

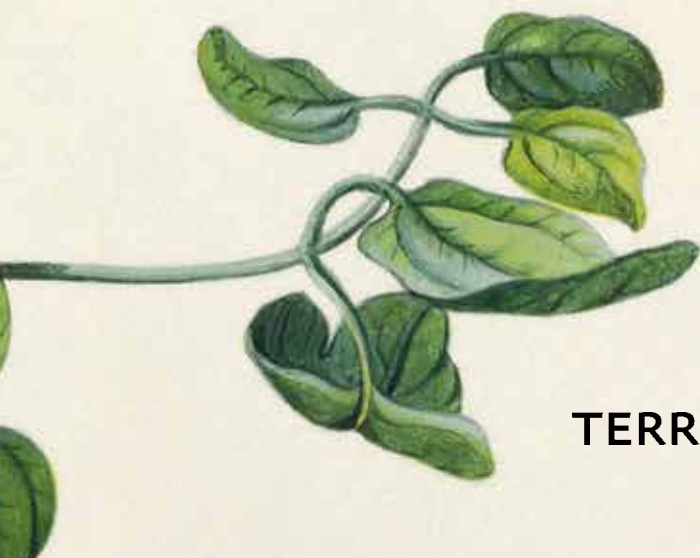
James T. Costa  
& Bobbi Angell



# Planten *en* Darwin

*De visie van  
Charles  
Darwin op  
de evolutie  
van planten*

*Met botanische  
tekeningen van de  
45 beschreven  
soorten*



TERRA

# INHOUD

Ten geleide van sir Peter Crane, FRS,* voorzitter			
Oak Spring Garden Foundation	9		
Voorwoord	12		
Inleiding	14		
<i>Angraecum</i> ‘Komeetorchidee’	43		
<i>Arachis</i> Pinda of aardnoot	49		
<i>Bignonia</i> ‘Kruisliaan’, trompetkruiper en verwante soorten	55		
<i>Cardiospermum</i> Blaasjeswingerd	63		
<i>Catasetum</i> Catasetum-orchideeën	69		
<i>Clematis</i> Clematis	77		
<i>Cobaea scandens</i> Klokwinde	83		
<i>Coryanthes</i> ‘Emmerorchidee’	89		
<i>Cyclamen</i> Cyklaam	95		
<i>Cypripedium</i> Vrouwenschoentjes	101		
<i>Dianthus</i> Tuinanjer	109		
<i>Digitalis</i> Vingerhoedskruid	115		
<i>Dionaea muscipula</i> Venusvliegenvanger	121		
<i>Drosera rotundifolia</i> Ronde zonnedaauw	129		
<i>Echinocystis</i> Distelkomkommer	139		
<i>Epipactis</i> Wespenorchis	145		
<i>Fragaria</i> Aardbei	151		
<i>Gloriosa</i> Klimlelie	157		
<i>Humulus</i> Hop	163		
<i>Ipomoea</i> Dagbloem	169		
<i>Lathyrus</i> Pronkerwt, brede lathyrus en verwanten	177		
<i>Linaria</i> Vlasleeuwenbek	185		
<i>Linum</i> Vlas	191		
<i>Lupinus</i> Lupine	197		
<i>Maurandya</i> Klimmend leeuwenbekje	203		
		<i>Mimosa</i> Kruidje-roer-mij-niet	209
		<i>Mitchella repens</i> Patrijsbes	217
		<i>Opbrys</i> Spiegelorchis	223
		<i>Orchis</i> Orchidee	229
		<i>Oxalis</i> Klaverzuring	237
		<i>Passiflora</i> Passiebloem	245
		<i>Phaseolus</i> Boon	251
		<i>Pinguicula</i> Vetblad	257
		<i>Pisum</i> Erwt	263
		<i>Primula</i> Sleutelbloem	271
		<i>Pulmonaria</i> Longkruid	279
		<i>Salvia</i> Salie	285
		<i>Solanum</i> Nachtschade	289
		<i>Spiranthes</i> Schroeforchis	295
		<i>Trifolium</i> Klaver	301
		<i>Tropaeolum</i> Klimkers	309
		<i>Vicia</i> Tuinboon of lobboon	315
		<i>Vinca</i> Maagdenpalm	323
		<i>Viola</i> Violtje	327
		<i>Vitis</i> Wijnstok	333
		Over de bibliotheek van Rachel Lambert Mellon	
		in de Oak Spring Garden Foundation	339
		Botanische kunst uit de bibliotheek van de	
		Oak Spring Garden Foundation	341
		Dankwoord	352
		Noten	354
		Bibliografie	361
		Illustratieverantwoording	366
		Register	367

\* lid van de Royal Society

## TEN GELEIDE

*Toen Bobbi Angell de Oak Spring Garden Foundation benaderde met het idee voor dit boek, wisten we meteen dat het een geweldige manier zou zijn om wetenschap en kunst met elkaar te verbinden en ook om een breder publiek te laten kennismaken met de schatten van de Oak Spring Garden Library. Dat aanvankelijke enthousiasme wordt meer dan gerechtvaardigd door het resultaat, waarin prachtige botanische illustraties worden gepaard aan de briljante inzichten en het zorgvuldige proza van Charles Darwin.*

Rachel Lambert 'Bunny' Mellon, onze mecenas, schreef ooit: 'De bibliotheek komt op de eerste plaats.' En ze formuleerde een uitdaging: 'Hoe kunnen we de pracht en kennis van deze bibliotheek op de meest inspirerende en bevredigende wijze delen, en boeken en natuur samenbrengen?' Dit boek, het resultaat van de gecombineerde talenten van James T. Costa en Bobbi Angell, is een vernieuwend en creatief antwoord op die uitdaging van mevrouw Mellon. Door haar fascinatie voor planten realiseerde 'Bunny' Mellon zich hoe groot het belang en de invloed van Darwins werken waren. Toen ze de bibliotheek van de Oak Spring Garden Foundation opzette, kocht ze dan ook exemplaren van alle publicaties van Darwin. Bewust van zijn botanische achtergrond, las ze *Phytologia: Or the Philosophy of Agriculture and Gardening* van Erasmus Darwin, Darwins grootvader van vaders kant, en verwierf ze ook de eerste Amerikaanse druk van Erasmus' lange, beschrijvende dichtwerk *The Botanic Garden*.

In *The Botanic Garden*, en vooral in het deel *The Loves of the Plants*, draagt Erasmus Darwin zijn enthousiasme voor het werk van Carl Linnaeus uit door in antropomorfisch taalgebruik onderdelen van bloemen en hun functies te beschrijven. Twee generaties later was het zijn kleinzoon Charles die de grondslag legde voor het moderne onderzoek naar de vorm en functie van planten. Charles Darwins werken over orchideeën, kruisbestuiving, zelfbevruchting en bloemvormen binnen dezelfde soort werpen licht op de relatie tussen de diver-

siteit van bloemen en de biologie van de plantenreproductie. Zijn inzichten onthullen de betekenis achter de overvloedige variëteit aan bloemen. De gevarieerde illustraties in dit boek brengen een klein deel van die magnifieke florale diversiteit tot leven, in werken van enkele van de grootste botanische kunstenaars aller tijden, onder wie vele tijdgenoten van Erasmus en Charles Darwin.

