

1e Bijlage tot de 36ste Vergadering der *Nederl. Bot.
Vereeniging*, 27 Januari 1883.

OVER REGENERATIE-VERSCIJNSELEN
AAN
GESPLETEN VEGETATIEPUNTEN VAN STENGELS.
EN OVER
BEKERVORMING.

DOOR
Dr. M. W. BEYERINCK.

(Met plaat.)

I. OVER REGENERATIE-VERSCIJNSELEN IN
HET ALGEMEEN.

Van dit groote en belangrijke onderwerp zijn de theoretische grondslagen nog zóó onvolledig bekend, dat het niet mogelijk is daarvan in korte trekken een grondig overzicht te geven; ik bepaal mij daarom in dit eerste gedeelte tot de mededeeling van eenige losse meer algemeen bekende feiten, die mij het meest geschikt voorkomen om over het herstellingsvermogen van planten en dieren licht te verspreiden, op volledigheid maak ik hierbij in geenen deele aanspraak.

Verskillende van elkander niet scherp gescheiden physiologische processen worden onder den naam van regeneratievermogen samengevat. Zoo noemt men met betrekking tot het

dierenrijk, voortplanting door vrijwillige zelfverdeeling, voortplanting door kunstmatige mechanische verdeeling, het weder aangroeien van afgesneden lichaamsdeelen, het genezen van wonden en het in stand blijven van organen, die door het functiëneeren vernietigd worden, regeneratieprocessen ¹⁾. Wat het plantenrijk aangaat, maken sommige schrijvers, naar het mij voorkomt terecht, verschil tusschen regeneratie en orgaanvorming. Ik wensch hen daarin na te volgen en de volgende bladzijden aan deze regeneratie in engeren zin te wijden; ik wil beginnen met de beide genoemde begrippen nader te omschrijven.

Regeneratie heeft plaats wanneer de wond, welke ontstaat bij het verwijderen van eenig lichaamsdeel van een levend organisme, op zoodanige wijze geneest, dat daardoor de oorspronkelijke vorm die het organisme vóór de beschadiging bezat, weder terugkeert. Van deze eigenlijke regeneratie, waarbij uit de geheele wondvlakte, of uit een gedeelte daarvan, het verlorene — maar ook niet meer dan dit — weder op nieuw ontstaat, moet dan de orgaanvorming, die vaak bij verwonding optreedt, wél onderscheiden worden. Hierbij ontwikkelen zich namelijk, hetzij uit de wondvlakte zelve of uit de nabijheid daarvan, veelal meerdere organen die al of niet gelijk zijn aan het weggenomen deel. Maar het is duidelijk dat de eigenlijke regeneratie niets anders is dan een bijzonder geval van de orgaanvorming.

Uit het volgend voorbeeld zal het verschil tusschen regeneratie en orgaanvorming duidelijk worden.

Verwijdert men voorzichtig een stuk uit de schors van een boomstam gedurende het jaargetijde waarin de diktegroei het snelst is, dan blijft de oppervlakte van het ontbloote hout niet zelden met eene dunne laag cambiumcellen, of de jongste deel-

1) F. M. Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie (Duitsch van Vetter), Bd. I, Heft 2, pag. 327, 1880, Bd. II, Heft 1, pag. 32, Jena 1881, bespreekt het verband tusschen regeneratie, generatiewisseling en knopvorming.

producten van deze, gelijkmatig overdekt, waaruit de weggenomen schors, zonder verdere voorzorgsmaatregelen, weder op nieuw kan ontstaan; hierbij is dus elk punt van de wondvlakte werkzaam ¹⁾. Het is bekend ²⁾ dat ook het omgekeerde proces mogelijk is, dat is, houtvorming uit de cambiumcellen die het binnenvlak bedekken van schorslappen, welke gedeeltelijk van stammen zijn opgetild. — Groot is de overeenkomst tusschen deze vorm van regeneratie en de meer algemeen bekende door middel van callus- of zoomvorming, welke uitsluitend van den wondrand uitgaat, en die eveneens aanleiding geven kan tot een volkomen herstel van het verlorene. — In tegenstelling tot deze verschijnselen van regeneratie, waardoor eenvoudig de storing in den oorspronkelijken vorm wordt opgeheven, moet, zoowel het ontstaan van knoppen uit den naar den grond toegekeerden rand van schorswonden aan boomstammen, als de vorming van wortels uit den bovenrand van zulke wonden, met den naam van orgaanvorming bestempeld worden.

Het zal beneden nader blijken, dat bij deze beperking van het begrip, de regeneratie in de hoogere afdelingen van het plantenrijk, namelijk bij de hoogere *Thallophyten*, de *Mossen*, de *Varens* en de *Phanerogamen*, bijna uitsluitend een eigenschap is van de meristematische of embryonale toestanden der organen. Maar dit is, gelijk zich liet verwachten, voor de lagere planten, wier gezamenlijk protoplasma geschikt is tot voortplanting, niet het geval. Daarmede hangt een eigenaardig verschil te zamen tusschen de gevolgen van de verwonding van lagere ééncellige organismen en de weefselcellen van hoogere planten. Als algemeene regel kan men n.l. stellen, dat be-

1) Vooral aan beuken heb ik dit veel bedisputeerde, reeds aan A. Knight bekende verschijnsel, menigmaal opgemerkt, maar bij dezen boom schijnt de aldus geregenereerde schors nog in hetzelfde jaar of na weinige jaren af te sterven. In de nabijheid van Bennekom staat een beuk waaraan zich een stamwond van nagenoeg een vierkanten meter oppervlakte op deze wijze tijdelijk heeft hersteld.

2) Hugo de Vries, Ueber Wundholz, Flora 1876, Sep. afdr. pag. 41.

schadigde cellen van hogere planten te gronde gaan ¹⁾). Maar dit is, bij lagere planten geenszins het geval. Verschillende waarnemers hebben zwersporen van wieren kunstmatig door drukking in tweeën gedeeld, en de deelen zich tot nieuwe planten zien ontwikkelen. Van Tieghem zag gistcellen, welke door de werking van bacteriën een gedeelte van hun wand hadden verloren, zich later weder sluiten en voortleven, maar zij waren daarbij kleiner geworden. Wel bekend zijn verder de eigenaardige verschijnselen door J. Hanstein ²⁾ aan verwonde draadcellen van *Vaucheria* opgemerkt. Hij zag dat dwars doorgesneden *Vaucheriadraden* een gedeelte van hun protoplasma uitstortten in het omgevend water, dat daarna de randen van het in de cellen terugblijvend protoplasma zich naar elkander toebuigen en versmelten, waartoe slechts enkele minuten of seconden noodig zijn. Zoodoende vormt de oorspronkelijke buitenlaag van het protoplasma een onafgebroken doorlopende bekleeding over de wond, waaruit weldra de afscheiding van celstof begint, die onder normale omstandigheden niet zou hebben plaats gehad. Beneden zal blijken dat bij de regeneratie van het slakkenoog, en bij het ontstaan van zoetwaterpolypen uit stukken, welke uit den maagzak gesneden zijn, een geheel analoge toenadering van de randen van de buitenste lichaamslaag, — in deze gevallen dus van het ektoderm, — wordt waargenomen. Maar wij zullen laten zien dat bij de herstellingsverschijnselen van de vegetatiepunten der hogere planten de inwendige weefsels zich juist zoo kunnen gedragen als de peripherische. Zoo ontstaat daarbij bijvoorbeeld de nieuwe epidermis uit alle weefsels die door de verwonding zijn blootgelegd; bij het doorgesneden stengelgroei punt

1) Natuurlijk die gevallen waarin zulk een beschadiging een vrijwillig fysiologisch proces is, zooals het afsterven van het achtereinde der stuifmeelbuizen, terwijl het vooreind door het stijlkanaal naar het eitje toegroeit, uitgezonderd.

2) *Reproduction der Vaucheriasprosse*, Botanische Abhandlungen, Bonn 1880, Bd. IV Heft 2 pag. 47.

dus uit het merg, de procambiumstrengen, de toekomstige vaatbundels, de primaire schors en de oorspronkelijke epidermis. Prantl heeft aangetoond, dat dit voor den worteltop even zoo is, en ik heb hetzelfde gevonden voor den allereersten aanleg van koolbladen.

Bij de beschouwing van dien vorm van regeneratie, welke op celvermeerdering berust, moeten nu natuurlijk de organismen, welke uit losse cellen bestaan, of die, wier cellen tot celkolonien verbonden zijn, buiten bespreking worden gelaten; doet men dit niet dan moet men hun normale vermeerdering regeneratie noemen; blijkbaar is het juist om bij deze organismen het begrip regeneratie uitsluitend te verbinden aan de herstelling van wonden aan enkele afzonderlijke cellen.

De lagere veelcellige dieren staan, niettegenstaande hun uiterst gecompliceerden lichaamsbouw, wat hun regeneratievermogen betreft, naar men mag aannemen over het algemeen met de ééncellige planten gelijk: Geheel volwassen, en volstrekt niet alleen de embryonale weefsels zooals bij de hoogere planten, kunnen bij deze dieren tot regeneratieverschijnselen aanleiding geven. Vooral de Coelenteraten, de Echinodermen en de Wormen hebben gewoonlijk, zelfs in volwassen toestand, een ontzaglijk groot herstellingsvermogen ¹⁾. Maar niet bij alle leden dezer groepen is de genoemde eigenschap even sterk vertegenwoordigd: bij sommige afdeelingen van wormen, zooals de Nematoden en de Nemertinen, schijnt het zelfs geheel te ontbreken.

Het regeneratievermogen der Mollusken is veel kleiner dan dat van de genoemde lagere afdeelingen van het dierenrijk. Zoo kunnen volgens J. Carrière ²⁾ slakken wier kop is afgesneden op zoodanige wijze, dat daarbij de slokdarmring is verwijderd, het verlorene niet weder aanwinnen maar ster-

1) C. v. Bülow, Regeneration bei Coelenteraten, Echinodermen und Würmern, Biologisches Centralblatt, Bd. III 1883 pag. 14.

2) Studien über die Regenerationserscheinungen bei den Wirbellosen. I Die Regeneration bei den Pulmonaten, Würzburg 1880, pag. 50.

ven; is de slokdarmring niet beschadigd dan kan een afgesneden kop weder aangroeien.

Bij de *Myriapoden* is het herstellingsvermogen nog altijd relatief zeer groot te noemen, en schijnt in alle lichaamsdeelen aanwezig te zijn, maar het is buiten twijfel geringer dan bij de slakken; zoo is de verwijdering van den kop van het volwassen dier hier niet mogelijk zonder dat de dood volgt.

Bij de hoogere *Arthropoden* en bij de *Vertebraten* is het regeneratievermogen over het algemeen nog geringer, en schijnt in vele gevallen tot bepaalde punten van die organen, welke in bijzondere mate blootgesteld zijn aan het verloren gaan door uiterlijke invloeden, gelocaliseerd te zijn. Zoo groeien de afgebroken pooten van sprinkhanen, wandelende takken en krabben, op nieuw aan alleen uit de gewrichten, en daarbij niet eens altijd uit alle gewrichten. Met betrekking tot de salamanders zijn overeenkomstige waarnemingen gedaan. Het is daarom niet onwaarschijnlijk, dat sommige regeneratieverschijnselen op adaptatie berusten ¹⁾. Niettemin is het zeker dat in de meeste weefsels zelfs bij de hoogste dieren een zeer aanzienlijk herstellingsvermogen bestaat, zonder dat men daarbij grond heeft om aan bijzondere adaptatie te denken. Dat dit zelfs voor zulk hooggedifferentieerde weefsels als het zenuwweefsel en het beenderweefsel geldt, blijkt uit de beide volgende citaten (die ook nog om een geheel anderen reden merkwaardig zijn, dan door het constateeren van regeneratievermogen). *Claude Bernard* deelt de volgende proefneming mede: «Chez un jeune lapin, on enlève un os tout entier de l'une des pattes, un métatarsien; on l'introduit sous la peau du dos et l'on referme la plaie. L'os déplacé continue à vivre, il poursuit même son évolution, il grossit un peu; l'ossification des portions cartilagineuses se continue; mais bientôt le développement s'arrête; la

1) *Darwin, Variation of Animals and Plants under Domestication, 2nd Ed. Vol. II, pag. 359.*

resorption commence à devenir manifeste et elle n'a d'autre terme que la disparition complète de l'os transplanté. Au contraire, dans l'espace métatarsien qui avait été évidé, un os nouveau se produit et persiste, remplaçant l'os enlevé parce que là se trouve la territoire convenable" ¹⁾). In andere gevallen wordt echter zulk een volledige regeneratie niet waargenomen, maar neemt een nabijgeplaatst been, dat door compensatie van groei grooter wordt, de functie van het weggenomen been over; en evenzoo is het bij vele andere organen.

