

**Opmerkingen betreffende de interpretatie van de bloemmorfolgie
bij het speenkruid**

door

F. P. JONKER

(Instituut voor Systematische Plantkunde, Utrecht)

Toen men op de Nederlandse middelbare scholen bij het biologieonderwijs terecht nog waarde hechtte aan het bijbrengen van enige plantenkennis en dus aandacht moest besteden aan bloembouw en bloemmorfolgie, begon men daarmee dikwijls met een behandeling van de bloem van het speenkruid. Deze keuze werd ingegeven door de beperkte mogelijkheden van het vroege voorjaar. Men hechtte — ook weer zeer terecht — bovendien waarde aan het zelf bestuderen van het object. De leerlingen maakten dus kennis met begrippen als kelk, kroon, meeldraden en stampers aan de hand van de speenkruidbloem. Maar in dit artikelje wil ik nu juist betogen dat deze keuze van het object ongelukkig was, omdat speciaal de begrippen kelk en kroon bij het speenkruid problemen opleveren. Immers de bloemen van de *Ranunculaceae* en van de *Ranunculales* in het algemeen, laten o.a. een reeks zien uitgaande van zuiver spiraalsgewijs gebouwde, acyclische en apocarpe bloemen, via hemicyclische bloemen, naar bijna kransgewijs gebouwde, cyclische bloemen. In deze reeks zien we een geleidelijke overgang van in een spiraal langs de bloemas ingeplante bloembekleedselen, via het optreden van een verschil in vorm en kleur tussen de buitenste (onderste) bloembekleedselen — die we dan kelk beginnen te noemen — en de bovenste (binnenste) bloembekleedselen — die we dan kroon kunnen noemen (*Magnolia*, *Trollius*) — naar kransgewijs ingeplante kelkbladen en bijna kransgewijs ingeplante kroonbladen.

Echter, bij het genus *Anemone* en daarmee verwante genera zien we nog een andere reeks: een involucre van kransgewijs aan de bloemsteel geplaatste bladen, een zich dichter bij de bloem plaatsen van dit involucre en een krans van groene kelkbladen direct onder de gekleurde bloembekleedselen.

Wanneer we nu weer terugkeren naar het speenkruid, dan vinden we daarvoor in de literatuur een aantal soortnamen: *Ficaria ranunculoides*, *Ficaria verna* en

Ranunculus ficaria. Er bestaan dus twee opvattingen waarvan de ene zegt dat het speenkruid tot het genus *Ranunculus* behoort en de andere meent, dat het een afzonderlijk genus vormt, waarbij dan het probleem van het gebruik van de epitheta specifica *ranunculoides* of *verna* door de nomenclatuur-code beslist wordt ten gunste van *verna*. De keuze tussen *Ficaria* en *Ranunculus* berust op een taxonomisch probleem en deze keuze wordt door de recente Nederlandse flora's beslist ten gunste van een classificatie van het speenkruid in een afzonderlijk subgenus van *Ranunculus*, onder de naam *R. ficaria*, op grond van het aanwezig zijn, in dit geval, van een gele, betrekkelijk veeldelige kroon en een groene 3-tallige kelk. De overige *Ranunculus*-soorten vertonen in de regel een 5-tallige kelk en kroon.

Men kan nu binnen de *Ranunculaceae* morfologische reeksen onderscheiden die beginnen bij bloemen met bekervormige honingbladen en daarbuiten gekleurde bloembekleedselen. Voorbeelden zijn o.a. de genera *Aquilegia*, *Eranthis* en *Helleborus*. Deze honingbladen kunnen in aantal reduceren en dan kunnen de overblijvende een zeer speciale vorm aannemen, b.v. bij *Aconitum* en *Delphinium*, of ze kunnen geheel verdwijnen b.v. bij *Caltha* en de meeste *Clematis*-soorten. Maar ook kunnen ze kroonachtig van vorm en kleur worden en dan komen we terecht bij *Ranunculus*, waar de kroonbladen bij nadere beschouwing weliswaar niet meer de bekervorm hebben, maar toch wel degelijk honingbladen blijken te zijn.