Vanaf 1842, toen hij zijn intrek in Down House nam, tot aan zijn dood in 1882, wijdde Charles Darwin een groot deel van zijn leven aan onderzoek naar planten. In 1841 was hij begonnen met het schrijven van korte observaties over planten voor *The Gardeners' Chronicle*. Daarna publiceerde hij talloze artikelen over botanische onderwerpen en wijdde hij zes van zijn zeventien boeken, die tussen 1862 en 1888 verschenen, helemaal aan planten. Darwin verdiepte zich niet alleen grondig in de plantenreproductie, maar ook in vleesetende planten, klimplanten en bewegingen van planten. Planten speelden een centrale rol in zijn werk over variëteiten als gevolg van 'domesticatie'. Veelzeggend is dat in de latere edities van *On the Origin of Species* ('Over de oorsprong der soorten') steeds meer botanische voorbeelden worden genoemd. Hoewel zijn methodische en experimentele benadering niet altijd tot spannend proza leidde, wierpen zijn inzichten licht op gebieden van de plantenbiologie die tot dan toe amper waren onderzocht.

Darwin werd in zijn botanische interesse aangemoedigd door zijn mentor aan de University of Cambridge, John Henslow, en tevens door zijn correspondentie met de botanicus Asa Gray van de Harvard University. Bijzonder belangrijk was in dit opzicht ook zijn vriendschap met sir Joseph Dalton Hooker, die van 1865 tot 1885 directeur was van de Royal Botanic Gardens in Kew en misschien wel Darwins naaste vertrouweling op het gebied van de natuurwetenschappen. Hooker aarzelde niet om Darwin de omvangrijke middelen van de Kew Gardens ter beschikking te stellen. Dit was een tijd waarin de botanische tuin uit alle hoeken van de wereld pas ontdekte planten ontving, die vervolgens vaak voor het eerst in de Kew Gardens werden gekweekt, wetenschappelijk beschreven en geïllustreerd. Darwin had dus toegang tot een enorme variëteit aan botanische specimina, waarvan er vele in dit boek worden besproken en afgebeeld. In Down House kweekte Darwin planten die hij zowel van de Kew Gardens als van zijn vele correspondenten in de wereld had ontvangen. Planten waren ideaal om nauwgezet te observeren en mee te experimenteren. In een brief

aan Hooker bekende Darwin in juni 1857 dat 'elke gedachtegang zich beter door middel van botanisch dan zoölogisch werk laat testen'.

Interessant is dat Charles Darwin, een van de meest opmerkelijke onderzoekers van het plantenrijk en een van de grootste denkers over de natuur, noch een vaardig illustrator was noch bijzonder visueel was ingesteld. Zijn aandacht ging vooral uit naar het observeren, experimenteren en synthetiseren, en het was van daaruit dat hij zijn nieuwe ideeën ontwikkelde. Darwin schreef ooit: 'Hoe merkwaardig is het toch dat iemand niet zou inzien dat elke observatie die van enig nut is, zich vóór of tegen een bepaalde zienswijze dient uit te spreken!' Maar het vastleggen van zijn observaties door middel van illustraties was niet zijn voornaamste zorg. De enige illustratie in *On the Origin of Species* is het eenvoudige diagram waarmee hij de fylogenetische vertakking van soorten in de loop van de geschiedenis van het leven op aarde probeerde te verduidelijken. Ook in Darwins andere werken, met inbegrip van zijn boeken over planten, zijn illustraties schaars. Bobbi Angell en James T. Costa hebben een waardevolle bijdrage geleverd door ons een beeld te geven van de veelheid van plantensoorten die door Darwin werd bestudeerd en die een belangrijke rol speelde in de ontwikkeling van zijn ideeën. Hun compilatie van illustraties, geselecteerd uit de collecties van de Oak Spring Garden Library, bieden een uniek inzicht in Darwins buitengewone capaciteit tot synthese. Daarnaast werpen ze nieuw licht op het belang, de kwaliteit en de reikwijdte van de botanische kunst uit Darwins tijd. Het combineren van Darwins geschreven werk met meesterlijke illustraties is een ware vondst, waarmee zowel Darwin als de botanische kunst in een nieuw licht wordt geplaatst en beide onderzoeksgebieden een nieuw publiek zullen bereiken.

Voor de Oak Spring Garden Foundation was het een eer om met Jim en Bobbi samen te werken en een breed publiek kennis te laten maken met een keuze uit de botanische kunst van de Oak Spring Garden Library, die als vanouds te werk gaat met de zorgvuldigheid waarmee mevrouw Mellon haar unieke collectie heeft opgebouwd.

SIR PETER CRANE FRS\*

*Voorzitter Oak Spring Garden Foundation*



*Angraecum sesquipedale*. Kleurenlithografie van Frederick Sander, *Reichenbachia*.

*Angraecum*  
 ‘KOMEETORCHIDEE’

ORCHIDACEAE – ORCHIDEEËNFAMILIE

ORCHIDEEËN, BLOEMVORMEN, BESTUIVING

*Angraecum sesquipedale*, ook wel de ‘komeetorchidee’ of ‘Darwins orchidee’ genoemd, is een van de 220 *Angraecum*-soorten en heeft stervormige bloemen waar lange nectarsporen uit groeien. Veel van deze soorten komen op Madagaskar voor. De bloemen worden beschouwd als een spectaculair voorbeeld van co-evolutie, waarbij bestuivers zich hebben aangepast om specifieke plantensoorten te bestuiven. In januari 1862 ontving Darwin een exemplaar van *A. sesquipedale* van James Bateman, een orchideeënliehebber en bankier uit Staffordshire. Verbluft over de lengte van het nectarspoor (*nectarium*) van de plant, schreef hij aan Joseph Hooker: ‘Ik heb zojuist van de heer Bateman een doos vol wonderbaarlijke *Angraecum sesquipedalia* ontvangen, met een nectarium van een voet lengte. – Mijn hemel, welk insect kan daaruit zuigen?’<sup>22</sup> Darwin deed proeven met lange, dunne staafjes om stuifmeel aan de bloem te onttrekken en opperde dat deze plantensoort werd bestoven door een mot met een zuignuit die lang genoeg moest zijn om de nectar op de bodem van het ellenlange nectarspoor te bereiken.

Uit: *The Various Contrivances by Which Orchids are Fertilised by Insects* (2e druk, 1877)

De nectar uitscheidende organen van de *Orchideae* vertonen in hun verschillende geslachten een grote diversiteit in structuur en plaatsing, maar ze zijn vrijwel altijd gesitueerd rond de basis van de lip (*labellum*). (...)

De *Angraecum sesquipedale*, waarvan de grote, zesvoudige kroonbladeren zijn gevormd als sterren van sneeuwwitte was, heeft de bewondering van reizigers op Madagaskar gewekt en mag niet over het hoofd worden gezien. Een groen, zweepvormig nectarium (nectarspoor) van verbluffende lengte hangt onder de lip naar beneden. Bij verschillende bloemen die mij door de heer Bateman zijn toegezonden, heb ik nectariën van bijna dertig centimeter aangetroffen, waarvan slechts de onderste vier centimeter met nectar waren gevuld. Men kan zich afvragen wat de functie van een nectarium van een dergelijke buitenproportionele lengte kan zijn. Wij zullen naar mijn mening zien dat de bevruchting van de plant afhankelijk is van deze lengte en van de voorwaarde dat de nectar uitsluitend in het onderste en versmalde deel ervan zit. Het is echter verrassend dat enig insect in staat zou zijn deze nectar te bereiken. Onze Engelse pijlstaarten hebben zuignuiten die zo lang zijn als hun lichaam, maar op Madagaskar moeten er motten voorkomen met zuignuiten die zich tot een lengte van 25 tot 28 centimeter kunnen uitstrekken! Deze opvatting van mij is door sommige entomologen bespot, maar wij weten inmiddels van Fritz Müller dat er in Zuid-Brazilië een pijlstaartmot leeft die beschikt over een zuignuit met bijna voldoende lengte, want in gedroogde staat was deze 25 tot 28 centimeter lang; als de zuignuit niet is uitgestoken, ligt hij opgerold in een spiraal van tenminste twintig windingen.