Ten aanzien van het zenuwstelsel vind ik het volgende bij L. Hermann ²⁾). Na er op te hebben gewezen, dat in het organisme de neiging bestaat om, door het tot stand brengen van nieuwe anatomische verbindingen, nerveuse verlammingen op te heffen, gaat hij voort: »Auf sensiblen Gebiet sind ähnliche Prozesse schon lange an transplantirten Hautlappen bekannt; dieselben zeigen zwar anfangs nur solche Sensibilitätserscheinungen, welche von den in ihnen erhaltenen, nicht mehr ³⁾) mit dem Centrum verbundenen sensiblen Nerven herrühren; das Individuum localisirt daher die Empfindungen bei Reizung des transplantirten Stückes an die Körperstelle von der es entnommen ist. Später aber senden die Nerven der Nachbarschaft Fortsetzungen in das implantirte Stück hinein und die Localisation wird jetzt eine directe". Eerst vergroeien de zenuwen van het overgebrachte stuk dus met de zenuwstompen van de plaats waarheen de overbrenging geschiedt, dan atrophieeren zij, en

1) Leçons sur les phénomènes de la vie, T. I, pag. 361, Paris 1878. Bernard ziet in deze feiten den invloed van de plaats, welke eenig deel aan het geheele organisme inneemt: »Subordination des éléments à l'ensemble". Of zulke verschijnselen geheel zijn te verklaren door de trophische werking van het zenuwstelsel (Sigmund Mayer, Specielle Nervenphysiologie, pag. 203, in Hermann's Handbuch Bd. II, Th. 1, Leipzig 1879) kan ik niet voldoende beoordeelen.

2) Physiologie des Nervensystems, pag. 131, in L. Hermann's Handbuch der Physiologie, Bd. II, Th. 1, Leipzig 1879.

3) In het origineel staat »noch" maar dit moet blijkbaar »nicht mehr" wezen.

worden door nieuwe vervangen, maar deze laatste ontwikkelen zich als zijtakken aan de zenuwstompen ¹⁾).

De krachten die bij de regeneratie werkzaam zijn, zijn onbekend. De algemeene toestand waarin het dier verkeert, is hierbij van grooten invloed, hetgeen o. a. blijkt uit het verschillend resultaat der proefnemingen in verschillende jaargetijden ²⁾. Belangrijk is het feit, dat er overeenkomst is tusschen de normale ontwikkelingsgeschiedenis der organen en de wijze waarop zij na amputatie weder aangroeien. Zoo geeft W. Marshall ³⁾ in zijn interessante beschrijving van de levenswijze van *Hydra viridis* aan de ontwikkelingstoestanden van het dier, dat zich uit een stuk van de maagzak ontwikkelt, zelfs overeenkomstige namen als aan de verschillende embryonale phasen: »Stücke der Wandung des Polypenschlauches von beliebiger Gestalt und Grösze führen Anfangs auch zuckende Bewegungen aus, kontrahiren sich aber bald dergestalt, dass die Entodermflächen an einander zu liegen kommen ⁴⁾), scheinbar ganz mit einander verschmelzen und sich zu einer von dem sich gleichfalls vollkommen vereinigt habenden Ektoderm umschlossene Kugel abrunden. Das Stück stellt einen Pseudembryo dar. Nach einiger Zeit streckt sich derselbe, das Entoderm weicht in der Mitte aus einander und umschlieszt einen centralen Hohlraum: die Pseudoplanula ist fertig, etc.»

J. Carrière heeft dezelfde overtuiging gekregen door zijn

1) Paste men op de zenuw »regeneratie» de botanische terminologie toe, dan zou men van »orgaanvorming» moeten spreken.

2) Carrière, Die Regeneration bei den Pulmonaten, pag. 22.

3) Ueber einige Lebenserscheinungen der Süßwasserpolyphen und über eine neue Form von *Hydra viridis*, Zeitschr. f. Wissensch. Zoölogie. Bd. 37, Heft 4, 1882, pag. 687.

4) Professor Th. Engelmann en andere onderzoekers hebben te vergeefs getracht de omkeeringsproeven met *Hydra*, die Trembley beschrijft, te herhalen: het mislukte steeds het endoderm in een ektoderm te veranderen, de dieren stierven of keerden zich door contractie weer om.

onderzoeking over de regeneratie van het oog van *Helix pomatia* aan den stomp van de afgesneden sprieten. Eerst wordt door een wookering van de wondranden van het ektoderm de geheele wondvlakte afgesloten, later vormt zich daaruit het oog op zoodanige wijze »dass nicht nur in der ersten Bildung, sondern auch in dem weiteren Wachsthum des Auges die vollkommenste Uebereinstimmung zwischen der embryonalen Entwicklung und der Regeneration statt findet" ¹⁾.

Deze regel schijnt echter niet zonder uitzondering te gelden, want de structuur van een opnieuw aangegroeiden hagedissenstaart wijkt in belangrijke punten af van den normalen bouw ²⁾. Zoo ontbreekt daarin een eigenlijk ruggemerg met spinaalzenuwtakken; en de bouw van de nu en dan voorkomende dubbelstaarten is nog veel abnormaler, want daarin ontbreekt zelfs het ruggemergkanaal en is een sterk ontwikkelde chorda dorsalis aanwezig. Maar misschien laten zulke schijnbare afwijkingen van den regel zich als stilstanden van ontwikkeling opvatten.

Een andere algemeene opmerking, die eenig licht over ons onderwerp verspreidt, heeft betrekking op het feit dat 't herstellingsvermogen bij jonge dieren grooter is dan bij de volwassen individuen ³⁾, zoo groeien bijvoorbeeld bij kikvorscharven verloren deelen weder aan, maar niet bij de kikvorschen zelve, en ditzelfde geldt voor vele insectenlarven in vergelijking met den volkomen toestand.

H. Vöchting heeft bij gelegenheid van zijn onderzoekingen over orgaanvorming in het plantenrijk zijn overtuiging uitgesproken, dat de wasdomsas van een orgaan, m. a. w. de richting waarin een orgaan bij zijn ontwikkeling voortgloeit, in-

1) Die Regeneration bei den Pulmonaten, pag. 49.

2) C. K. Hoffmann, Die Reptilien, pag. 473; in H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs, Bd. VI Abth. 3, Heidelberg 1881.

3) Deze en eenige andere mijner opgaven zijn ontleend aan Darwin, Variation of Animals and Plants under Domestication, 2nd Ed, London 1875. Vol. II, pag. 358.

vloed uitoefent op het regeneratievermogen bij dieren en op de orgaanvorming bij planten. Zoo zegt hij bijvoorbeeld met betrekking tot de stukken, die midden uit het lichaam van een Hydra gesneden worden ¹⁾: »Leider hat weder Trembley noch irgend ein anderer der späteren Untersucher darauf geachtet, wie sich hierbei die mittlern Stücke in Bezug auf ihr Vorder- und Hinterende verhalten. Doch ist nicht daran zu zweifeln, dass dieselben so organisirt sind, dass an jenem nur das neue Kopf-, an diesem das Schwanzstück erzeugt wird." Later is door Marshall in zijn bovengenoemde verhandeling het bewijs geleverd, dat Vöchting hierin volkomen juist heeft gezien. Zoo kan zich bijvoorbeeld uit een afgesneden tentakel van Hydra viridis een nieuw individu vormen, steeds zet zich daarbij de wondvlakte vast en de mondopening ontstaat aan den top van den tentakel.

Vöchting denkt, dat de hierbij werkzame krachten afkomstig zijn van het gansche orgaan of van het geheele organisme; dit is de leer van J. Hanstein en, met zekere wijziging ook van H. Spencer. Ik houd het voor waarschijnlijker, dat zij zetelen in de onmiddellijke nabijheid van het aangroeiende deel.

Ten slotte moet ik hier nog vermelden, dat beroemde schrijvers, zooals Spencer, Darwin en Paget, naar het mij toeschijnt met recht, het herstellingsvermogen van planten en dieren vergelijken met de eigenschap van kristallen, om afgebroken hoeken of kanten bij plaatsing in de moederloog door middel van een versnelde afzetting van stof in de richting van het verloren deel, direct te reconstrueeren.

Vraagt men zich af waarop het groote verschil tusschen het herstellingsvermogen van planten en dieren eigenlijk kan berusten, dan schijnt het mij nog niet mogelijk toe, daarop een voldoende antwoord te geven. De eerste indruk, welke een

1) Ueber Organbildung im Pflanzenreich, Thl. I, Bonn 1878, pag. 236.

vergelijking tusschen de beide rijken in dit opzicht teweegbrengt, leidt tot het vermoeden, dat de relatieve hoeveelheid van het in de cellen aanwezige protoplasma, hierbij een belangrijke factor moet zijn. De cellen der vegetatiepunten zijn bijna geheel met protoplasma opgevuld en bezitten een sterk regeneratievermogen; zij komen door deze beide kenmerken met de meeste dierlijke weefsels overeen. Neemt het celsap sterk in volumen toe en daardoor de betrekkelijke hoeveelheid van het protoplasma af, dan wordt ook het herstellingsvermogen kleiner of gaat volledig verloren.

Hoezeer er zeker eenige waarheid in deze opvatting gelegen is, moet men toch niet uit 't oog verliezen dat vele feiten daarmede niet in overeenstemming zijn. Zoo bezitten volstrekt niet alle dierlijke of plantencellen, die veel protoplasma (schijnen te) bevatten, herstellingsvermogen. Daarentegen is bij de indirecte regeneratie of de orgaanvorming in vele gevallen een celweefsel betrokken, dat rijk aan celsap is. Bovendien zagen wij, dat bij *Vaucheria*, waarvan de celdraden een wijde sapholte bezitten, een bijzonder groot herstellingsvermogen bestaat.

Zonder te willen ontkennen, dat voorloopig talrijke uitzonderingen en onverklaarde feiten blijven bestaan, komt het mij toch voor, dat de bovenstaande opmerkingen aanleiding kunnen geven tot het opstellen van de volgende regels: Ten eerste; het regeneratievermogen is des te grooter, naarmate het organisme lager staat in de systematische rangschikking. Ten tweede; het regeneratievermogen is des te grooter, naarmate het organisme en de betrokken weefsels jonger zijn. Ten derde; het regeneratievermogen van dierlijke weefsels is over het algemeen grooter, dan dat van plantenweefsels; dit hangt in sommige gevallen waarschijnlijk nauw samen met het feit, dat in de meeste dierlijke cellen geen celsap voorkomt. Ten vierde; de wijze waarop de regeneratie tot stand komt, stemt in vele gevallen, misschien altijd, overeen met den embryonalen ontwikkelingsgang van het betrokken orgaan. Ten vijfde;

bij de regeneratie zijn richtkrachten werkzaam, die afhankelijk zijn van den aard van de plaats waar de herstelling tot stand komt, en die zich waarschijnlijk laten vergelijken met het vermogen van een kristal om beschadigde hoekpunten of kanten direct te reconstrueeren. Ten zesde; sommige regeneratieverschijnselen schijnen op bijzondere adaptatiën te berusten.