Wie deze reeksen zo onderscheidt, plaatst zich op een enigszins geïsoleerd standpunt. Men onderscheidt nl. in de regel binnen de *Ranunculaceae*, vooral in navolging van PRANTL (1887, 1891) en van JANCHEN (1949) de onderfamilies *Helleboroideae*, gekenmerkt door bloemen die een betrekkelijk klein aantal kokervruchten vormen en *Anemonoideae* waarbij de bloemen een betrekkelijk groot aantal dopvruchten vormen. De in deze publicatie genoemde reeksen lopen dwars door deze onderverdeling heen, waaruit blijkt dat aan dit kenmerk niet die primaire betekenis wordt gehecht die er meestal aan wordt toegekend. Wel worden ook reeksen onderscheiden, waarin het aantal zaadknoppen per vruchtbeginsel resp. het aantal zaden per vrucht in de richting gaat van een reductie tot één. Maar dit valt niet in alle gevallen samen met de reeksen van aanwezigheid van honingbekers naar het verdwijnen van honingbekers, of van honingbekers naar kroonbladen.

Een aparte plaats nemen echter de anemonen in, waarbij we een reeks zien van een involucrum van meestal drie groene bladen, die de vorm hebben van de gewone bladen, via een reductie in bladvorm en het optreden van gaafrandigheid bij deze omwindselbladen, naar uiteindelijk de toestand die we aantreffen bij het leverbloempje (*Anemone hepatica*) en enkele verwante soorten, waarbij we een bloem zien met drie groene „kelkbladen” en een nog al wisselend, betrekkelijk groot aantal, meestal blauwe „kroonbladen”. Om deze reden zou het aanbeveling verdienen niet te spreken van *Anemone hepatica* L. maar van *Hepatica nobilis* Mill. (syn. *H. triloba* Gilib.).

Maar vertoont nu de bloem van het speenkruid niet precies hetzelfde? Ook hier zien we meestal drie „kelkbladen” en een vrij groot, wisselend aantal gele „kroonbladen”. M.a.w. zou ons speenkruid op grond van zijn drietallige kelk en groter aantal kroonbladen niet thuis horen aan het eind van de reeks in het genus

Anemone, die eindigt bij *Hepatica* waar het speenkruid habitueel wel enige overeenkomst mee vertoont en niet aan het eind van de reeks die begint bij bloemen met honingbekers en eindigt met de configuratie zoals we die aantreffen bij *Ranunculus* waarbij de bloemen een meestal vijftallige, uit honingbladen bestaande kroon en een vijftallige kelk vertonen?

De eerste die op deze overeenkomst wees en de bloembouw van *Ficaria* en *Hepatica* op gelijke wijze trachtte te verklaren, was EICHLER (1878). Hij nam een krans van drie kelkbladen en twee kransen van drie kroonbladen aan, waarbij dan een vermeerdering in de binnenste krans van kroonbladen zou optreden.

We zouden dus misschien de naaste verwanten van het speenkruid niet moeten zoeken in het genus *Ranunculus*, maar in de anemonengroep en speciaal in het genus *Hepatica*. We zouden dan het speenkruid beslist niet meer *Ranunculus ficaria* L. maar *Ficaria verna* Huds. moeten noemen.

Dat de bloemkleur overeenkomt met die van een grote groep boterbloemen kan geen bezwaar zijn want er bestaan ook boterbloemgele anemonen, b.v. *A. ranunculoides* L.