Gedurende enige tijd kon ik maar niet begrijpen hoe de stuifmeelklompjes van deze Orchidee werden verwijderd of hoe de stempel (*stigma*) werd bevrucht. Ik heb met borsteltjes en naalden over de opening van het nectarium gestreken en deze door het spleetje in het *rostellum* gestoken, maar zonder resultaat. Toen bedacht ik mij dat deze bloem gezien de lengte van zijn nectarium bezocht moest worden door grote motten met een zuignuit die aan de basis dik is en dat zelfs de grootste mot voor het uitzuigen van de laatste druppel nectar met zijn zuignuit zo diep mogelijk in het nectarspoor dient door te dringen. Of de mot zijn zuignuit aanvankelijk door de open ingang van het nectarspoor steekt, wat gezien de bloemvorm het meest waarschijnlijk is, of door het spleetje in het *rostellum*, hij zou uiteindelijk toch gedwongen zijn om zijn zuignuit door het spleetje te duwen om ook de laatste nectar op te zuigen, want dat is de meest rechtstreekse route; door de lichte druk die daardoor wordt uitgeoefend, wordt het gehele bladvormige *rostellum* naar beneden geduwd. De afstand tussen de buitenzijde van de bloem tot het uiteinde van het nectarspoor kan op deze wijze met ruim zes centimeter worden bekort. Ik nam daarom een cilindrisch staafje met een doorsnede van een kwart centimeter en duwde deze door het spleetje van het *rostellum*. De beide zijden weken meteen uiteen en werden samen met het gehele *rostellum* ingedrukt. Toen ik de cilinder

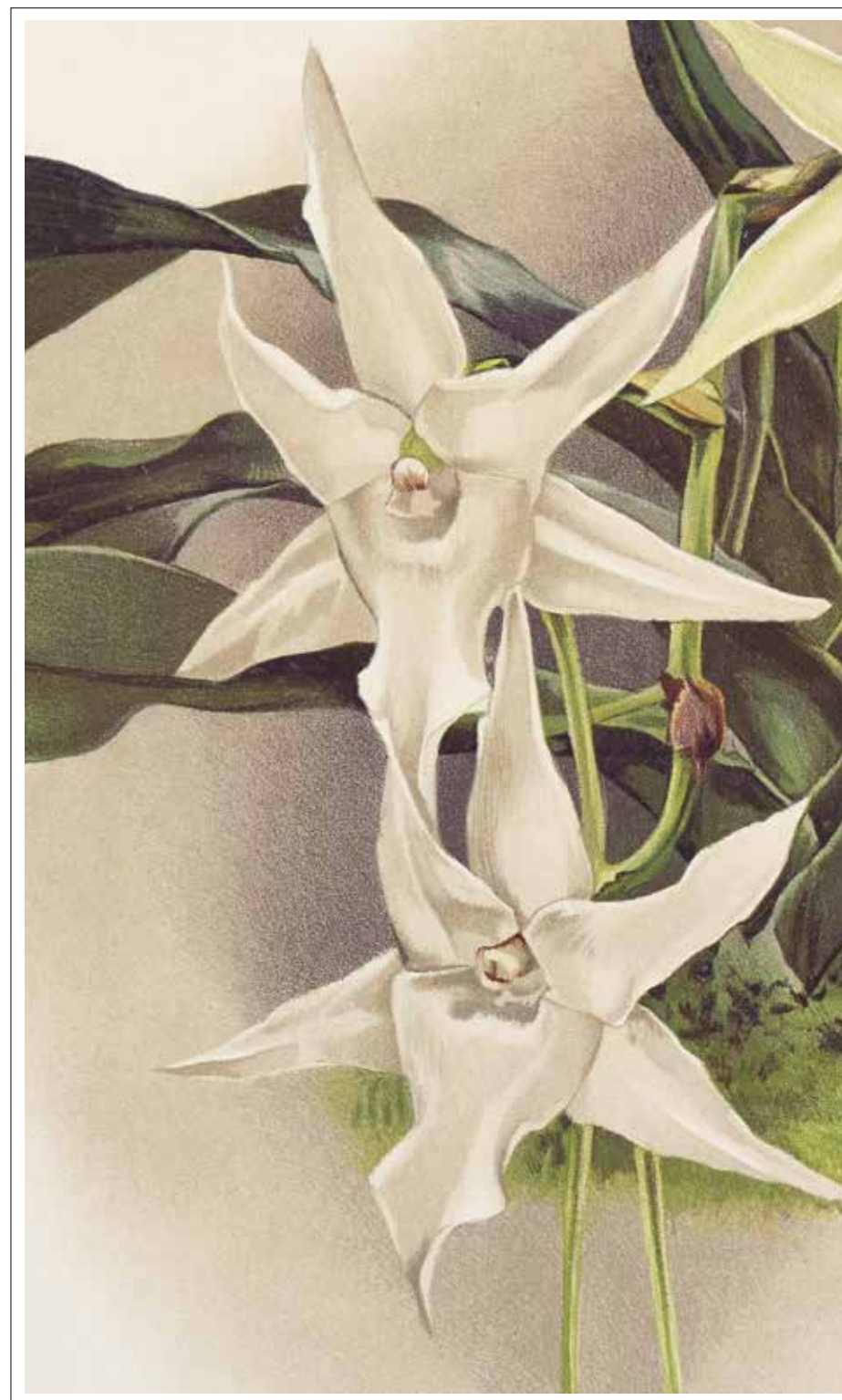
er weer uittrok, veerde het *rostellum* terug en gingen de weerszijden van het spleetje naar buiten staan, alsof ze de cilinder omklemden. Daardoor kwamen de plakkerige membraanstroken aan beide onderzijden van het gespleten *rostellum* in contact met de cilinder en bleven ze er stevig aan plakken, waarna de stuifmeelklompjes werden meegetrokken. Hierdoor slaagde ik er telkens weer in om pollinia te verwijderen; het lijkt volgens mij dan ook geen twijfel dat een grote mot zo te werk zou gaan; dat wil zeggen dat hij zijn zuignuit door het spleetje in het *rostellum* tot in het diepste uiteinde van het nectarspoor zou steken en dat de stuifmeelklompjes, die zich dan aan de basis van zijn zuignuit zouden hechten, vervolgens zonder problemen weggenomen worden.

Ik ben er niet net zo goed in geslaagd om de stuifmeelklompjes op de stempel aan te brengen als ik ze wist weg te nemen. Aangezien de marges van het gespleten *rostellum* zich eerst naar buiten moeten krullen voordat de [kleverige] hechtschijfjes [van de klompjes] zich aan de onderkant van het cilindrische staafje hechten, bleven de stuifmeelklompjes tijdens het terugtrekken op enige afstand van de basis van het staafje plakken. De twee schijfjes hechtten zich dus niet aan exact tegenovergestelde plekken. Welnu, als een mot – met de stuifmeelklompjes op de basis van zijn zuignuit geplakt – zijn snuit andermaal in het nectarspoor steekt en uit alle macht probeert de onderzijde van het *rostellum* zo ver mogelijk naar beneden te duwen, dan zullen de stuifmeelklompjes over het algemeen op de smalle, richelvormige stempel komen te rusten, die net onder het *rostellum* uitsteekt. Door deze werkwijze, met de stuifmeelklompjes aan een cilindrisch staafje gehecht, werden de stuifmeelklompjes er tot tweemaal toe afgetrokken en op het oppervlak van de stempel geplakt.