II. REGENERATIE-VERSCIJNSELEN AAN GESPLETEN VEGETATIEPUNTEN VAN STENGELS EN WORTELS.

In den zomer van 1882 bevond zich op de terreinen der Rijkslandbouwschool een aanzienlijke aanplant van eenige verschillende vormen van Mergkool (ondervariëteit van *Brassica oleracea acephala*), gekweekt uit aan de landbouwschool gewonnen zaad, maar oorspronkelijk geleverd door Vilmorin te Parijs onder den naam van „choux moellier blanc". Het beste denkbeeld van deze belangrijke plant ¹⁾ verkrijgt men door zich een middelvorm te denken tusschen een reusachtige boerenkoolplant en een koolraap-boven-den-grond. De stengel is ongeveer 1 M. hoog en vooral in het midden sterk gezwollen, geheel gevuld met een vast suikerrijk merg; hij eindigt in een dichte bladrozet van zeer groote, weinig gekrulde bladen, welke op die van koolrapen gelijken, en is in den herfst over het geheele onderende met groote litteekens van gedurende den zomer afgevallen bladen bezet. Stengels en bladen worden als veevoeder gebruikt. Na overwintering op het veld schiet er uit den eindknop van de bladrozet een fraaie vertakte tros, met groote gele bloemen van de gewone structuur. — Waarschijnlijk ten gevolge van de buitengewone vochtigheid van den zomer van 1882, deden zich, aan vele dezer planten eenige eigenaardige wasdomsverschijnselen voor, welke ik in vroegere

1) Vilmorin-Andrieux, Les plantes potagères, Paris 1883, pag. 136.

jaren ook wel, maar slechts bij uitzondering had opgemerkt. Er was namelijk in het in lengtegroei verkeernde gedeelte van den hoofdstengel een proces van vrijwillige splijting volgens de lengteas der plant tot stand gekomen, dat zich zelfs over het vegetatiepunt had voortgezet en waardoor de bovineinden der planten zich in twee gelijke of bijna gelijke kronen hadden verdeeld. De nadere beschouwing van dit verschijnsel zal het onderwerp van de volgende regels uitmaken, en tevens aanleiding geven tot de mededeeling van eenige waarnemingen over bekervorming, zoowel bij mergkool als bij een plant van een geheel andere natuur, namelijk *Veronica maritima*.

1. *Uiterlijk aanzien der gespleten planten.*
Regeneratievermogen van bladen.

Ik wil beginnen met het uiterlijk voorkomen der gespleten mergkoolplanten kort te beschrijven, maar ik moet opmerken dat ik mij hierbij voorloopig alleen aan de meer algemeen voorkomende gevallen houd, en eerst later de zeldzame, met bekervorming gepaarde afwijking van den gewonen regel zal bespreken.

De gespleten planten onderscheiden zich van de normale, zooals boven reeds werd opgemerkt, in de eerste plaats doordat zij over een grootere of kleinere lengte in tweeën zijn verdeeld en in twee kronen eindigen, die gelijke grootte kunnen bezitten en ten naasten bij in hetzelfde niveau liggen. Bij sommige planten begint de verdeeling reeds dicht bij den grond bij andere eerst veel hooger. Oppervlakkig beschouwd doen zij zich voor als of zij door dichotomie van den eindknop moeten verklaard worden; nader onderzoek leert dat hier van gewone dichotomie geen sprake is, maar dat een zeer eigenaardig proces van verscheuring, van den in groei verkeerenden stengel en van het vegetatiepunt van den eindknop, aan het verschijnsel ten grondslag ligt. Dit blijkt vooreerst uit het feit dat de naar elkander toegekeerde kanten van de beide stengelhelften op de oudere, lagere deelen, met een laag wondkurk bedekt zijn; deze kurkbekleding eindigt op eenigen afstand van den top, waar

de door verscheuring aan de lucht blootgestelde, in snellen groei verkeerende inwendige stengelweefsels, het vermogen bezitten om een geheel normale epidermis voort te brengen. Daar de aan splijting onderhevige koolstengels, gelijk beneden nader zal blijken, vooraf hol worden, is het duidelijk dat de holte van het onderste, niet opengespleten gedeelte (*mh*, *mh* Fig. 1) van boven onmiddellijk met de buitenlucht moet correspondeeren. Het regenwater van een ganschen zomer, dat zich in aanzienlijke hoeveelheid in deze ruimte opzamelt, geeft aanleiding tot afgrijselijke verrotting; snijdt men, zonder iets kwaads te vermoeden, onder in zulke stengels dan vloeit plotseling de vergaarbak leeg over de armen van den onderzoeker.

In de tweede plaats, en niet minder duidelijk, doet zich het verscheuringsproces kennen aan de gedaante van de bladen die aan de beide stengelhelften bevestigd zijn. Daar de aanhechtingsplaatsen der bladen breed zijn, en er gewoonlijk 13 bijna verticale bladrijen langs den normalen stengel worden gevonden, is de kans groot dat een lengtescheuring van den stengel die zich tot over het vegetatiepunt kan uitstrekken, de 'ouderé en jongere bladen op alle mogelijke wijzen beschadigen zal. Dit is dan ook werkelijk het geval en de bladvormen, welke dien ten gevolge ontstaan kunnen, zijn zeer merkwaardig. Weinig boven de plaats, waar de twee helften van den stengel uit elkander wijken, bevinden zich bladen waarvan alleen de bladstelen een eindweegs, bijv. een centimeter of een decimeter ver, van beneden naar boven zijn opengescheurd: zulke bladen (*b*₂ Fig. 1) staan wijdbeens op de twee stengeltakken. De breede naar elkander toegekeerde wondvlakken dezer bladstelen zijn, in tegenstelling van wat men wellicht verwachten zou, met een huidweefsel bekleed, dat nauwelijks verschilt van het normale, de "epidermis" bevat gewone huidmondjes en het hypodermale weefsel is dikwandig. Deze volkomen regeneratie van het huidweefsel uit de centrale weefsels der bladstelen, is eenigermate verklaarbaar uit den basipetalen ontwikkelingsgang der koolbladen.

De hooger geplaatste bladen, welke op jeugdigen leeftijd aan het splijtingsproces ten deel vielen, zijn geheel en al in twee meer of minder gelijke helften verdeeld. De beide helften vulden, na volwassen te zijn geworden, elkander des te meer volkomen tot een geheel aan, dat ongeveer de gedaante bezit van één enkel gewoon blad, naarmate zij ouder waren toen de scheuring plaats vond (b_1 en b'_1 Fig. 1). Werden zij daarentegen verscheurd toen zij nog zeer jong waren, dan dragen zij duidelijk den stempel van een, wel is waar onvolkomen, maar toch onmiskenbaar regeneratievermogen (Fig. 2 en 3), tengevolge waarvan elke helft genaderd is tot de gedaante van het geheele, normale koolblad. Het gedeelte dat door de regeneratie ontstaan is (rg Fig. 2 en 3), ligt steeds in hetzelfde platte vlak met de tegenhelft. Door een nauwkeurig onderzoek van de beschadigde planten leert men met zekerheid, dat de bladen aan welke een eenigermate belangrijke herstelling van de normale gedaante is waar te nemen, verscheurd moeten zijn toen zij nog in den toestand van mikroskopisch kleine celheuvels op het vegetatiepunt zaten.

Wanneer de twee takken waarin de hoofdstengel zich heeft gesplitst, niet juist met de zelfde snelheid zijn doorgegroeid, dan is het niet gemakkelijk de bij elkander behoorende blad-helften op te sporen. Op grond van den vorm kan dit nimmer geschieden, daartoe is het herstellingsvermogen te groot. Beter slaagt men door toepassing van de regels uit de leer der bladstanden; maar ook daarin brengt de veranderde gedaante, die de stengeldeelen na de verscheuring aannamen wijzigingen te weeg die men niet mag verwaarloozen. Aan vele planten welke ik onderzocht, was het mij, ook na langdurige beschouwing, niet mogelijk met volkomen zekerheid te bepalen wat bij elkander behoorde, en ik vond een niet onaanzienlijk getal van bladen, welke ten gevolge van hun regeneratievermogen zoozeer afwijkende vormen hadden aangenomen, dat het mij raadselachtig bleef op welke wijze hun aanleg wel mocht verscheurd zijn. Het is voorzeker niet onbelangrijk zulke diep ingrijpende mor-

phologische veranderingen als gevolg te zien optreden van een mechanische beschadiging, waarvan men zich het algemeene verloop zoo gemakkelijk voor den geest kan stellen.

2. *Regeneratievermogen van de bladen der Cryptogamen.*

Zoo even deelde ik mede dat koolbladen alleen dan in staat zijn een afgesneden stuk weder te doen aangroeien, wanneer zij nog mikroskopisch klein zijn, en dat de herstelling zelfs in dit geval slechts onvolkomen geschiedt.

Op grond van eenige, van tijd tot tijd door mij gedane waarnemingen, ben ik tot het besluit gekomen, dat het regeneratievermogen van de bladen van *Selaginella*, van varens en van bladmossen eveneens gering is. Aangaande varens kan ik alleen de volgende onvolledige waarneming mededeelen. Aan een blad van *Blechnum brasiliense*, dat in vorm op het blad van *Polypodium vulgare* gelijk, was de schijf door een onbekende oorzaak op uiterst jeugdigen leeftijd volgens de middelnerf in tweeën gespleten. Aan het boveneinde hadden zich uit de naar elkander toegekeerde wondvlakken der halve middelnerfen enkelvoudige zijblaadjes ontwikkeld, die echter veel korter waren gebleven dan de normale; aan het beneden-einde van de wondvlakte, in de nabijheid van het punt waar de middelnerf niet was verdeeld, ontsproot; in het vlak van de schijf van het moederblad, een klein enkelvoudig gevind blad, geheel onafhankelijk van adventief knopvorming. Voor zoover men uit deze op zich zelf staande waarneming een besluit mag trekken, schijnt het regeneratievermogen van de bladen van *Blechnum brasiliense* iets grooter dan bij de mergkool.

Aan de uiteinden van de takjes van potexemplaren eener *Selaginella*, welke onder ongunstige voorwaarden groeide, heb ik herhaaldelijk met een fijn schaartje de jongste bladen, voor zoover die over het vegetatiepunt heenreiken, afgeknipt. Daar de bladen in zulke eindknoppen gelijkmatig in grootte

afnemen naarmate zij jonger zijn, treft men daarbij tegelijkertijd ongeveer een 24 tal bladen van verschillenden leeftijd. Onderzoekt men de toppen van de ondereinden der doorgeknipte bladen wanneer zij volwassen zijn geworden, dan bevindt men dat alle meer naar buiten geplaatste bladen, hoezeer zij zich aan een stengeldeel bevinden, dat zich na de beschadiging sterk verlengt, het verlorene volstrekt niet hebben hersteld. Alleen de afgeknipte toppen van de allerjongste blaadjes waren onvolkomen geregenereerd; daarbij was uit de wondvlakte een plaatje van weefsel gegroeid, waardoor bij benadering weder de normale bladvorm was ontstaan, maar noch de eigenaardige prosenchymatische cellen die aan den omtrek van de bladen mijner plant liggen, noch ook de op zaagtanden gelijkende haarcellen van den bladrand, waren in de nieuwvorming zichtbaar. Ik meen hieruit te mogen besluiten, dat het herstellingsvermogen van de bladen van *Selaginella* zeer gering is en zeker niet heel veel grooter dan dat van de koolbladen.