Als ernstig bezwaar tegen deze opvatting moet echter worden aangevoerd, dat de kroonbladen van het speenkruid z.g. honingschubjes bezitten evenals die van *Ranunculus* en dus eveneens als honingbladen moeten worden beschouwd. Bij *Anemone* is dit, voor zover mij bekend, nooit het geval. Bij de vertegenwoordigers van het subgenus *Anemone*, b.v. onze *A. nemorosa* en *A. ranunculoides*, produceren de bloemen geen honing. In de bloemen van vertegenwoordigers van het subgenus *Pulsatilla*, door ULBRICH (1905) als afzonderlijk genus beschouwd, bevinden zich wel nectariën tussen de bloembekleedselen en meeldraden, terwijl er ook een involucrum is.

Deze laatste nectariën worden, op grond van hun bouw en vorm, meestal opgevat als gemodificeerde meeldraden (PRANTL, 1891). Vele auteurs vatten alle honingbekers, honingbladen en anders gevormde nectariën bij de *Ranunculaceae* op als gemodificeerde buitenste meeldraden. De nectariën van *Aconitum* vertonen ook enigszins een meeldraadvorm.

We zouden dan ook zeer wel een andere conceptie kunnen verdedigen, al wordt de zaak dan vrij ingewikkeld, nl. dat de nectariën van *Pulsatilla* homoloog zijn met de honingbekers of honingbladen bij een aantal andere *Ranunculaceae*, maar dat ze bij het subgenus *Anemone* verdwenen zijn zoals dit bij vele andere genera het geval is.

Maar tegelijk zien we een oprukken, een zich naar de bloem toe verplaatsen, van het involucrum waardoor dit tot kelk wordt. Dan zouden dus de bloembekleedselen, die bij *Ranunculus* tot kelk werden, bij *Hepatica* kroon geworden zijn, en het involucrum is daar kelk geworden.

We zouden dan tot de volgende conclusie komen:

1. Bij *Ficaria* zijn de honingbladen tot kroon geworden, de bloembekleedselen zijn verdwenen en het involucrum is tot kelk geworden.

2. Bij *Hepatica* zouden de honingbladen verdwenen zijn, de bloembekleedselen zijn tot kroon geworden en het involucrum is ook hier tot een driebladige kelk geworden.

In dat geval zou de verwantschap tussen *Ficaria* en *Hepatica* niet zo nauw zijn omdat de „kroon” bij beide niet homoloog is, maar wel zou de „kelk” van *Ficaria*

homoloog zijn met die van *Hepatica* en niet met die van *Ranunculus*. Wanneer deze laatste opvatting juist is mogen de kroonbladen van *Hepatica* uiteraard geen basale honingschubjes, honinggroefjes of honingbekertjes dragen zoals bij *Ficaria*, wat inderdaad het geval is. Er bestaan trouwens ook binnen de *Ranunculaceae* genera met involucrum, kelk en kroon, zoals b.v. *Nigella*.

In vele gevallen kunnen chromosomenaantallen en pollenmorfologie evenals de fytochemie nog wel eens aanwijzingen geven betreffende de onderlinge verwantschap van genera en soorten.

Wat het chromosomenpatroon betreft: bij *Anemone*, *Hepatica*, *Ficaria* en *Ranunculus* zijn de chromosomen lang, van het R-type, volgens Gregory. Het basisgetal is bij *Anemone*, subgen. *Pulsatilla* altijd 8, in de regel is bij de soorten $2n = 16$, soms 32. Bij het subgenus *Anemone* is het basisgetal ook meestal 8; zo is bij *A. ranunculoides* $2n = 32$, bij *A. nemorosa* $2n = 16$ of 32, alleen bij *A. narcissiflora* is het basisgetal 7, dus $2n = 14$.

Bij *Ranunculus*, subgen. *Ranunculus* is het basisgetal 7 of 8. Zo is bij *R. acris* en *R. borealis* $2n = 14$, bij *R. parviflorus* $2n = 28$. Maar bij *R. nemorosus* is $2n = 16$ en bij *R. repens*, *R. montanus*, *R. auricomus*, *R. aconitifolius* en *R. flammula* $2n = 32$. Bij *Hepatica* is het basisgetal 7, wat overigens bij *Anemone* maar zelden voorkomt: *H. nobilis* $2n = 14$, *H. transsilvanica* $2n = 28$.