Indien de *Angraecum* in zijn inheemse wouden meer nectar afscheidt dan de levenskrachtige planten die mij door de heer Bateman zijn opgestuurd, zodat hun nectariën immer goed gevuld zijn, dan zouden kleine motten weliswaar hun deel daarvan kunnen verkrijgen, maar dat zou de plant niet ten goede komen. De stuifmeelklompjes zouden pas weggenomen worden als een grote mot met een wonderbaarlijk lange zuignuit zou proberen de laatste druppels uit het nectarspoor op te zuigen. Als dergelijk grote motten op Madagaskar zouden uitsterven, dan zou ook de *Angraecum* zeker uitsterven. Maar omdat de nectar daarentegen veilig ligt opgeslagen, althans in het onderste deel van het nectarium, en aldus plundering door andere insecten wordt voorkomen, zou het uitsterven van de *Angraecum* een ernstig verlies voor deze motten betekenen. Wij kunnen nu verklaren hoe de verbazingwekkende lengte van het nectarium zich door middel van opeenvolgende aanpassingen heeft ontwikkeld. Terwijl bepaalde motten op Madagaskar in verband met de algehele leefomstandigheden, hetzij in het larvale

stadium hetzij in volgroeide staat, door middel van natuurlijke selectie steeds groter werden of naarmate uitsluitend hun zuigsnuut steeds langer werd om nectar uit het onderste deel van de *Angraecum* en andere diepe, buisvormige bloemen te kunnen zuigen, werden afzonderlijke *Angraecum* met de langste nectariën (bij sommige Orchideeën verschillen deze aanzienlijk in lengte) – die de motten dus dwongen om hun zuigsnuut tot in het onderste deel ervan te steken – het best bevrucht. Deze planten zouden meer zaden hebben opgeleverd, en die zaden zouden over het algemeen lange nectariën hebben geërfd; en aldus zou dat proces zich gedurende opeenvolgende generaties van plant en mot verder hebben ontwikkeld. Het lijkt er dus op dat er een wedloop in het bereiken van voldoende lengte gaande is geweest tussen het nectarspoor van de *Angraecum* en de zuigsnuut van bepaalde mottensoorten; maar de *Angraecum* heeft gezegevierd, want hij gedijt volop in de wouden van Madagaskar en dwingt als vanouds elke mot om diens zuigsnuut zo diep mogelijk in zijn nectarspoor te steken om er de laatste druppel nectar uit op te zuigen.

In antwoord op Darwins critici, die betwijfelden of zich door natuurlijke selectie zo'n directe relatie zou kunnen ontwikkelen, was zijn vriend en collega Alfred Russel Wallace op zoek gegaan naar de hypothetische bestuiver en speurde – met de liniaal in de hand – de enorme insectenverzameling van het British Museum af op geschikte kandidaten. Wallace vond exemplaren van een pijlstaartsoort uit het geslacht *Macrosila* (nu *Xanthopan*), uit de tropische wouden van Afrika en Zuid-Amerika, met zuigsnuiten van tot wel 23,5 centimeter lengte. In een artikel uit 1867 schreef Wallace: 'Een soort met een zuigsnuut die 5 à 7 centimeter langer is, zou de nectar in de grootste bloemen van *Angraecum sesquipedale* kunnen bereiken, en de nectariën van deze bloemen lopen in lengte uiteen van 25 tot 35,5 centimeter. Dat er een dergelijke mot op Madagaskar voorkomt, kan met zekerheid worden voorspeld, en naturalisten die dat eiland bezoeken, zouden er met evenveel vertrouwen naar moeten zoeken als astronomen hebben gespeurd naar de planeet Neptunus – en niet minder succesvol zijn!'<sup>23</sup> De 'voorspelde mot', *Xanthopan morgani praedicta*, werd inderdaad in 1903 ontdekt en is een ondersoort van de motten die in het artikel van Wallace worden vermeld. Het is niet meer dan passend dat 'Darwins komeetorchidee' wordt bestoven door 'Wallace's pijlstaart'.





*Arachis hypogaea*. Met de hand ingekleurde kopergravure van M.M. Payerlein uit:  
Christoph Jacob Trew, *Plantae Rariores Quas Maximam Partum*.

## *Arachis* PINDA of AARDNOOT

FABACEAE – VLINDERBLOEMENFAMILIE

### PLANTBEWEGING

*Arachis* is een geslacht van bijna zeventig soorten, die in de droge tropische en subtropische graslanden van Zuid-Amerika voorkomen. Slechts één ervan wordt als voedselgewas gecultiveerd: de gewone pinda, oftewel *Arachis hypogaea*, een kruising die vermoedelijk duizenden jaren geleden in de Andes is ontstaan. Pinda's worden nu overal ter wereld in gematigd warme zones commercieel verbouwd; de pindaplant is een belangrijk voedselgewas, maar dient ook als diervoeder en bodembedekker.

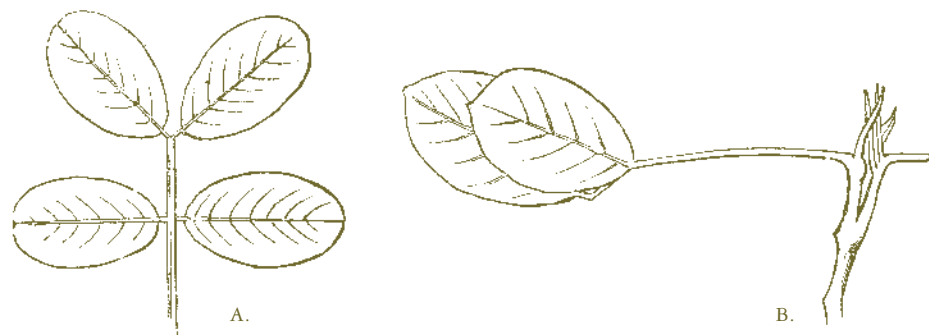
De geslachtsnaam *Arachis* is afgeleid van het Griekse woord voor 'wikke', *arakos*, eveneens een peulvrucht; de soortnaam *hypogaea* betekent 'onderaards' en verwijst naar het merkwaardige fenomeen van de geocarpie, waarbij vruchten ondergronds tot ontwikkeling komen. Deze groeiwijze is mogelijk een vernuftige aanpassing die ervoor heeft gezorgd dat de zaden niet worden opgegeten en al in de bodem zijn 'geplant'. De gele bloempjes groeien ogenschijnlijk op een doodgewone bloemstengel of *pedunculus*, maar in werkelijkheid gaat het om een extra lange en buisvormige *calyx* (kelk), die *hypanthium* wordt genoemd. Aan de basis ervan bevinden zich de nectariën. Pindabloemen bestuiven zich voornamelijk zelf, een bekend verschijnsel bij peulvruchten. De pollenbuisjes banen zich al groeiend een weg naar het vruchtbeginsel onder in de bloem. Daar produceren ze een verlengde stamperdrager of gynofoor, een steelvormige structuur die het vruchtbeginsel omhult, zich na de bevruchting samen met de groeiende zaadpeulen naar beneden krult en in de bodem boort, waar de vruchten (de pinda's) zich ondergronds ontwikkelen. Dankzij de hulp van William Thiselton-Dyer, assistent-directeur van de Kew Gardens, ontving Darwin gepotte pindaplanten om nader te onderzoeken. In de loop van zijn studie naar



een verschijnsel dat hij *geotropie* en *apogeotropie* noemde, de beweging waarmee een plant zich onder invloed van de zwaartekracht richting de aarde of juist van de aarde af beweegt, legde hij hun groeibewegingen vast op een verticaal opgestelde glasplaat en ontdekte dat de groeiende gynoforen circumnutatie vertoonden, waardoor ze zich traag en in elliptische bewegingen in de bodem ingroeven.