Het is gemakkelijk om den eindknop van bladmossen op dezelfde wijze te verwonden, als zooeven bij *Selaginella* is beschreven. In 1881 en 1882 heb ik dit meermalen gedaan aan plantjes van *Polytrichum formosum*, *Catharinaea undulata* en *Bryum nutans*, welke ik onder glasklokjes in mijn kamer kweekte en die tamelijk goed groeiden. Bij *Polytrichum formosum* worden bij ieder, op de beschreven wijze aangebrachte verwonding, ongeveer 20 blaadjes van verschillenden leeftijd tegelijk doorgeknipt. Het resultaat was ongeveer als bij *Selaginella*, maar het regeneratievermogen der mosbladen was eer kleiner dan grooter dan dat van het laatstgenoemde geslacht. Daarentegen vermeldt Karl Müller dat de bladen van uit Nieuw-Holland toegezonden planten van *Bryum billardieri*, welke door een dier afgeknaagd en doorboord waren, weder gedeeltelijk waren aangegroeid. Hij zegt ¹⁾ van deze bladen sprekende: »Wie sie

¹⁾ Zur Kenntnis der Reorganisation im Pflanzenreiche, Botanische Zeitung 1856, pag. 200.

auch zerrissen sein möchten, immer war bereits wieder eine Ergänzung der Lamina eingetreten, die sich durch eigenthümliche Zellen kenntlich machte. . . . Die merkwürdigste und überraschendste Reorganisation zeigen einige Blätter da, wo ihre Spitze mit der Rippe verloren ging. Dieselbe hat sich bei keinem einzigen Blatte wieder ergänzt. . . . Die Blattspitze selbst ist in dieser Weise in zwei Flügel gespalten, als ob man sie mit der Scheere ausgeschnitten hätte. Man würde in systematischen Sprache ein solcher Blatt ein folium profunde excisum nennen." Verder zegt Müller van deze bladveugels sprekende: »Dagegen haben sie erreicht, dass ihre Ränder normal geglättet sind, nur mit dem Unterschiede, dass sie nicht, wie die Blattspitze gewöhnlich pflegt, einen margo denticulatus bilden." Deze laatste opmerking komt overeen, met wat ik boven van de Selaginellabladeren zeide. Het schijnt dus, dat zelfs mossen van hetzelfde geslacht zich ten opzichte van het regeneratievermogen der bladeren, zeer verschillend kunnen verhouden; en dit herinnert aan een dergelijk verschil tusschen den land- en den watersalamander: de eerste herstelt verloren deelen niet, de laatste met verwonderlijke gemakkelijheid. Ook bij zeer na verwante vormen van Hydra worden belangrijke verschillen in 't herstellingsvermogen waargenomen ¹⁾. Daar het regeneratievermogen bij hoogere dieren meestal betrekking heeft op organen die licht verloren gaan, en veelal niet in alle punten van zulke organen zetelt, maar tot de gewrichten of andere bepaalde plaatsen gelocaliseerd is, schijnt Darwin, zooals wij reeds boven zagen, niet ongenegen te zijn daarin een adaptatieverschijnsel te zien ²⁾, en misschien moet men hem in deze beschouwing, ten aanzien van de bladeren van *Bryum billardieri*, volgen. Als dit juist is, dan zou het vermoeden gewettigd zijn, dat de laatstgenoemde plant meer van dieren heeft

1) W. Marshall, Ueber einige Lebenserscheinungen der Süsswasserpolyphen, Zeitschr. f. Wiss. Zoöl. Bd. 37, Heft 4, 1882, pag. 684.

2) Variation of Animals and Plants under Domestication, 2nd Ed. T. II 1875, pag. 359.

te lijden, dan de bovenvermelde inlandsche mossoorten; zeker is het, dat de Europeesche mossen slechts aan een betrekkelijk gering aantal insektensoorten tot voedsel dienen. Hoe dit nu echter ook wezen moge, zeer zeker berust het regeneratievermogen van den mikroskopischen aanleg der koolbladen en van verwonde vegetatiepunten in het algemeen, in geenen deele op adaptatie, hetgeen wel geen verder betoog zal behoeven.

Hoezeer niet tot ons eigenlijk onderwerp behorende, mogen hier nog enkele opmerkingen over het loof van lagere planten plaats vinden.

Minder gemakkelijk dan bij bladmossen, laten zich de gevolgen van verwonding waarnemen aan het loof der levermossen. Kleine stukjes, welke ik uit den inham aan den top van thalluslappen van *Marchantia*, *Pellia* en *Fegatella* knipte, heb ik echter niet weder zien aangroeien, maar na eenigen tijd op aanmerkelijken afstand van het vegetatiepunt als wonden in den rand van het loof teruggevonden. Ook hier schijnt dus het herstellingsvermogen gering te zijn.

Naar ik vermoed is bij de veeljarige *Hymenomyces* en met rand en diktegroei, het regeneratievermogen gering en geheel beperkt tot den uitersten rand en de aangroeiende oppervlakte. Daarentegen schijnt uit de meer naar binnen gelegen mycelien van zulke planten, bij verwonding somtijds weer een nieuwe geheele paddestoel te kunnen ontstaan; maar het is juist om in zulke gevallen van orgaanvorming en niet van regeneratie te spreken, hoezeer deze beide begrippen niet scherp gescheiden zijn.

3. *Weefselspanning als oorzaak van het splitsen der koolstengels.*

De eerste indruk, dien de gespleten koolstengels op mij maakten, lokte een echt vitalistische verklaring uit, die ik hier met een enkel woord wil aanstippen, om daartegenover een andere, meer mechanische verklaringswijze te stellen, waaraan ik op

dit oogenblik de voorkeur geef. De eerstbedoelde opvatting is als volgt.

Een voortgroeiend vegetatiepunt van een stengel laat zich in vele opzichten met één en kelen protoplast vergelijken bijvoorbeeld met een *plasmodium* van een *Myxomycet*. Dat de celwanden in een gewoon vegetatiepunt slechts een ondergeschikte rol spelen, kan na de uitweidingen van Sachs wel niet meer betwijfeld worden en eenige van Darwin's verwonderlijke ontdekkingen ¹⁾ hebben het bewijs geleverd, dat de protoplasten van aangrenzende cellen op een tot nu toe onverklaarde wijze op elkander kunnen inwerken. Sommige schrijvers hebben zelfs, — naar ik geloof geheel ten onrechte, — aangenomen, en door mikroskopisch onderzoek trachten te bewijzen, dat het protoplasma van aangrenzende cellen in de vegetatiepunten zoowel als in andere organen onafgebroken materieel is verbonden door middel van fijne armpjes, die dwars door de celwanden zouden heengaan, op overeenkomstige wijze als E. Tangl ²⁾ dit voor het endosperm van sommige zaden ³⁾, C. Heitzmann ³⁾ voor de beenlichaampjes, L. Elsberg ⁴⁾ voor de kraakbeencellen van het dierlijk lichaam hebben aangetoond. Wat men nu echter van dit zeer onwaarschijnlijke materieele verband tusschen de protoplasten der vegetatiepunten denken moge, zoo geloof ik toch niet

1) *Insectivorous Plants*, London 1875, pag. 234, 244 etc., *The Power of Movement in Plants*, London 1880, pag. 129, 185, 468, 523, 540 etc.

2) Ueber offene Communicationen zwischen den Zellen des Endosperms einiger Samen, Pringheim's Jahrbücher, Bd. XII, 1879—81 pag. 170. Op pag. 188 zegt Tangl: Ueberblicken wir die gewonnenen Resultate..., so wird durch dieselben die Thatsache festgestellt, dass die verdickten Membranen des Endosperms einiger Samen von einem System von Verbindungsgängen durchzogen werden, durch welche eine offene Communication zwischen benachbarten Zellelementen und ein continuirlicher Zusammenhang ihrer Protoplasmakörper hergestellt ist."

3) Das Verhältniss zwischen Protoplasma und Grundsubstanz im Thierkörper, Sitz. ber. der Akad. d. Wiss zu Wien, 23 Mai 1873, Sep. pag. 20.

4) The structure of hyaline cartilage, *Archives of Laryngology*, Vol. II No. 4, Oct. 1881, Sep. pag. 13.

dat er bezwaar kan gemaakt worden tegen de volgende uitspraak van W. Hofmeister, waarin men de kiem terugvindt van het later door Sachs uitgewerkte denkbeeld der „nicht cellulare Pflanzen”. Hofmeister zegt namelijk: „Die Ortsveränderung der Vegetationspunkte, die Wanderung des in den Zellen des Meristems eingeschlossenen Protoplasma hält in ähnlicher Weise bestimmte Richtungen ein, wie die Gestaltänderung beweglicher Plasmodien, wie das Wachsthum von Vaucherien” ¹⁾.

Ik ging nu, bij mijn oorspronkelijke verklaring van de splitsing der vegetatiepunten bij mergkool, een stap verder: ik dacht mij den protoplast van het gansche vegetatiepunt voorzien van contractiliteit, en ik stelde mij voor, dat een overmatige groei aanleiding zou kunnen geven tot zulk een sterke contractie, dat een begin van fissie daarvan het gevolg was, in een woord ik dacht mij het proces geheel gelijksoortig met de vrijwillige tweedeling van lagere veelcellige dieren, bijvoorbeeld van *Hydra viridis*, zoo als die onlangs weder door W. Marshall ²⁾ is beschreven. Of er werkelijk genoegzaam grond is om deze verklaringswijze aan te nemen kan ik niet met zekerheid beslissen, vooreerst omdat het mij tot nu toe niet gelukte het allereerste begin van 't splitsingproces waar te nemen, in de tweede plaats omdat de splitsing meestal op zeer onregelmatige wijze, in twee geheel ongelijke stukken tot stand komt, en eindelijk omdat de weefselspanningen, welke beneden het vegetatiepunt feitelijk bestaan, mij voldoende toeschijnen om alle door mij waargenomen fasen van het verscheuringsproces op te helderen. Tot het bespreken van den invloed dier spanningen ga ik nu over.

Onder de gewone omstandigheden nemen de stengels van mergkool maanden achtereen gelijkmatig in dikte toe, en de groei van het merg volgt daarbij de radiale uitzetting van den

1) Die Lehre von der Pflanzenzelle, Leipzig 1867, pag. 128, in W. Hofmeisters Handbuch der physiologischen Botanik, Bd. I. Abt. 1.

2) Zeitschr. für wissensch. Zoöl. Bd. 37, Heft 4, 1892, pag. 688.

stengel zóó volkomen, dat er geen mergholte ontstaat. Neemt echter de omvang zeer snel in afmeting toe, hetgeen vooral door groote vochtigheid van den grond schijnt bevorderd te worden, dan kan het zich voordoen dat de groei van het merg niet langer gelijken tred houdt met dien van den stengel; en daarvan is een inwendige weefselverscheuring het onvermijdelijk gevolg. In den zomer van 1882 was dit laatste op zoo groote schaal het geval geweest, dat verreweg het meerendeel der planten, welke ik in den herfst onderzocht, ook bij geheel normaal uiterlijk aanzien, min of meer hol bleken te zijn.

Aan een niet onaanzienlijk aantal exemplaren dezer holle planten had de storing van het evenwicht tusschen de weefselspanningen, die in verschillende richtingen werken, nog bovendien aanleiding gegeven tot het ontstaan van open spleten in den streek van den lengtegroei, die wijd genoeg waren om door het midden van den stengel (*sp.* Fig. 1) te kunnen heenzien. Deze spleten zijn het, welke zich tot over de vegetatiepunten der eindknoppen van de hoofdstengels uitbreiden, en aanleiding geven tot splijting en daardoor tot het ontstaan van de in tweeën verdeelde planten. Aan sommige koolplanten waar het proces der splijting pas was begonnen, bevonden zich op 2 tot 10 c.M. beneden het vegetatiepunt twee overlansche spleten boven elkander. Naar het mij voorkomt, zijn bij het ontstaan dezer spleten verschillende krachten werkzaam.