Maar bij *Ficaria* is het basisgetal weer 8: *F. verna* subsp. *verna* $2n = 16$, *F. verna* subsp. *bulbifera* $2n = 32$.

De basisgetallen van *Ficaria* en *Hepatica*, resp. 8 en 7, komen beide ook voor bij *Ranunculus* en *Anemone* en dit helpt ons dus niet veel verder.

Evenmin helpt in dit geval de fytochemie ons verder. Een typische stof, ranunculine, die nooit buiten de familie is aangetroffen, komt b.v. niet voor bij *Aconitum*, *Aquilegia*, *Caltha*, *Delphinium* en *Thalictrum* en wel bij beide hier genoemde subgenera van *Anemone*, bij *Hepatica*, bij *Ficaria* en bij de meeste *Ranunculus*-soorten (RUIJGROK, 1966).

Wat tenslotte de pollenmorfologie betreft: een goede beschrijving van de pollenkorrels van het speenkruid is gegeven door ROLAND-HEYDACKER (1964). Maar ons interesseert een onderlinge vergelijking van het pollen van *Anemone*, *Ranunculus*, *Ficaria* en *Hepatica*. In de nu volgende beschrijvingen is daarbij de pollenmorfologische terminologie gebruikt volgens REITSMA (1970). De pollenkorrels van deze genera vertonen slechts weinig onderlinge verschillen, zodat we kunnen beginnen met een algemene, voor de vier genera geldende, beschrijving:

De pollenkorrels zijn 3—(4)—colpaat en soms syncolpaat. De ectoaperturen zijn lange tot zeer lange ingezonken colpi; de colpusmembraan is granulaat. De exine is 2,5—3 μ dik en tectaat; de sexine is meestal iets verdikt langs de colpi en in het apocolpium; in het mesocolpium kan de sexine dikker, even dik of dunner zijn dan de nexine; „endocracks” zijn altijd aanwezig; het tectum is bezet met scabrae. De omtrek van de korrels is in equatoriaal aanzicht cirkelrond of iets elliptisch en in polair aanzicht cirkelrond of 3—(4)—hoekig met convexe zijden en stompe hoeken. In het laatste geval liggen de aperturen in de hoeken.

De P/E verhouding, d.i. de verhouding tussen de lengte van de polaire as en de equatoriale diameter, is suberect tot subtransvers.

Wat nu het genus *Ranunculus* betreft kan aan deze algemene beschrijving worden toegevoegd, dat de dikteverhouding sexine/nexine ca. 1 is, dat de sexine

een lichte verdikking langs de colpi vertoont en dat het tectum undulaat is. Dit gegolfde oppervlak van het tectum is bij de meeste soorten, zowel in het subgenus *Ranunculus* als in het subgenus *Batrachium* zeer duidelijk (b.v. *R. acris*, *R. repens*, *R. bulbosus*, *R. sardous*, *R. aconitifolius*, *R. aquatilis*, *R. circinatus*, *R. fluitans*) en wat minder opvallend bij b.v. *R. flammula*, *R. lingua*, *R. ololeucos* en *R. sceleratus*.

De pollenkorrels van *Ficaria verna* hebben een sexine die in het mesocolpium dunner is dan de nexine. De sexine vertoont een verdikking langs de colpi en in het apocolpium. Metingen van de langste as gaven waarden tussen 27 en 31 μ . Maar het voor *Ranunculus* zo karakteristieke gegolfde oppervlak van het tectum zien we hier niet. Evenmin komt een undulaat tectum voor bij *Hepatica* en *Anemone*. De pollenkorrels van *Hepatica nobilis* en die van *H. americana* zijn onder het lichtmicroscop niet te onderscheiden van die van *Ficaria*. Pollenkorrels van *Anemone nemorosa* lijken buitengewoon veel op die van *Ficaria* en *Hepatica* maar de dikteverhouding sexine/nexine is ca. 1. Hetzelfde geldt voor korrels van *A. pulsatilla*, maar daar vertoont de sexine bovendien geen verdikking.