[ **Uit: *The Power of Movement in Plants* (1880)** ]

*Arachis hypogaea*. – De bladvorm, met zijn twee paar deelblaadjes, is te zien in fig. A; en een slapend blaadje, dat is getekend naar een foto (gemaakt met behulp van een aluminiumlamp), is te zien in fig. B. De twee eindblaadjes draaien 's nachts rond, komen verticaal te staan en naderen elkaar totdat ze elkaar raken, waarbij ze zich tegelijkertijd een beetje naar boven en naar achteren verplaatsen. Ook de twee zijblaadjes raken elkaar op deze wijze, maar ze verplaatsen zich verder naar voren, dat wil zeggen in tegenovergestelde richting van de twee eindblaadjes, die ze gedeeltelijk omarmen. Op deze wijze vormen alle vier deelblaadjes één pakketje, met hun randen naar het zwerk gericht en hun onderzijden aan de buitenzijde. (...) Overdag wijzen de bladstelen (petiolen) naar de hemel, maar 's nachts gaan ze neerwaarts hangen totdat ze ongeveer loodrecht op de stengel staan. De mate waarin ze naar beneden hangen, is slechts eenmaal gemeten en bedroeg 39°. Eén petiool werd vastgemaakt aan een stokje aan de basis van de



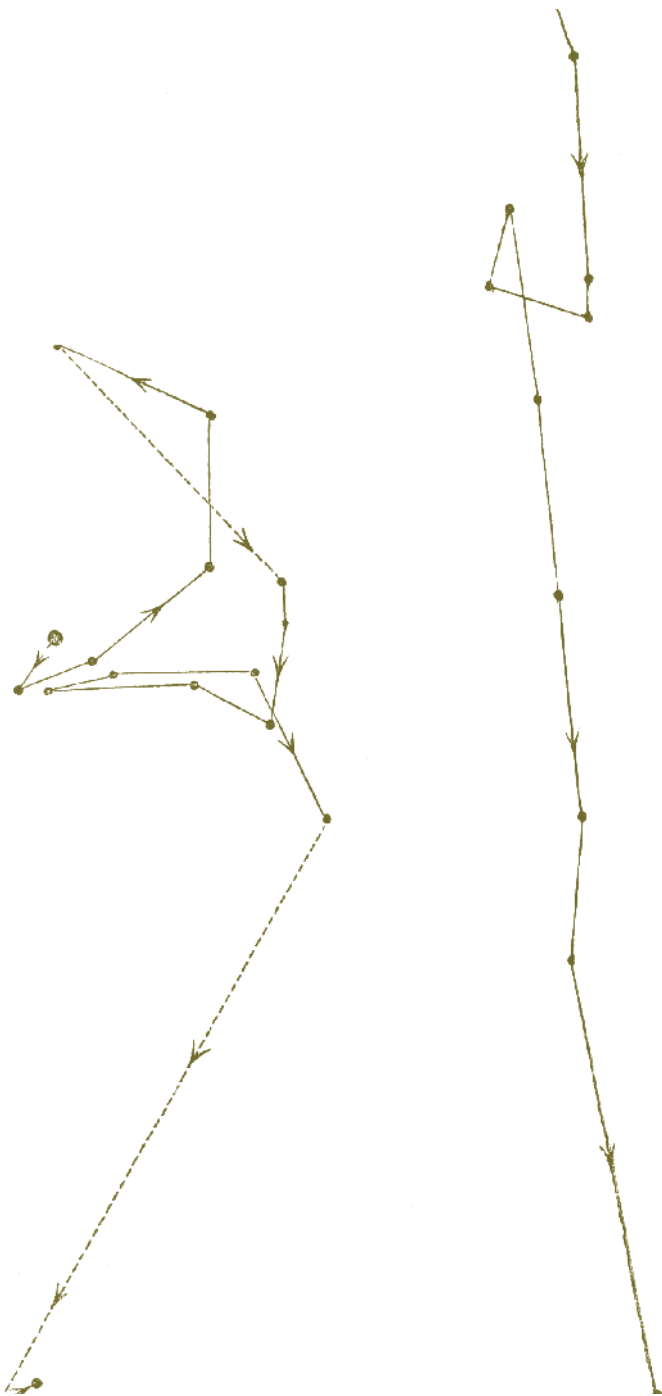
*Arachis hypogaea*: A: een blad overdag, van bovenaf gezien; B: een blad 's nachts (slapend), van de zijkant gezien; getekend naar een foto. Figuren sterk verkleind.

twee eindblaadjes, waarna de circumnutatie-beweging van een van deze blaadjes tussen 06.40 uur 's ochtends en 22.40 uur 's avonds werd vastgelegd; daarbij werd de plant van boven belicht. (...) Gedurende deze 16 u. bewoog het blaadje zich driemaal op- en neerwaarts, en aangezien de op- en neer gaande lijnen niet samenvielen, werden er drie ellipsen beschreven. (...)

De bloempjes, die zichzelf ingraven, groeien een paar centimeter bovengronds op stijve twijgjes en staan rechtop. Nadat ze zijn afgevallen, groeit de gynofoor, dat wil zeggen de steel die het vruchtbeginsel draagt, tot een aanzienlijke lengte van 7,5 tot wel 10 centimeter uit en buigt dan in een rechte hoek neerwaarts. Hij doet daarin sterk denken aan een pedunculus, maar heeft een gladde en puntige apex, waarin zich de eitjes bevinden, en is aanvankelijk helemaal niet vergroot. Nadat de apex ervan de bodem heeft bereikt, boort deze zich de grond in, in een van de door ons geobserveerde gevallen tot een diepte van 2,5 centimeter, in een ander geval tot ruim 1,5 centimeter. Daar ontwikkelt hij zich tot een grote peul. Bloempjes die te hoog op de plant zetelen, waardoor hun gynofoor de bodem niet kan bereiken, produceren naar verluidt nooit peulen.

De beweging van een jonge gynofoor, verticaal hangend en met een lengte van circa 2 centimeter, werd gedurende 46 u. bijgehouden door middel van een glasdraad (met een vizier) die transversaal iets boven de apex was bevestigd. Naarmate hij in lengte toenam en naar beneden groeide, vertoonde hij duidelijk circumnutatie. Vervolgens verhief hij zich totdat hij zich bijna horizontaal verder ontwikkelde, waarbij het uiteinde ervan zich naar onderen krulde en gedurende 12 u. in een rechte lijn doorgroeide – daarbij één poging tot circumnutatie ondernemend, zoals in de [rechter] fig. wordt getoond. (...) Na 24 u. groeide hij vrijwel verticaal. Of het bij de fascinerende oorzaak van deze neerwaartse beweging om geotropie of apheliotropisme gaat, kon niet worden vastgesteld; maar waarschijnlijk gaat het niet om apheliotropisme, aangezien alle gynoforen direct neerwaarts richting de bodem groeien, terwijl het licht in de broeikas zowel van één zijde als van boven kwam. Een andere en oudere gynofoor, waarvan de apex de bodem bijna had bereikt, werd gedurende 3 dagen op dezelfde wijze als de eerdergenoemde kortere apex geobserveerd; en het bleek dat deze altijd circumnutatie vertoonde. Gedurende de eerste 34 u. beschreef hij een figuur van vier ellipsen.