Twee loodrecht op elkander gerichte spanningen heerschen in den groeienden mergkoolstengel. Vooreerst een spanning in radialen zin, welke voortvloeit uit het niet gelijken tred houden tusschen tangentialen en radialen groei; deze spanning tracht den inhoud van de doorsnede te verkleinen ten opzichte van den omtrek, en dus een oirkelvormige gedaante van de stengeldoorsnede in een elliptische te veranderen, volgens het principe, dat de omtrek van den cirkel in verhouding tot den inhoud een minimum is. Het feitelijke bestaan dezer spanning volgt o. a. uit de halvemaaanvormige gedaante, die de, aanvan-

kelijk half cirkelvormige doorsnede van de gespleten koolstengels, later aanneemt¹⁾). De tweede spanning is het gevolg van de neiging van het merg om zich volgens de lengteas van den stengel meer te verlengen, dan de peripherische stengelweefsels. Beschouwen wij in de eerste plaats de dwarsspanning. Indien de tangentielle groei der stengels zoo groot wordt, dat er een mergholte ontstaat, dan moet blijkbaar de zeer aanzienlijke weerstand, welke de vaste mergmassa in radiale richting tegen verscheuring biedt, worden overwonnen, en dit geeft aanleiding tot het werkzaam worden van krachten die alle punten van het oppervlak van den stengel naar het middelpunt toetrekken. Zoodra deze krachten niet volkomen gelijk zijn naar alle richtingen, die van het middelpunt uitstralen, zal, zooals boven is opgemerkt, de cirkelvormige gedaante van de stengeldoorsnede bij het toenemen in dikte, in het algemeen in een elliptische figuur moeten veranderen, zoodat de geheele stengel daardoor aan twee zijden wordt afgeplat. Bij verderen diktegroei bestaat de kans, dat de korte as van de ellips minder in lengte blijft toenemen, dan de lange as, en daardoor zullen groefvormige inkenkingen op de afgeplatte kanten van den stengel moeten ontstaan, die ongeveer evenwijdig loopen met de stengelas, en juist aan elkander tegenovergesteld zijn. Dit geschiedt ook werkelijk, en volgens deze beide groeven springen de stengels open bij de splijting, maar het is duidelijk dat daartoe een aanzienlijke kracht gevorderd wordt, die de twee stengelhelften uiteen tracht te drijven. De oorsprong van deze kracht moet voorzeker in de eerste plaats aan den tot hiertoe beschouwden onevenredig snellen tangentialgroei worden toegeschreven, maar kan gedeeltelijk ook gezocht worden in het bestaan der tweede spanning, waarvan

1) Men kan hierbij vergelijken: Sachs, Experimentalphysiologie, 1865, Fig. 48, maar de beschouwingen, die hij daaraan vastknoopt, zijn onhoudbaar.

boven werd gewag gemaakt, namelijk in de lengtespanning van het merg waardoor de stengel wordt uitgerekt.

Groeit de stengel langzamer in de lengte dan met de grootste dezer longitudinale mergspanning overeenkomt, dan wordt het merg passief samengeperst, waardoor een krachtige radiale spanning werkzaam wordt, welke den stengel uiteendrijft en doet openbarsten. Het is duidelijk dat deze werking tevens zal kunnen bijdragen tot het vergrooten der mergholte. Dat deze lengtespanning in het merg werkelijk bestaat, blijkt o. a. daaruit, dat de twee stengelhalften van opengespleten stengels sterk divergeeren en zelfs met elkander een hoek van 30° tot 45° kunnen maken. Tevens wordt het daardoor duidelijk, waarom bij het opensplijten van den stengeltop, het gedeelte, dat tusschen de twee vroeger genoemde boven elkander geplaatste scheuren gelegen is, meestal ook opensplijft.

4. *Ontstaan van een gesloten Cambiumring rondom de door verscheuring gevormde mergholte. Centrale wortels.*

Hoezeer met mijn eigenlijk onderwerp slechts indirect samenhangende, moet ik hier ter plaatse de anatomische veranderingen, welke zich rondom en tegen den wand van de door weefselverscheuring in mergkoolstengels gevormde holte voordoen, aan een korte bespreking onderwerpen.

Kny¹⁾ heeft aangetoond, dat zich in het merg van jonge stengelinternodiën na verwonding, secundaire vaatbundels kunnen vormen. Hij bracht in jonge spruiten van een aantal verschillende Dicotylen, zooals *Aristolochia siphon*, *Lonicera caprifolium*, *Sambucus nigra*, *Solanum tuberosum*, *Sedum fabaria*, etc., dicht onder den stengeltop, met een mes, lengtespleten aan, zonder het vegetatiepunt te beschadigen; de lengtegroei werd daardoor

1) Ueber künstliche Verdoppelung des Leitbündelkreises im Stamme der Dicotyledonen, *Botanische Zeitung* 1877, pag. 519 en 533.

geenszins gestoord. Nadat zich uit de wondvlakten een calluslaag ontwikkeld had, ontstond op een diepte van verscheidene cellagen van de oppervlakte van dit callus verwijderd, een cambiumzone: »Es constituirte sich hier ein Cambium, das sich beiderseits dem Cambium der normalen Leitbündel des Internodiums anfügte und von nun ab gleich diesem, Xylem-elemente nach innen, Phloemelemente nach aussen absonderte." Kny wijst er op, dat deze cambiumvorming zich het best laat vergelijken met het ontstaan van den cambiummantel in het callus of den zoom, bij overwalling van wonden. Zoo vormt zich niet alleen aan stekken van houtige ¹⁾, maar zelfs aan die van kruidachtige planten ²⁾, zooals *Coleus*, *Achyranthes*, *Ageratum*, een cambiummantel en later een houtplaat, diep onder de callusoppervlakte.

Rondom de centrale mergholte, in de dikke mergkoolstengels, onverschillig of deze van boven gespleten zijn of niet, doet zich een geheel overeenkomstig verschijnsel voor, als het door Kny beschrevene; ook hier differentieert zich een secundaire cambiumzone, door deeling van mergcellen, die naar buiten xyleem (*ix* Fig. 1), en naar binnen, dat is dus aan de naar de inwendige holte toegekeerde zijde, phloëelementen afzondert; dientengevolge treft men dus op de stengeldoorsnede twee naar elkander toegekeerde door mergparenchym gescheiden xyleemmantels (*ex* en *ix*), en eveneens twee van elkander afgekeerde phloëemlagen (*ep* en *ip*) aan. Een aansluiting tusschen deze secundaire en de primaire cambiumzone bestaat voor zoover mij bekend is, niet; hun onderlinge verhouding in de onmiddellijke nabijheid van het vegetatiepunt, heb ik echter niet vastgesteld. Daar alle mergkoolstengels, die een eenigszins aanzienlijke dikte bereiken, hol worden, en de vorming der secundaire cambiumzone steeds het gevolg is

¹⁾ R. Stoll, Botan. Zeitung 1874, pag. 787.

²⁾ E. Prillieux, Sur les formations ligneuses dans la moelle des boutures, Comptes rendus 1882, pag. 1480.

van dit hol worden, moet het thans beschouwde verschijnsel algemeen worden genoemd.

Een ander punt waarop ik de aandacht vestigen wil, is de vorming van wortels uit den wand van de mergholte. Boven heb ik reeds medegedeeld, dat in de gespleten koolstengels een open verbinding bestaat (*mh*, *mh* Fig. 1) tusschen de mergholte en de buitenlucht, zoodat het regenwater in groote hoeveelheid wordt opgevangen, fraai vertakte wortels (*nw* Fig. 1) van verscheidene decimeters lengte, hangen in dit water naar beneden. Maar ook de niet gespleten holle stengels, waarin zich dus ook geen water verzameld heeft, zijn onderhevig aan inwendige wortelvorming. Deze wortels ontstaan niet zelden in rijen zóó dicht naast elkander, dat zij reeds bij hun eerste vorming met elkander in contact komen, samensmelten en tot zeer eigenaardige wortelfasciaties (*wf* Fig. 1) uitgroeien. Zij gelijken in dezen toestand zoo volkomen op smalle, geëtiolerde blaadjes, dat ik ze langen tijd voor deelen van knoppen meende te moeten houden. Mikroskopisch onderzoek leerde mij evenwel, dat zich daarbinnen in, één enkele zeer breede, lintvormige vaatbundel bevond, met zeer verbreedene, eveneens lintvormigen houtbundel door zeefbundels en pecicambium ingesloten; de vingervormige uiteinden der fasciatie waren bovendien met wortelkapjes overdekt.

Onderzoekt men de plaats van aanhechting dezer wortels mikroskopisch, dan vindt men, gelijk te verwachten was, dat zij in samenhang zijn met den phloëmlaag (*ip* Fig. 1), maar het is niet gemakkelijk om hun endogenen oorsprong vast te stellen, daar de genoemde phloëmlaag niet diep ligt, en langzamerhand, zonder scherpe scheiding, in het eigenlijk callus overgaat. Het gemakkelijkst laat zich de ontwikkelingsgeschiedenis dezer wortels opsporen in de gespleten stengels, waarin water staat, omdat daarin de calluslaag betrekkelijk dik is, en de wortels op grootere diepte ontstaan.

Ten slotte moge hier nog de volgende curieuse waarneming plaats vinden.

Ongeveer op het midden van den afstand, tusschen het inwendige phloëem (ip Fig. 1) en de mergholte, vond ik bij het onderzoek van holle stengels, waarin vroeger water had gestaan, maar waaruit dit water later verdwenen was, een groot aantal zwarte punten, die gezamenlijk in een kromme lijn waren gelegen, ongeveer parallel aan de secundaire cambiumzone. Elk dezer punten lag in het centrum van een bundel van procambiumvormige cellen, daarbuiten bevond zich natuurlijk het wijdcellig callusparenchym. De oorsprong dezer punten is de volgende: Tengevolge van de rottingsverschijnselen in de met water aangevulde koolstengels, vormt zich een zwarte korst van dood celweefsel tegen den wand van de mergholte. Vloeit nu door de een of andere oorzaak het water weg, dan begint de callusvorming, maar dit geschiedt langzaam, daar de genoemde korst de zuurstof-toetreding tot het levend weefsel belemmert. Niettemin scheurt de korst ten laatste op regelmatigte afstanden open, uit de spleten, die daardoor ontstaan, woekert nu het callus snel naar buiten in de mergholte, maar onder de stukjes van de korst blijft de groei zeer langzaam en strekken zich de cellen slechts weinig. Het eindgevolg van dit proces, laat zich licht voorzien: de randen van de callusstreepen, welke door de korst zijn heengebroken, overwallen da daar tusschen overgebleven deelen van deze, komen ten laatste met elkander twee aan twee in contact en vergroeien, zoodoende vormt zich een doorlopende weefsellaag over een aantal zwarte punten heen, die niets anders zijn dan de deelen van de eenmaal de mergholte bekleedende korst.

5. *Wat er van de twee stukken van het gespleten vegetatiepunt wordt.*

Gelijk wij boven zagen breidt zich de spleet, tengevolge van weefselspanning in het snel aangroeiend deel van den stengel gevormd, langzamerhand naar boven toe uit; ten laatste wordt daarbij het vegetatiepunt bereikt en in twee stukken verdeeld.

Dat deze stukken in het algemeen zeer ongelijk zullen uitvallen is duidelijk: het is mogelijk, dat het deelvlak nauwkeurig met de as van het vegetatiepunt samenvalt, maar de kans is grooter dat dit niet het geval is en de twee deelstukken van elkander zullen verschillen.

Splijting van het vegetatiepunt in twee gelijke helften. Na lang zoeken gelukte het mij enkele gevallen te vinden, die buiten allen twijfel door symmetrieke deeling van het vegetatiepunt waren ontstaan, de beide helften hadden zich volkomen geregenereerd en normale stengels met bladen voortgebracht, die wel wat zwakker, maar overigens volkomen gelijk aan een normalen hoofdstengel waren. Het is niet gemakkelijk om zulke gevallen met zekerheid te onderscheiden van de sympodiën die bij niet symmetrieke splijting door vertakking uit de hoogste bladoksels van het zwakkere deel ontstaan: langen tijd geloofde ik dat een der twee takken van de in tweeën verdeelde stengels steeds zulk een sympodium was, maar ten slotte gelukte het mij door een opmerkelijke beschouwing van den bladstand boven het ontmoetingspunt der twee takken, allen twijfel aangaande de juistheid van het genoemde feit weg te nemen.