De conclusie is dus dat de pollenkorrels bijna identiek zijn in deze genera, maar *Ranunculus* onderscheidt zich van *Anemone*, *Hepatica* en *Ficaria* door het undulate tectum. De pollenkorrels van *Ficaria verna* onderscheiden zich verder van die van *Ranunculus* en ook van die van *Anemone* doordat de dikteverhouding sexine/nexine kleiner is dan 1. De pollenkorrels van *Ficaria* en *Hepatica* zijn identiek en deze korrels vertonen dus slechts een gering verschil met die van *Anemone* en iets meer verschil (door het bovendien niet gegolfd zijn van het tectum) met die van *Ranunculus*. Dit zou een argument te meer kunnen zijn om het speenkruid niet in *Ranunculus* en *Hepatica* niet in *Anemone* onder te brengen en zou kunnen wijzen op een grotere verwantschap van *Ficaria* met *Anemone* en *Hepatica* dan met *Ranunculus*.

In ieder geval blijkt uit het bovenstaande dat schrijver voorstelt in de Nederlandse flora's in het vervolg het leverbloempje *Hepatica nobilis* Mill. te noemen en niet *Anemone hepatica* L., en het speenkruid *Ficaria verna* Huds. en in geen geval *Ranunculus ficaria* L.

De schrijver spreekt gaarne zijn dank uit tot Drs. J. T. Wildschut, die hem, in scriptievorm, literatuurgegevens verschafte, tot Dr. Th. W. J. Gadella, die hem de chromosomengetallen en enige fytochemische gegevens verstreekte en tot Dr. Tj. Reitsma, die hem hielp met de pollenmorfologische beschrijvingen.

Literatuur

- EICHLER, A. W., 1878. Blüthendiagramme II. Leipzig.
- JANCHEN, E., 1949. Die systematische Gliederung der Ranunculaceen und Berberidaceen. Denkschr. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 108, p. 1—82.
- PRANTL, K., 1887. Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen. In: A. Engler, Bot. Jahrb. 9, p. 225—237.
- , 1891. Ranunculaceae. In: A. Engler & K. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien III(2), p. 43—66.
- REITSMA, T.J., 1970. Suggestions towards unification of descriptive terminology of Angiosperm pollen grains. Review of Palaeobotany and Palynology 10, p. 39—60.
- ROLAND-HEYDACKER, F., 1964. Morphologie du pollen de *Ficaria ranunculoides* Moench. Ranunculaceae. Pollen et Spores 6, p. 373—378.

- RUIJGROK, H. W. L., 1966. Over de verspreiding van ranunculine en cyanogene verbindingen bij de Ranunculaceae. Diss. Leiden.
- ULBRICH, E., 1905. Über die systematische Gliederung und geographische Verbreitung der Gattung *Anemone* L. In: A. Engler, Bot. Jahrb. 37, p. 172—334.

Summary

An outline of the possible homologies of the calyx and corolla of the Lesser Celandine on the hand of the flower morphology of both *Anemone* and *Hepatica*, and *Ranunculus* is given. The possible affinities of the species are discussed. The author defends a homology of its calyx to that of *Hepatica* and to the involucre of *Anemone*, and, at the same time, a homology of its corolla to that of *Ranunculus* and to the nectaries in a number of other genera of *Ranunculaceae*.

The author rejects a placing of the species in the genus *Ranunculus* (as *R. ficaria* L.) and is in favour of a placing in the genus *Ficaria* (*F. verna* Huds.). Pollenmorphological data are, more or less in accordance with this view.