Ten slotte werd een lange gynofoor, waarvan de apex zich tot een diepte van ruim 1 centimeter had ingegraven, uit de bodem getrokken en horizontaal uitgestrekt: deze begon al snel in een zigzaglijn naar beneden te buigen, maar de volgende dag was het gebleekte uiteinde ervan ietwat verschrompeld. Omdat de gynoforen rigide zijn en uit stijve stengels voortkomen en omdat zij eindigen in een scherpe, gladde punt, is het



*Arachis hypogaea*: circumnatie van een verticaal naar beneden hangende jonge stamperdrager, van 10 uur 's ochtends op 31 juli tot 8 uur 's ochtends op 2 aug. vastgelegd op een verticale glasplaat.

*Arachis hypogaea*: neerwaartse beweging van dezelfde jonge stamperdrager nadat deze zichzelf horizontaal heeft uitgestrekt; vastgelegd op 2 augustus, van 8.30 uur 's ochtends tot 8.30 's avonds, op een verticale glasplaat.

aannemelijk dat zij de bodem louter door hun groeikracht kunnen penetreren. Maar dat proces moet worden versterkt door de circumnatiebeweging, want toen fijn en vochtig gehouden zand stevig werd aangedrukt rond de apex van een gynofoor die de bodem had bereikt, bleek na enkele uren dat de apex werd omringd door een smalle spleet. Toen deze gynofoor na drie weken werd blootgelegd, bleek hij zich op een diepte van iets meer dan 1 centimeter te bevinden en zich te ontwikkelen tot een ovaal en wit peultje.

Darwin was ook geïnteresseerd in nyctinastie, de nachtelijke 'slaapbeweging' van pindaplantbladeren die zich 's nachts opvouwen. Om de hypothese te testen dat deze nachtelijke opvouwbeweging een aanpassing was om schade door vorst als gevolg van warmte-uitstraling tegen te gaan (door een al te directe blootstelling van het bladoppervlak aan de koude nachtlucht te verhinderen), plaatsten Darwin en zijn zoon Francis gepotte pindaplanten gedurende ijskoude winter nachten op een open gazon achter hun huis en gebruikten verschillende methoden om bepaalde bladeren te verhinderen zich op te vouwen, terwijl ze andere bladeren ongemoeid lieten. Over het algemeen werden alle bladeren die niet in staat waren zichzelf op te vouwen door de vorst beschadigd of stierven af, terwijl slechts de helft van de ongemoeid gelaten 'controlebladeren' door hetzelfde lot werd getroffen.

Opgewonden gaf Darwin de resultaten door aan Joseph Hooker van de Kew Gardens: 'Ik denk dat we hebben aangetoond dat de slaap van planten is bedoeld om de bladeren te behoeden voor schade door warmte-uitstraling – Dit heeft mij zeer beziggehouden en het heeft ons veel moeite gekost, aangezien het sinds de tijd van Linnaeus een vraagstuk is geweest.'<sup>24</sup> Darwin verwees hier naar het proefschrift *Somnus plantarum* ('De slaap der planten'), dat onder supervisie van Linnaeus tot stand was gekomen en in 1755 werd gepubliceerd. Linnaeus meende dat planten inderdaad gewoon sliepen, maar Darwin en zijn zoon hadden nu bewijzen voor de stelling dat de nachtelijke slaapbeweging van planten een aanpassing was. Het succes van vader en zoon had overigens wel zijn tol geëist, zoals Darwin in dezelfde brief toegaf: 'We hebben een veelheid van planten gedood of verwond' en hij drong er bij Hooker op aan om zo snel mogelijk nieuwe planten te sturen. 'Helaas is er geen tijd te verliezen, aangezien er waarschijnlijk nog maar weinig vorstdagen zullen komen.'



*Bignonia capreolata*. Gecombineerd gegraveerde en geëtste plaat van Nicolas Robert, uit Denis Dodart, *Mémoires pour Servir à l'Histoire des Plantes*.

*Bignonia*  
 'KRUISLIAAN', TROMPETKRUIPER  
 en VERWANTE SOORTEN

BIGNONIACEAE – TROMPETBOOMFAMILIE

KLIPLANTEN

*Bignoniaceae* is een grote en hoofdzakelijk tropische familie van bomen, heesters en lianen (houtige klimplanten). Het waren de klimmers in de familie die Darwin het meest interesseerden, waarbij hij onderscheid maakte tussen verschillende klimmechanismen. Onder de indruk was hij vooral van planten die in zijn woorden waren uitgerust met 'prikkelbare organen' (aangepaste bladeren, takken of bloemstengels die op aanraking reageren). Het Nieuwe Wereld-geslacht *Bignonia*, waarvan de naam verwijst naar de Franse geleerde Abbé Jean-Paul Bignon (1662-1743), voldeed aan al deze kenmerken, want de planten ervan beschikten over 'prikkelbare' tussenknooppunten (*internodiën*), bladstelen en ranken. Veel leden van dit geslacht van robuuste houtlianen worden vanuit horticultureel oogpunt bewonderd om hun populaire trompetvormige bloemen. Darwin bestudeerde een tiental planten uit het geslacht,\* dat wil zeggen de exemplaren die hij van zijn contacten bij de Kew Gardens en Veitch's Royal Exotic Nursery in Londen wist te betrekken.

*Bignonia capreolata*, de 'kruisliaan', is inheems in het zuiden en midden van de VS en een van de meest opmerkelijke soorten die door Darwin zijn gekweekt. De soort was in Britse horticulturele kringen welbekend als een van de eerste

\* De meeste *Bignoniaceae*-soorten die door Darwin werden onderzocht, werden destijds tot het geslacht *Bignonia* gerekend, maar sindsdien hebben er talloze taxonomische veranderingen plaatsgevonden: *Bignonia unguis* en *B. tweedyana* heten nu *Dolichandra unguis-cati*; *Bignonia venusta* = *Pyrostegia venusta*; *Bignonia littoralis* = *Fridericia mollissima*; *Bignonia speciosa* = *Bignonia callistegioides*; *Bignonia picta* = *Bignonia aequinoctialis*.