Dat ook de vegetatiepunten van boomknoppen zich onder zekere omstandigheden op overeenkomstige wijze kunnen gedragen, was reeds in het begin dezer eeuw, in 1805, proefondervindelijk aangetoond, namelijk bij de pogingen die men aanwendde om de twee helften van tot verschillende boomsoorten behorende, overlans doormidden gesneden knoppen, met elkander te doen vergroeien. In de 4^e verhandeling van Thouin ¹⁾ vindt men dienaangaande het volgende onder het opschrift »Greffes du Muséum" medegedeeld: »Couper les gemma terminaux de deux jeunes arbres en deux parties égales; rapprocher exactement les plaies, de manière que les deux demi-gemma n'en forment qu'un, appartenant à deux arbres.

1) A. Thouin, Monographie des greffes, in-4°, Paris 1821, pag. 22.

En faisant cette greffe, on voulait savoir si les deux demi-gemma se réuniraient et ne donneraient naissance qu'à un seul bourgeon: ils se sont très bien soudés; mais toujours chacun d'eux a produit une tige." ¹⁾ De figuur, welke Thouin daarbij geeft, laat geen onzekerheid over ten aanzien van de meening dezer, trouwens reeds op zich zelf duidelijke, bewoordingen, maar men verkrijgt daarbij niet de volle overtuiging, dat juist de helft, en niet iets meer dan de helft van den knop, bij de proeven van Thouin en bij die van zijn voorgangers heeft dienst gedaan. Naar hetgeen ik echter aan mijn koolplanten gezien heb ben ik overtuigd, dat de voorstelling, welke Thouin zich van het resultaat zijner proef blijkbaar maakt heeft, in zoover juist is, dat werkelijk een half vegetatiepunt een geheelen tak kan voortbrengen.

Symmetrische splijting van het vegetatiepunt van wortels. Dwars afgesneden vegetatiepunten van wortels en stengels. In den laatsten tijd heb ik eenige waarnemingen met betrekking tot het herstellingsvermogen van de wortelspitsen van *Phaseolus multiflorus* gedaan. De kiemwortels van ontkiemde boonen werden met een scheermes tot op verschillende diepte gespleten. De aldus behandelde kiemplanten werden met spelden aan kurken gestoken, die tegen den wand van groote gewone glascylinders gelakt waren; de lucht in deze cylindrs werd vochtig gehouden door daarin wat water te gieten. Na weinig dagen, en zonder verdere voorzorgen begon de regeneratie. De twee helften der juist volgens het midden doorgesneden worteltoppen, zijn tot twee normale wortels uitgegroeid, wier centrale vaatbundels even als die van het niet gespleten deel van den wortel, door een mantel van normaal schorsparenchym was ingesloten. Gedurende de regeneratie kwamen de twee helften eerst naar elkander toe tengevolge van een sterkeren lengte-

¹⁾ Dat de twee ongelijksoortige helften ook zeer goed na met elkander vergroeid te zijn, zich gezamenlijk tot één enkelen tak kunnen ontwikkelen, is door Meehan voor ahornknoppen, door Saint Simon en Darwin voor hyacinthenbollen bewezen.

groei nabij de onbeschadigde oppervlakte dan nabij de wondvlakte. Later groeiden de toppen zelfs verticaal naar boven en het duurde lang eer de twee nieuwgevormde vegetatiepunten de normale gevoeligheid voor de zwaartekracht hadden verkregen. Mikroskopische onderzoeking leerde, — dat de regeneratie in de onmiddellijke nabijheid van het vegetatiepunt uit alle weefsels had plaats gevonden, — op geringen afstand van daar, n. l. aan de andere zijde van den streek van den snelsten lengtegroei, uit den procambiumcylinder alléén, — nog verder van het vegetatiepunt verwijderd, was nog slechts callusvorming te constateeren.

Ook Prantl en Sachs hebben gespleten worteltoppen tot twee wortels zien uitgroeien. Prantl ¹⁾ beschrijft nauwkeurig op welke wijze de verschillende verwonde weefsels van gespleten wortelspitsen van *Zea mays* zich bij de regeneratie gedragen. Hij heeft bovendien vastgesteld, dat geheel verwijderde vegetatiepunten dezer plant weder kunnen aangroeien: heeft het afsnijden plaats gehad tusschen den streek van snelsten lengtegroei en 't wortelkapje, dan zijn bij deze regeneratie alle beschadigde weefsels betrokken, is de dwarssnede wel door den groeienden top gebracht maar achter de plaats waar die groei het snelst is, dan geschiedt de regeneratie uitsluitend uit het jeugdige weefsel van den centralen vaatbundel (procambiale regeneratie). Is de geheele voortgroeierende worteltop afgesneden, dan heeft er nog wel callusvorming maar geen regeneratie van het vegetatiepunt meer plaats, — zij wortels die dan in de nabijheid van de wondvlakte uit het pericambium ontstaan, vervangen de wortelspits. Dit stemt blijkbaar geheel overeen met wat ik zooeven mededeelde aangaande de regeneratie van de wortels van *Phaseolus multiflorus*.

Wat de gevolgen zijn van het dwars afsnijden van stengelvegetatiepunten is, in het algemeen nog niet bekend, vooral de

1) Untersuchungen über die Regeneration des Vegetationspunktes an Angiospermenwurzeln, Arbeiten des Bot. Instituts zu Würzburg, Bd. I 1874, pag. 556.

stammen van sommige varens zooals *Polypodium vulgare*, *Pteris aquilina* en dergelijken, die zich voor deze soort van proefneming goed verleenen, omdat hun stengeltoppen niet in een bladknop besloten liggen, verdienen uit dit oogpunt onderzocht te worden. Sachs ¹⁾ heeft éénmaal een jong-bloemhoofdje van *Helianthus annuus* gevonden, waarvan de uiterste top beschadigd was, en op had gehouden te groeien; een weinig beneden dien top had zich een ringvormige meristeemgordel gedifferentieerd, waaruit zoowel onder als boven nieuwe schutbladen en bloemknoppen werden aangelegd. Daar de schutbladen, welke zich uit den boven of binnenrand van dit secundaire meristeem vormden, hun rugkant naar het centrum van het hoofdje keerden doet het geheel, dat daardoor ontstond, denken aan de dubbel-exemplaren van *Agaricus*, die uit twee individuen bestaan, waarvan het onderste normaal is maar op zijn hoed een tweede *Agaricus* draagt, die met zijn steel naar boven en den hoed naar beneden is gekeerd.

Op grond der gevonden resultaten aangaande het hersteltingsvermogen van vegetatiepunten van stengels en wortels laat zich verwachten dat overlangs middendoor gesheden embryonen van *Phanerogamen* tot geheele planten zullen kunnen uitgroeien, daar zij grootendeels uit meristematisch weefsel bestaan. Reeds lang geleden hebben proefnemingen geleerd, dat dit ook werkelijk het geval is. In den laatsten tijd heeft T. Bloëzsky zich daarmede opnieuw bezig gehouden bij gelegenheid zijner onderzoeking over de functie van de reservestoffen van zaden. Hij sneed zaden doormidden en vond dat de twee helften ieder een nieuwe plant kunnen voortbrengen. Hij zegt dienaangaande het volgende: ²⁾ „Die im Garten eingepflanzten Hälften von Embryonen des Roggens mit dem Endosperm; sowie der Erbse und der Lupine mit einem Kotyledo

¹⁾ Lehrbuch der Botanik, 4te Aufl. 1874, pag. 174.

²⁾ Untersuchungen über die Keimung bedecktsamiger Pflanzen, Landwirtschaftliche Jahrbücher, 1876, pag. 148 en pag. 160.

ergaben Pflanzen welche sich von den aus normalen Samen erzogenen nur wenig unterscheiden....” En verder bij het samenstellen zijner resultaten: »Die Hälften des der Länge nach durchschnittenen Samens bildet eine, wenn auch schwache doch normal sich entwickelende Pflanze”. G. Haberlandt ¹⁾ maakt gewag van de ontwikkeling van twee krachtige maisplanten uit een enkele doorgesneden korrel, en van een overeenkomstig feit met betrekking tot *Phaseolus* en tarwekorrels.

Splijting van het vegetatiepunt in twee ongelijke deelen.

Een verdeeling van het vegetatiepunt in twee niet aan elkan- der gelijke helften is bij de door mij waargenomen koolsten- gels het gewone geval. Het is duidelijk dat de verschillende organen die uit het oppervlak van het vegetatiepunt ontsprin- gen, hierbij op uiterst verschillende wijzen kunnen worden getroffen. De beide deelen van het eigenlijke vegetatiepunt kunnen meer of minder onregelmatig van vorm zijn, de jongste bladen kunnen op alle mogelijke wijzen worden verscheurd, zij kunnen zelfs worden gespouwen, dat is door een vlak evenwijdig met den onder- en bovenkant in twee, met het oorspronkelijke gelijkvormige deelen worden verdeeld, — zij- knoppen, en de eerste aanleg der bladen die zich daaraan be- vinden, staan aan splijting in de meest verschillende rich- tingen bloot. Aan de verder ontwikkelde planten kan men, omtrent de wijze waarop de verdeeling oorspronkelijk tot stand kwam, in bijzonderheden niet tot zekerheid komen; diensenge- volge bleef de wijze van het ontstaan van de zeer vreemd gevormde bladen, die ik nu en dan aan deze planten vond voor mij meestal onopgehelderd. Zoo heb ik onder de genoemde omstandigheden bladen aangetroffen, welke in hun vorm zoo volkomen verschillend waren van de gewone koolbladen, dat men zonder hun oorsprong te kennen aan een geheel ander plantengeslacht zou gedacht hebben; sommige van zulke bladen waren vertakt maar hadden daarbij het platte vlak verlaten;

1) Die Schutzeinrichtungen der Keimpflanze, Wien 1877, pag. 79.

aan andere was het niet mogelijk een verschil tusschen onder en bovenkant waar te nemen!

Het eigenlijke stengeldeel van het vegetatiepunt, dat bij het thans beschouwde verscheuringsproces in twee zeer ongelijke deelen uiteenvalt, verhoudt zich op de volgende wijze: De grootere helft groeit uit tot een normalen stengel, de kleinere daarentegen wordt of bij den verderen groei geheel onwaarneembaar, zoodat een blad aan het uiteinde van het betrokken stengeldeel schijnt te staan, of ook er vormt zich daaruit een draadvormig orgaan (*fi* Fig. 1), dat den top van den stengeltak afsluit. Boven werd reeds de opmerking gemaakt, dat hierbij niet zelden een okselknop, welke in den oksel van een der hoogste bladen geplaatst is, uitgroeit, den eigenlijken stengeltop op zijde dringt en zodoende aanleiding geeft tot het ontstaan van een sympodium; *k*² Fig. 1 zou bij verdere ontwikkeling waarschijnlijk tot de vorming van zulk een sympodium hebben bijgedragen. Het mikroskopisch onderzoek leert, dat het bovendeel van het draadvormig orgaan (*fi* Fig. 1) geheel uit cellen bestaat en geen vaatbundels bevat, maar dat het dikkere benedengedeelte een rondom gesloten procambiumring voert, waarbinnen zich het merg bevindt, nog lager differentieeren zich in dit procambium vaatbundels. Hierdoor is dus de stengelnatuur van het beschouwde orgaan vastgesteld.

