brokstukken uiteen. De bovenste stempelrand wordt lager. En het rostellum, waar het (zoals we bij de allogame soorten zagen) uiteindelijk allemaal om draait, is of gedegeneerd of onwerkzaam. Bij *E. leptochila* kunnen we heel mooi de combinatie van losse polliniën, verlaagde stempelrand en al in een heel vroeg stadium een verdroogd rostellum zien. Niets staat hier de zelfbestuiving meer in de weg. Bij *E. microphylla* is weliswaar nog een rostellum aanwezig, maar dit bezit weinig kleefkracht. Tevens zijn de polliniën zo los van structuur, dat transport van de polliniën als geheel niet mogelijk is (figuur 4). *E. microphylla* vormt een uitzondering, omdat bij deze soort in een heel vroeg stadium van de anthese de polliniën wel met behulp van het rostellum verwijderd kunnen worden. Maar al heel snel nemen zowel de plakkracht van het rostellum als de samenhang van de polliniën sterk af, zodat *E. microphylla* toch in feite functioneert als een autogame soort. Daar duidt ook de zeer goede vruchtzetting bij deze soort op. Bij *E. leptochila* en *E. microphylla* hebben we ook te maken met ecologische cleistogamie: in een bijzonder warme of droge zomer, zoals bijvoorbeeld die van 1994, kan men constateren dat de bloemen van deze beide soorten zich helemaal niet openen. Het gezwollen vruchtbeginsel getuigt dan van een succesvolle zelfbestuiving.

Bij *E. muelleri* is de vormverandering nog een stapje verder gegaan. Het klinandrium, de uitholling aan de bovenkant van het zuiltje, is hier geheel verdwenen, waardoor de stempel geheel onder de anthere is komen te liggen. De anthere, met zijn onmiskenbare neusvormige voorkant, is zo gevormd dat er conische polliniën gevormd worden die hun grootste breedte aan de achterzijde hebben. Als nu de polliniën rijp zijn en uit de anthere zakken, komen ze, niet opgevangen door een klinandrium, direct in contact met de stempel en blijven daar als twee hoorntjes hangen (figuur 5). Door het ontbreken van een rostellum is transport van de polliniën door insecten hier dus onmogelijk.



FIGUUR 4. *E. microphylla*, zij aanzicht. Perianth verwijderd. Dit is een jonge bloem met een nog duidelijk zichtbaar maar onwerkzaam rostellum. De polliniën bezitten een zeer losse structuur.

De drie beschreven autogame soorten vormen slechts het topje van de ijsberg: vooral de laatste jaren zijn talrijke zelfbestuivende soorten nieuw beschreven. Volgens CATLING (1990) komt autogamie, wereldwijd bezien, bij 10 tot 15% van alle soorten orchideeën voor. Een percentage, dat ondenkbaar was binnen Darwins concept, waarbinnen vooral "wat ik niet wil zien, is er ook niet" gold. Ook DARWIN (1877) kende *E. muelleri*, maar schreef letterlijk: "This species, however, is probably visited by insects, and occasionally crossed; for the labellum contains nectar" (l.c. p. 103).

Deze conclusie verbaast, omdat hij eerder constateerde dat deze soort geen rostellum bezat, terwijl de functie van het rostellum hem heel wel bekend was.

VOORDELEN VAN ZELFBESTUIVING

Moeten we nu autogamie beschouwen als een doodlopende weg, als het begin- of het eindstadium van een ontwikkeling?

De meeste planten zijn aangewezen op kruisbestuiving, omdat op deze wijze uitwisseling van erfelijk materiaal mogelijk is. Bij aanpassingen aan nieuwe biotopen hebben de autogame soorten echter één evident voordeel: ze maken de planten onafhankelijk van hun bestuivers. Naarmate de omstandigheden ongunstiger worden (grote hoogte, hitte, koude) neemt het aantal zelfbestuivers toe. Door aanpassing van zijn bestuivingswijze

wordt voor de plant dus een ecologische niche ontsloten, die voorheen onbereikbaar was. Dat autogamie niet per se hoeft te leiden tot degeneratie wordt bewezen door het feit dat enkele van onze belangrijkste voedingsgewassen (tarwe, gerst, rijst, bonen) zelfbestuivers zijn (HESS, 1990).

Autogamie heeft volgens CATLING (1990) vooral een genetische basis. Hij noemt *Epipactis* als voorbeeld van een groep waarbij nauwverwante, meer of minder zelfbestuivende soorten voorkomen en stelt, dat zulke groepen in een vroege fase van het soortvormingsproces zijn. Zelfbestuiving is daarbij een belangrijke isolerende factor.