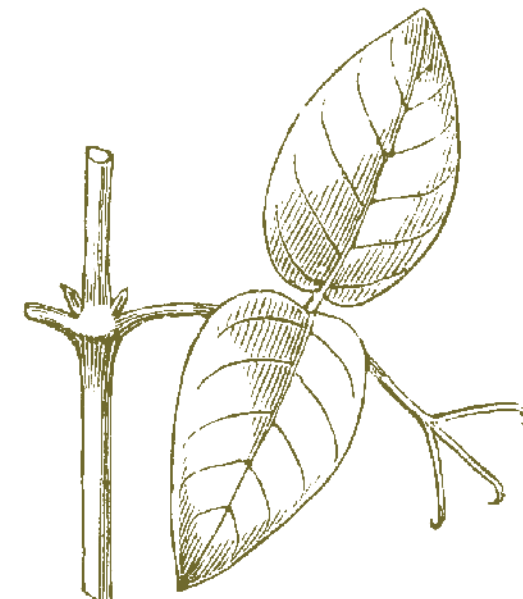
botanische importen uit de Amerikaanse koloniën. Het viel Darwin op dat deze planten de neiging hadden van het licht af te groeien – wat erg vreemd leek, want zouden klimplanten niet altijd naar de zon moeten reiken? Tijdens een van zijn experimenten zette hij gepotte kruislianen met zes ranken in een doos waarvan één zijde open was en positioneerde die open zijde schuin tegenover een lichtbron. Toen hij de plant twee dagen later inspecteerde, zag hij dat alle ranken in de richting van de donkerste uithoek van de doos waren gegroeid. 'Zes windvanen hadden de windrichting niet waarachtiger kunnen aangeven dan de wijze waarop deze vertakte ranken de richting van de lichtstroom hadden aangeduid die de doos binnenviel,' schreef hij.<sup>25</sup> Aangenomen wordt dat het schaduwzoekende gedrag van de liaan – *apheliotropisme*, de neiging om weg te groeien van het licht – optreedt bij jonge klimplanten die nog op de bosgrond groeien. Het gedrag helpt ze om een geschikte boom te vinden om in te klimmen; in plaats van dat ze zonder boom meteen richting het zonlicht zouden groeien, kiezen ze eerst voor de schaduw van een boom waarin ze kunnen klimmen, want daarin zullen ze uiteindelijk veel meer van het broodnodige zonlicht vinden.

Door een proces van vallen en opstaan ontdekte Darwin ook dat deze soort het liefst over ruwe, wollige oppervlakten omhoogklom. Zo 'weigerden' de ranken langs gladde stokken omhoog te klimmen, maar hadden ze er geen probleem mee als Darwin de stokken met vlas, mos of wol had omwikkeld. Darwin leidde daaruit af dat deze voorkeur verband hield met het inheemse milieu van de plant en legde het vraagstuk voor aan zijn vriend, botanicus Asa Gray van de Harvard University in de VS. 'Heb jij het Zuiden bereisd en kun je mij vertellen of de bomen waarin *Bignonia capreolata* klimt misschien bedekt zijn met mos of draderige korstmossen of *Tillandsia*?; ik vraag dit omdat zijn ranken een afkeer hebben van een eenvoudige stok en evenmin tevreden zijn met ruwe bast, maar ze zijn verrukt over wol of mos,' schreef hij in bewust antropomorfe termen om het 'dier' in de plant te schetsen. Gray antwoordde dat de klimplanten in de zompige en donkere bossen van het Amerikaanse Zuiden inderdaad in bomen klommen die 'ruim zijn voorzien van Korstmossen en Mossen'.<sup>26</sup> Darwin ontdekte dat meerdere andere *Bignonia*-soorten en ook enkele soorten uit de verwante geslachten *Tecoma* en *Eccremocarpus* van het zonlicht af groeien om steun te zoeken op muren of bomen.

Opvallend is dat Darwin aan het einde van het verslag van zijn experimenten met *B. capreolata*, waarvan hieronder een uittreksel is weergegeven, als het ware een stapje terug doet om zijn verwondering over zijn bevindingen te verwoorden: in het besef dat deze klimplanten in feite sterk geëvolueerde bladeren zijn en dat over het algemeen alle bladeren zijn aangepast om zich op het zonlicht te oriënteren, is het verbluffend dat deze bladeren zich gedurende hun evolutie in dit specifieke geval hebben ontwikkeld tot organismen die van het zonlicht af groeien en als wortels op zoek gaan naar putjes of richels om zich aan vast te grijpen.

[ **Uit: *The Movements and Habits of Climbing Plants* (2e druk, 1875)** ]

*Bignonia unguis*. – (...) De stengel slingert zich onregelmatig rond een verticale stok, waarbij hij – zoals bij zovele klimplanten is beschreven – soms de omgekeerde richting kiest; en hoewel deze plant ranken bezit, klimt hij in zekere zin als een bladklimmer. Elk



*Bignonia*  
Onbenede bignoniasoort uit de Kew Gardens.

blad bestaat uit een steeltje met een bladpaar en mondt uit in een rank, die is ontstaan uit het samengaan van drie deelblaadjes en sterk lijkt op bijgaande tekening. (...) Merkwaardig genoeg doet hij denken aan het pootje en de tenen van een vogeltje, maar dan zonder de achterteen. De rechte poot of voetwortel (*tarsus*) is langer dan de drie tenen, die alle dezelfde lengte hebben, uit elkaar staan en in hetzelfde vlak liggen. De tenen lopen uit in scherpe, harde klauwtjes die sterk gehaakt zijn, precies als bij een vogelpoot. Het bladsteeltje is aanrakingsgevoelig; zelfs een klein lusje draad dat gedurende twee dagen werd opgehangen, was genoeg om de rank omhoog te laten groeien; maar de deelbladsteeltjes (*petioluli*) van de zijblaadjes zijn niet gevoelig. De rank als geheel, dat wil zeggen de tarsus en de drie tenen, zijn alle aanrakingsgevoelig, met name aan hun onderzijde. Indien een scheut te midden van dunne twijgjes groeit, komen de ranken door de draaiende beweging van de tussenknooppunten (*internodiën*) er al snel mee in contact en daarna ook met één of meer van de teentjes, waarna doorgaans alle drie tenen zich buigen en zich na enkele uren stevig rond de twijgjes hebben vastgegrepen, als een vogeltje op een tak. Indien de tarsus van de rank in contact komt met een twijgje, begint hij langzaam te buigen totdat de hele voet tamelijk rond is, waarna de tenen langs de weerszijden van de tarsus groeien en deze omvatten. Hetzelfde gebeurt als een bladsteeltje in contact komt met een twijgje: hij buigt rond en trekt de rank met zich mee, die vervolgens zijn eigen bladsteeltje of die van het tegenovergestelde blad vastgrijpt. De bladstelen bewegen zich op spontane wijze, dus wanneer een scheut zich om een rechtopstaande stok probeert te winden, komen na enige tijd de stelen er aan beide zijden mee in contact en worden daardoor geprikkeld om zich te gaan buigen. Uiteindelijk grijpen beide bladstelen de stok in tegengestelde richting vast, waarna de voetachtige ranken elkaar of hun eigen bladstelen vastgrijpen en de stengel aldus met verrassende stevigheid aan de steun bevestigen. (...) Deze plant is een van de meest efficiënte klimmers die ik heb geobserveerd en hij zou waarschijnlijk ook in staat zijn een gepolijste stam te beklimmen die onophoudelijk door zware windstoten heen en weer wordt geschud. (...)

*Bignonia capreolata*. – Wij besteden nu aandacht aan een soort met ranken van een ander type, maar eerst bespreken we de internodiën. Een jonge scheut trekt drie wijde cirkels in de richting van de zon, met een gemiddeld tempo van 2 u. en 23 min. De stengel is dun en buigzaam, en ik heb er één gezien die vier gelijkvormige spiraalbewegingen rond een dunne, rechtopstaande stok uitvoerde, daarbij uiteraard van rechts naar links naar boven klimmend, dat wil zeggen in omgekeerde richting ten opzichte van de zo-even beschreven soort. Vervolgens klom hij door tussenkomst van de ranken

recht of in een onregelmatige spiraal langs de stok omhoog. Deze ranken zijn in sommige opzichten hoogst buitengewoon. Bij een jonge plant waren ze ongeveer 5 centimeter lang en sterk vertakt, waarbij de vijf hoofdranken klaarblijkelijk twee blaadjesparen en één eindpaar vertegenwoordigden (...), met botte maar opvallend gehaakte uiteinden.