III. BEKERVORMING.

1. *Bekervorming bij mergkool.*

Tot driemaal toe hebben de mergkoolplanten der Landbouwschool, alleen in den zomer van 1882, aanleiding gegeven tot bekervorming (*as* Fig. 1). Twee dezer gevallen hadden met zekerheid betrekking op gespleten planten, en vermoedelijk was ook de derde beker aan zulk een beschadigde plant ontstaan, maar ik

was niet in de gelegenheid de daarbij behorende plant te onderzoeken. Bedenkt men hoe uiterst zeldzaam het verschijnsel der bekervorming over het algemeen is, en verder, dat de gespleten planten wel volstrekt niet zeldzaam zijn te noemen, maar toch altijd in zeer beperkt aantal voorkomen, dan schijnt het onvermijdelijk samenhang te zoeken tusschen de splijting en de oorzaak van het ontstaan dezer bekervormingen. Hierbij moet echter niet uit het oog worden verloren, dat de cultuurvariëteiten van *Brassica oleracea*, ook zonder dat er van stengelsplijting sprake is, meer neiging tot bekervorming aan den dag leggen dan andere planten ¹⁾, en dat bekervorming in het algemeen slechts een bijzonder geval is van locale variatie zonder standvastigheid.

De beide gespleten bekerdragende planten, welke ik gelegenheid had te onderzoeken, stemden in bouw en uiterlijk aanzien geheel met de boven beschreven normale gevallen overeen, alleen met dit verschil, dat slechts de eene tak door regeneratie van het vegetatiepunt tot een normalen stengel was uitgegroeid, terwijl de tegenhelft in den beker eindigde.

Hoe moet men zich het ontstaan dezer bekervormingen verklaren?

Met zekerheid laat zich deze vraag nog niet beantwoorden omdat het aantal waarnemingen dienaangaande te gering is, maar indien men moet aannemen — en dit schijnt onvermijdelijk — dat de verscheuring van het vegetatiepunt de bekervorming in deze gevallen heeft veroorzaakt, dan komt het mij voor, dat daardoor eenig licht over dit proces opgaat. Maar ik wil enkele opmerkingen over de bekervorming in het algemeen laten voorafgaan. In de plantenteratologie vindt men verschillende soorten van bekervormingen beschreven: C. Morren neemt aan, dat bekervormingen steeds door samengroeijing (*soudure*) ontstaan, en hij onderscheidde reeds in 1838 éénbladige en veelbladige bekervormingen. ²⁾

1) Men leze bijv. de opmerkingen van Schauer in Moquin Tandon's *Pflanzenteratologie*, Berlin 1842 pag. 158.

2) Clusia, *Recueil d'observations de tératologie végétale*, Liège 1852—1874, pag. 156.

Masters, die deze verdeeling overneemt, onderscheidt daarenboven nog een derde rubriek onder den naam van »bekervormige aanhangselen van bladen" ¹⁾. Al deze verschillende vormen van bekera heb ik zelf herhaaldelijk gevonden en onderzocht. De treuriep biedt jaarlijks goede gelegenheid om éénbladige bekera te leeren kennen, en de bladen van de bruine hazelaar vertoonen volledige reeksen van overgangen tusschen normale bladen en zulke éénbladige bekera. Ik betwijfel of er essentieel onderscheid is tusschen bekera en bekervormige aanhangselen van bladen, daar ik in 1877 gelegenheid gehad heb, in een zaaisel van *Dipsacus fullonum* aan dezelfde plant en in onmiddelijk op elkander volgende bladparen, deze beide fraaie misvormingen te zien ontstaan, zoodat met zekerheid kon worden aangenomen, dat de oorzaak, die bij het ontstaan van de geheel in bekera veranderde bladen in het vegetatiepunt was werkzaam geweest, ook tot de vorming der bekervormige aanhangselen van het naast hoogere bladpaar had aanleiding gegeven. Door een overeenkomstige redeneering, — en de beschouwing van de beneden nader te bespreken *Veronica maritima* geeft daartoe aanleiding, — besluit ik, dat ook het ontstaan van één en veelbladige bekera op gelijksoortige toestanden in de vegetatiepunten berust. — Ten opzichte van de boven gebezigde uitdrukkingen moet ik nu nog opmerken, dat men de uitdrukking »samengroeiing van bladranden bij bekervorming" ongeveer in denzelfden zin moet opvatten als de »congenitale" vergroeiing tusschen de primordiën waaruit een gamopetale bloemkroon, of een veelledige stamper ontstaat; en de ontwikkeling van éénbladige bekera laat zich volkomen vergelijken met die van peltate bladen. Hoezeer men dus met behulp van den mikroskoop geen eigenlijke vereeniging van reeds gevormde deelen waarneemt, houd ik het toch voor noodig van vergroeiing of versmelting te blijven spreken, maar men moet daarbij in gedachten tot de processen terug-

1) Vegetable Teratology, 1869, pag. 312.

gaan, welke bij het ontstaan der organen in de vegetatiepunten werkzaam zijn. Wanneer ik mij de verschillende vormen van bekera, die ik gezien heb, voor den geest breng, dan schiet mij een opmerking van L e o n h a r d i te binnen: de plant gaat over tot de vorming van gesloten carpellen eer er een bloem is ontstaan. Met deze opvatting zou men het feit in verband kunnen brengen, dat tot nu toe noch bij Gymnospermen noch bij Cryptogamen ooit bekera zijn gevonden; maar het anatomisch onderzoek geeft aan dit denkbeeld volstrekt geen steun.

Vóór ik nu den vermoedelijken invloed van de splijting, op het bekervormige vegetatiepunt mijner koolplanten verder bespreek, wensch ik eenige overeenkomstige verschijnselen bij een andere plant waargenomen, kort te beschrijven.

2. Bekervorming bij *Veronica maritima*.

Dezen naam vind ik bij het determineeren van een merkwaardig eereprijs-exemplaar, dat ik sinds eenige jaren in mijn tuin aankweek, en dat na verwant is met *Veronica longifolia*. Vooral de spruiten, die zich in het voorjaar uit den grond verheffen zijn aan de straks te beschrijven anomalie onderhevig, later in den zomer ontwikkelen zich normale of zwak gefascieerde bloemtrossen met bloemen van den gewonen bouw. Daar de verschijnsels die ik noemen zal jaarlijks regelmatig terugkeeren, kunnen zij tot de »knopvarianties" gebracht worden.

Hier ter plaatse moet ik met een enkel woord van het normale vaatbundelverloop in de stengels gewagen. Op de dwarsdoorsnede van elk lid ziet men een gesloten phloëmring, welke met de binnenzijde aan vier breede xyleembundels grenst, die met de vier bladrijen corresponderen. Daar de drie vaatbundels van elken bladsteel zich bij het binnentreden in den stengel tot één enkelen breeden streng vereenigen, loopt dus ieder dezer bladstrengen door twee leden en houdt dan op in den knoop.

Ik kan nu overgaan tot de behandeling van de regelmatig optredende afwijkingen van den normalen bouw, welke aan

mijn eereprijsplant jaarlijks ontstaan, — eenige zeldzamer voorkomende gevallen moet ik buiten bespreking laten omdat het mij tot nu toe niet gelukte de morphologie daarvan goed te begrijpen.

De meest voorkomende, en in zekeren zin de meest typische abnormiteit onzer plant, is afgebeeld in Fig. 4: boven het hoogste, geheel gewone bladpaar, bevindt zich een draadvormig aanhangsel (*fi*) dat den stengel vervangt, in de hoogste bladoksels staan schijnbaar normale knoppen, in de oksels van de lagere bladen worden daarentegen nu en dan bekertjes (*as* Fig. 4) gevonden. Het anatomisch onderzoek van zulke draaden leert, dat zij ongeveer denzelfden bouw bezitten als het vroeger beschouwde draadvormige uiteinde van sommige gespleten koolstengels (*fi* Fig. 1). In het benedendeel (5 Fig. 4) bevindt zich n.l. een rondom gesloten cambium- of phloëemring (*ph* Fig. 5) waarbinnen het merg (*mg*) ligt, het bovendeel is geheel parenchymatisch. Ergens aan de binnenzijde van dezen phloëemring ligt één enkele xyleembundel (*xl* Fig. 5) waaruit men besluiten kan dat in den opbouw van den draad, behalve de stengel, ook nog een bladaanleg begrepen is waarvan zich de vaatbundel gedifferentieerd heeft. In Fig. 6 is deze bladaanleg tot ontwikkeling gekomen, maar in plaats van een gewoon blad is daaruit een éénbladige beker (*as*) ontstaan. Het ondereind van den steel van den beker bezit dezelfde structuur als de basis van het draadvormige stengeluiteinde (Fig. 5), maar meer naar boven heeft de phloëemring plaats gemaakt voor den alleen overgebleven vaatbundel van het blad, welke zich intusschen gekromd en daarna volledig gesloten heeft, zoodat een centraal xyleem (*xl* Fig. 7) door een peripherischen phloëemring rondom is ingesloten. De structuur van het middendeel van den steel van een door mij onderzochten koolbeker stemde hiermede geheel overeen. Ter plaatse waar de eigenlijke beker begint (8 Fig. 6) heeft zich de zooeven beschreven concentrische vaatbundel in drie gewone collaterale vaatbundels opgelost, welke hun phloëem (*ph* Fig. 8) naar den omtrek en hun xyleem (*xl*)

naar het middelpunt keeren; de overeenstemming van deze structuur met die van een normalen bladsteel is onmiskenbaar. — In het object dat als voorbeeld diende bij de vervaardiging van Fig. 6 bevonden zich in de oksels van de twee bladen van het benedenste bladpaar schijnbaar normale knoppen, in den oksel van het ééne blad van het hoogste bladpaar een zeer klein eenbladig bekertje (*as'*), in den oksel van het tegenovergestelde blad een draadvormig orgaan (*fi*). In Fig. 9 ziet men de afbeelding van een tak die afgesloten is door een beker (*as*), welke uit twee samengegroeide bladen bestaat. In de oksels der hoogste bladen zaten weder schijnbaar geheel normale knoppen. De anatomische bouw van den steel van dezen beker laat zich reeds op grond van de boven gegeven uiteenzettingen voorspellen en is als volgt: Aan het onder einde (10 Fig. 9) is het merg (*mg* Fig. 10) door een gesloten phloëemring (*ph*) omgeven, welke met dien van een normaal stengellid overeenstemt; maar in plaats van vier zijn daartegen slechts twee xyleembundels (*xl*) geplaatst, in overeenstemming met de twee bladen waaruit de terminale beker bestaat. Iets hoger (11 Fig. 9) lost de geheele ring zich op in twee onafhankelijke vaatbundels (Fig. 11), die hetzij als gewone collaterale bundels in den beker kunnen overgaan (Fig. 13), of zich vooraf, hetzij beide of een van beide, sluiten, en daardoor een concentrischen bouw aannemen, met centraal xyleem (*xl* Fig. 12) en peripheerisch phloëem (*ph*).

Op grond van deze beschrijvingen mag men, voor zoover de anatomische bouw der organen dienaangaande iets leeren kan, met de grootste waarschijnlijkheid besluiten, dat men in de beschreven bekervormingen niets anders behoeft te zoeken, dan wat hun uiterlijk aanzien aan het ongewapend oog openbaart: één of meer gewijzigde stengelbladen.