VERKLARENDE WOORDENLIJST

allogaam	: ingericht op kruisbestuiving
anthere	: stuifmeelzakje dat zich aan de bovenzijde van het zuiltje bevindt
autogaam	: zelfbestuivend
epichiel	: voorste deel van de lip, min of meer driehoekig en vaak voorzien van bultjes of kroesjes
filament	: steeltje van het stuifmeelzakje, vooral bij autogame soorten zichtbaar
hypochiel	: achterste, komvormige deel van de lip dat donkerder gekleurd is en waar nectar afgescheiden wordt
klinandrium	: ondiepe uitholling aan de bovenkant van het zuiltje waarin de rijpe polliniën uit de anthere vallen



FIGUUR 5. *E. muelleri*, zijaanzicht zuiltje. De polliniën zijn uit de anthere direct op de stempel gezakt.

- polliniën : stuifmeelklompjes
 rostellum : gevormd deel van de middelste
 stempellob, dat bij *Epipactis* een
 door een dun vliesje omgeven bol-
 letje kleefstof produceert, dat de
 verbinding tussen polliniën en be-
 stuiver tot stand moet brengen
 zuiltje : bij de orchideeën zijn meeldraad en
 stempel vergroeid tot één orgaan,
 het zuiltje

DANKWOORD

Wij danken dhr. H. van Bruggen (Heemskerk) heel hartelijk voor het kritisch doorlezen van het manuscript.

SUMMARY

ALLOGAMOUS AND AUTOGAMOUS CHARACTERISTICS OF THE GENUS *EPIPACTIS* SWARTZ (ORCHIDACEAE) IN SOUTHERN LIMBURG AND SURROUNDING AREAS

As regards the characteristics of the flowers and the plant as a whole, the genus *Epipactis* is one of the most primitive genera (RASMUSSEN, 1985). The biology of its pollination is highly interesting. Southern Limburg and its surrounding areas house examples of allogamous species (*E. helleborine*, *E. purpurata* and *E. atrorubens*), facultatively

autogamous species (*E. palustris*) and strictly autogamous species (*E. microphylla*, *E. leptochila* and *E. muelleri*). Along the line stretching from allogamous to autogamous species, we see changes in both the flower and the plant as a whole. Changes in the various parts of the gynostemium and their consequences for pollination are discussed.

LITERATUUR

- BRANTJES, N., 1981. Ant, bee and fly pollination in *Epipactis palustris* (L.) Crantz (Orchidaceae). Acta Bot. Neerl. 30 (1/2): 59-68.
 CATLING, P. M., 1990. Auto-pollination in the Orchidaceae. Orchid Biology, Reviews and Perspectives, Vol. 5, Ed. J. Arditti. Portland, OR: Timber Press.
 CLAESSENS, J. & J. KLEYNEN, 1991A. Het geslacht *Epipactis* in de Benelux: bloembioologische beschrijvingen en soorttypische kenmerken. Eurorchis 3: 5-38.
 CLAESSENS, J. & J. KLEYNEN, 1991B. De Bruinrode wespenorchis (*Epipactis atrorubens*) in Limburg. Nat. Hist. Maandblad 80/5: 101-102.
 CLAESSENS, J. & J. KLEYNEN, 1994. Quelques espèces allogames et autogames du genre *Epipactis* en France. l'Orchidophile n° 114: 210-218.
 CLAESSENS, J. & J. KLEYNEN, 1995A. Het zuiltje der Europese orchideeën nader bekeken. Eurorchis 7: 35-45.
 CLAESSENS, J. & J. KLEYNEN, 1995B. Die Systematik der europäischen Orchideen, illustriert an Hand von Makro Fotos. Jour. Eur. Orch. 27 (1): 93-124.
 CLAESSENS, J. & J. KLEYNEN, 1996. Allogamie- und Autogamie-Tendenzen bei einigen Vertretern der Gattung *Epipactis* (in voorbereiding).
 DARWIN, C., 1877. The various contrivances by which Orchids are fertilised by insects. 2nd ed. London, John Murray.
 HESS, D., 1990. Die Blüte. Stuttgart.
 MÜLLER, I., 1988. Vergleichende Blütenökologische Untersuchungen an der Orchideengattung *Epipactis*. Mitt. Bl. Arb. Kr. Heim. Orchid. Baden-Württ. 20 (4): 701-803.
 RASMUSSEN, R., 1985. Orchids. In: Dahlgren et al.: The families of the monocotyledones. Berlin.
 REINHARD, H., 1977. Autogamie bei europäischen Orchideen. Die Orchidee 28: 178-182.
 WIEFELSPUTZ, W., 1983. Über die Blütenbiologie der Gattung *Epipactis*. Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal 23: 53-69.