Terwijl de ranken in min of meer regelmatige spiralen groeien, vindt er een andere opmerkelijke beweging plaats, namelijk een trage neiging om zich van het licht te verwijderen en zich richting de donkerste zijde van het huis te verplaatsen. Ik heb de positie van mijn planten herhaaldelijk veranderd, maar telkens als de spiraalvormige beweging na enige tijd was gestopt, waren de opeenvolgend gevormde ranken gericht op de donkerste zijde. Toen ik een dikke paal in de buurt van een rank plaatste, tussen de rank en het licht, wees de rank in die richting. In twee gevallen stond een bladpaar in een positie dat één van de twee ranken naar het licht was gericht en de andere naar het donkerste gedeelte van het huis; de tweede bewoog niet, maar de rank ertegenover boog eerst omhoog en vervolgens pal over zijn metgezel heen, zodat ze parallel boven elkaar kwamen te hangen en beide naar het duister waren gericht. Ik draaide de plant om en de rank die zich had omgekeerd, hernam zijn oorspronkelijke positie terwijl de tegenovergestelde rank, die tot dan toe niet had bewogen, zich nu naar de donkere zijde keerde. Tenslotte groeiden bij een andere plant tegelijkertijd drie rankenparen uit drie scheuten, die toevallig allemaal een andere richting op wezen: ik zette de pot in een doos met één open zijde en plaatste deze schuin ten opzichte van het licht; in twee dagen wezen alle zes ranken in alle waarachtigheid naar de donkerste uithoek van de doos, hoewel zij zich daartoe op verschillende manieren moesten buigen. Zes windvanen hadden de windrichting niet waarachtiger kunnen aangeven dan de wijze waarop deze vertakte ranken de richting van de lichtstroom hadden aangeduid die de doos binnenviel. (...)

Indien een rank er niet in slaagt zich vast te grijpen aan een houvast, hetzij door middel van zijn eigen ronddraaiende beweging of die van de scheut of door zich te richten op enig object dat de lichtval onderbreekt, buigt hij zich verticaal naar beneden en vervolgens richting de eigen stengel, die hij dan samen met de steunstok (als er een aanwezig is) vastgrijpt. Zo wordt enige bijstand verleend aan het bevestigen van de stengel. Als de rank niets vastgrijpt, snoert hij zich niet spiraalsgewijs vast, begint snel te verwelken en valt af. Als hij wél een object weet te bemachtigen snoeren alle takken zich in een spiraalbeweging vast.

Ik heb aangevoerd dat nadat een rank in contact is gekomen met een stok, hij zich er binnen circa een halfuur omheen windt, maar ik heb herhaaldelijk waargenomen, zoals

in het geval van *B. speciosa* en verwanten, dat hij zich daarna vaak weer losmaakt van de stok; soms wordt de stok drie- tot viermaal toe omwonden en weer losgelaten. Wetende dat de ranken het licht meden, gaf ik ze een glazen buis die vanbinnen was beroet en een volledig beroete zinkplaat: de takken slingerden zich rond de buis en bogen zich meteen rond de randen van de zinkplaat; maar al snel keerden ze zich van deze objecten af, met iets wat ik slechts kan omschrijven als walging, en gingen weer recht groeien. Vervolgens plaatste ik een paal met uiterst ruwe schors bij een stel ranken; tweemaal betasten zij de paal gedurende een uur of twee en tweemaal trokken ze zich terug; uiteindelijk slingerde een van de gehaakte ranken zich rond de paal en bevestigde zichzelf stevig aan een uiterst minuscuul uitsteeksel van de schors; daarna verspreidden de andere takken zich over de paal, waarbij ze elke oneffenheid van het oppervlak met precisie volgden. Naderhand plaatste ik in de buurt van de plant een paal zonder schors maar met talloze spleten erin, waarna de rankpunten op fraaie wijze in alle scheuren kropen. Tot mijn verrassing observeerde ik dat de uiteinden van de onvolgroeide ranken, die nog niet volledig vertakt waren, evenzo als worteltjes in de miniemste scheurtjes kropen. Nadat de uiteinden gedurende twee à drie dagen aldus in de spleten waren gekropen of nadat hun gehaakte uiteinden zich aan zeer kleine uitsteeksels hadden vastgegrepen, begon het laatste proces, dat ik nu zal beschrijven.

Dit proces ontdekte ik nadat ik per ongeluk een stuk wol in de buurt van een rank had laten liggen; dat bracht me ertoe ronde stokken met stukken vlas, mos of wol te omkleden en deze in de buurt van de ranken te plaatsen. De wol mag niet geverfd zijn, want de ranken zijn extreem gevoelig voor bepaalde gifstoffen. Al snel kregen de gehaakte uiteinden de wolvezels en zelfs loshangende vezeltjes te pakken en trokken ze zich ditmaal niet walgend terug; integendeel, de opwinding bracht de haken ertoe in de vezelachtige stof door te dringen en naar binnen te krullen, zodat elke haak zich stevig aan een of twee vezels of aan een bundeltje ervan vastgreep. De uiteinden en de binnenzijden van de haken begonnen nu op te zwellen en binnen twee à drie dagen waren ze zichtbaar groter geworden. Na nóg een paar dagen waren de haakjes veranderd in wittige, onregelmatige balletjes met een doorsnede van 1,27 mm, gevormd van ruw celweefsel dat soms de hele haak omkleedde. Het oppervlak van de balletjes scheidde een of ander kleverig, harsachtig materiaal uit, waaraan de vlasvezels etc. bleven plakken. Als een vezel zich eenmaal aan het oppervlak heeft gehecht, groeit het celweefsel eronder niet meteen door maar direct aan weerszijden ervan. Wanneer meerdere vezels naast elkaar worden vastgegrepen, ook al zijn deze extreem dun, groeien er vele richeltjes van celweefsel tussen, elk dunner dan een menselijke haar,

waarna ze naar elkaar beginnen te grijpen en stevig met elkaar verweven raken. Terwijl het hele oppervlak van het balletje blijft groeien, worden er nieuwe vezels in opgenomen, die daarna overgroeid worden; zo heb ik een balletje gezien waardoorheen in diverse richtingen vijftig tot zestig vezels liepen, die allemaal op min of meer gelijke diepte door het weefsel waren overgroeid. Het proces vertoonde daarna alle mogelijke gradaties: sommige vezels bleven gewoon aan het oppervlak kleven, andere lagen in diepere of ondiepere groeven en weer andere waren geheel ingebed of liepen dwars door het weefselballetje. (...)

Uit de hier gepresenteerde gegevens kunnen wij opmaken dat de ranken van deze *Bignonia* weliswaar bij gelegenheid in gladde stokken of langs ruwe bast kunnen klimmen, maar dat ze specifiek zijn aangepast om in bomen te klimmen die zijn bekleed met korstmos, mos en verwante organismen; en ik verneem van Professor Asa Gray dat de woudbomen in de districten van Noord-Amerika waar deze *Bignonia*-soort voorkomt, zijn bedekt met de *Polypodium incanum*. Tenslotte zou ik willen opmerken hoe bijzonder het is dat een blad zich heeft veranderd in een vertakt orgaan dat zich van het licht vandaan beweegt, dat het met behulp van zijn ledematen in spleten kan kruipen of zich aan minuscule uitsteeksels kan vastgrijpen, dat deze ledematen vervolgens celgroeisels vormen die een plakkerig cement uitscheiden en dat deze groeisels door steeds verder uit te groeien ook de fijnste vezels weten te omkleden.