3. Slotopmerkingen over bekervorming.

Het is niet gemakkelijk zich een juiste voorstelling te ma-

ken van de eigenaardige toestanden, welke bij de eerste ontwikkeling der draadvormige organen en bekera in de vegetatiepunten moeten hebben bestaan. De ontwikkelingsgeschiedenis, welke ik bij het ontstaan der bekera vervolgen kon, leert niets meer dan dat de storingen in den normalen gang van zaken zeer vroegtijdig hun invloed doen gevoelen, zoodat de eerste aanleg van een tweebladigen beker reeds uit samengesmolten primordien bestaat en een éénbladige beker zich op dezelfde wijze als het blad eener bekerplant (bijv. *Utricularia*), of als een schildvormig blad ontwikkelt. Naar het schijnt moet men echter in al deze gevallen aannemen, dat de directe oorzaak van de anomalie gelegen is in een geringer worden van de hoeveelheid der »stengelvormende stof» in het vegetatiepunt, waardoor dan tevens de normale verhouding tusschen deze »stof» en de »bladvormende stof» is opgeheven; bij bekera, die slechts aanhangselen van bladen zijn, moet worden aangenomen, dat een veranderde verhouding tusschen de stofmassa's, waaruit zich de verschillende deelen van het blad ontwikkelen, op gelijksoortige wijze werkt. Neemt de »stengelvormende stof» plotseling sterk in hoeveelheid af, dan zal de »bladvormende stof» zoozeer de overhand kunnen verkrijgen, dat de geheele omtrek van het vegetatiepunt door de laatste in beslag wordt genomen, waardoor dan een beker kan ontstaan. Daar zelfs bij den kruiswijzen bladstand van *Veronica* de twee bladen van ieder paar niet gelijktijdig ontstaan, kan reeds het eene blad zijn aangelegd, wanneer de verandering intreedt, die dan de ontwikkeling van het andere blad onmogelijk maakt, waardoor het ontstaan van éénbladige bekertjes eenigszins begrijpelijk wordt. Ook is het zeer goed denkbaar dat de vertraagde vorming van »stengelstof» zich meer aan de ééne dan aan de andere zijde van het vegetatiepunt doet gevoelen, waardoor dan het ontstaan van de zoo algemeene, niet symmetrische bekera (as Fig. 9) verklaarbaar wordt; op deze wijze stel ik mij ook het optreden voor van één enkel terminaal blad aan 't uiteinde van stengels,

dat ik niet alleen bij mijn *Veronica maritima* heb waargenomen, maar eveneens aan een zijtak van een overigens normale plant van *Veronica agrestis*. Geschiedt de verandering gedurende de eerste ontwikkeling van een blad, dan moet het bekertje uiterst klein worden, en zulke kleine bekertjes komen veelvuldig voor. Dat deze storing niet uitsluitend beperkt blijft tot de as van het vegetatiepunt zelf, maar zich gewoonlijk uitstrekt over de okselknopjes van het hoogste goed ontwikkeld bladpaar (*as'* en *fi* Fig. 6) is begrijpelijk.

Keeren wij thans nog voor enkele oogenblikken tot de gespleten koolstengels terug. Men kan zich denken dat eerst door de verscheuring en daarna door de verwijdering van een deel van het lichaam van het vegetatiepunt, de groei van het overblijvend gedeelte vooral aan den beschadigten kant wordt vertraagd, en dat deze vertraging op den aanleg van die bladen, welke zoover mogelijk van de plaats der verwonding verwijderd zijn, den geringsten invloed zal uitoefenen. Dien ten gevolge schijnt het, dat de normale verhouding tusschen de afmetingen van de bladaanlagen en het lichaam van het vegetatiepunt opgeheven kan worden: de oorzaken, die tot het ontstaan van twee bladen aanleiding geven, kunnen binnen de grenzen van het vegetatiepunt over elkander heenreiken, en zodoende kunnen zich samengesmolten bladen vormen, die in regelmatige gevallen de gedaante van bekera zouden moeten aannemen. Deze redeneering wordt o. a. gesteund door het feit, dat ik aan verscheidene gespleten koolplanten bladen heb gevonden, die met elkander onvolledig vergroeid waren, en daarbij in enkele gevallen een geheel uitmaakten, dat zich met een, door vergroeiing uit twee of drie bladen gevormden, aan ééne zijde open beker vergelijken liet. Ik kom dus tot de slotsom, dat oorzaken, die aanleiding geven tot verkleining van het stengellichaam, van een vegetatiepunt in verhouding tot de afmetingen der in aanleg verkeerende bladen, daardoor tevens aanleiding kunnen geven tot bekervor-

ming. En verder, dat men zich deze oorzaken werkzaam moet denken, zóó vroegtijdig, dat de bladvorming nog niet noodzakelijk uiterlijk aan het vegetatiepunt bemerkbaar behoeft te wezen.

Ik heb, eindelijk, gevallen van met elkander vergroeide bladen waargenomen aan stengels die niet volledig waren gespleten, maar waar het splijtingsproces was blijven stilstaan nadat zich een weinig onder het vegetatiepunt de vroeger beschouwde, tegenover elkander geplaatste groeven hadden gevormd, gevolgd door het ontstaan van een korte scheur volgens de lengteas in den stengel. Bij het ontstaan dezer groeven naderen pas aangelegde, maar toch reeds duidelijk waarneembare bladen elkander, en vereenigen zich, zoodat het voor koolplanten, — ook op grond van andere, hier niet nader te bespreken waarnemingen, — niet twijfelachtig is, dat zelfs reeds duidelijk waarneembare bladbeginsels nog met elkander kunnen samengroeien.

Het moet worden erkend, dat alles wat hier over bekervorming in het midden is gebracht, een hypothetisch karakter draagt en het verstand weinig bevredigt.

VERKLARING DER FIGUREN OP PLAAT I.

De vergrooting is tusschen haakjes achter het nummer der figuren aangegeven.

De figuren, welke op *Veronica maritima* betrekking hebben, zijn naar nog niet geheel volwassen materiaal geteekend.

Fig. 1. (Verkleind). Halfschematische voorstelling van den vrijwillig gespleten top eener mergkoolplant met mergholte *mh*, *mh*. De beker *as* sluit het uiteinde van de ééne helft — het draadvormige orgaan *fi* de andere helft af: In werkelijkheid behoorden deze beide helften tot twee verschillende gespleten

planten, waarvan de wederhelften tot normale bebladerde stengels waren uitgegroeid.

Beneden den in tweeën verdeelden stengeltop ziet men de spleet *sp*, die door de geheele dikte van den stengel heenloopt; *b₁* en *b₁'* zijn de twee ongelijke helften van een alleen aan den voet doorgescheurd blad, dat geen regeneratievermogen meer bezat; *b₂* een volgens het midden hoog opengescheurd blad met eveneens verscheurden okselknop *k₁*; *b₃* het hoogste blad beneden den beker *as*, met okselknop *k₂*; *k₂* okselknop van op één na het hoogste blad beneden het draadvormige orgaan *fi*. Uit de mergholte *mh* ziet men een normalen wortel *nw* en een wortelfasciatie *wf* naar buiten hangen; *ep* uitwendige phloëemring, *ex* uitwendige xyleemring, *ip* inwendige phloëemring, *ix* inwendige xyleemring.

Fig. 2 en Fig. 3. (Verkleind). Koolbladen ieder ontstaan uit de helft van een bladaanleg, die in tweeën was verscheurd na slechts kort te voren uit het vegetatiepunt te zijn ontwikkeld; *rg* het door regeneratie gevormde gedeelte van de bladschijf.

Fig. 4. ($\frac{1}{2}$). Uiteinde van een uit den grond oprijzende spruit van *Veronica maritima*; *fi* draadvormig orgaan waardoor de stengel wordt afgesloten, *5* aanwijzing van de plaats waar de doorsnede in Fig. 5 voorgesteld, genomen is, *as* bekertje dat in de plaats staat van een zijknop.

Fig. 5. (26). Doorsnede van *fi* Fig. 4; *mg* merg, *ph* phloëemring, *xl* xyleembundel.

Fig. 6. ($\frac{1}{2}$). Als Fig. 4, maar het stengeluiteinde draagt een beker *as*, welke een enkel blad vervangt, 7 en 8 niveau's van de doorsneden in Fig. 7 en 8 afgebeeld, *as'* bekertje op de plaats van een zijknop, *fi* draadvormig orgaan op de plaats van een zijknop.

Fig. 7. (26). Doorsnede van den steel van het bekertje *as* Fig. 6; in het midden bevindt zich een concentrische vaatbundel met centralen xyleembundel *xl* en peripherischen ringvormigen phloëembundel *ph*.

Fig. 8. (20) Doorsnede van de basis van het bekertje *as* Fig.

6; de concentrische vaatbundel heeft zich in drie monocollaterale vaatbundels met naar binnen gekeerd xyleem *xl* en naar buiten gekeerd phloëm *ph* opgelost.

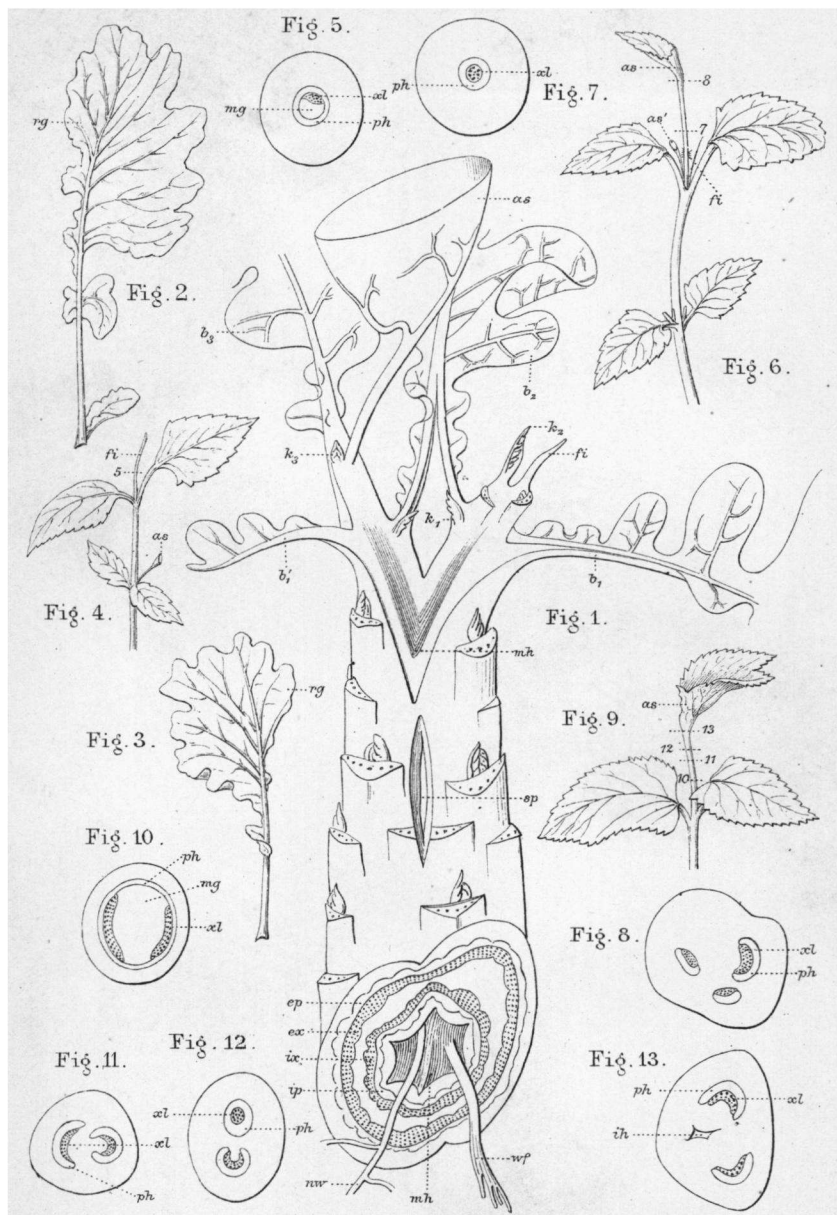
Fig. 9. ($\frac{1}{2}$). Als Fig. 4, maar het stengeluiteinde draagt een beker *as*, welke twee bladen vervangt; in de oksels van het hoogste normale bladpaar bevinden zich okselknoppen; 10, 11, 12, 13 zijn de niveau's die beantwoorden aan de doorsneden Fig. 10, 11, 12 en 13.

Fig. 10. (15). Doorsnede van het onderende van den steel van den beker *as* Fig. 9, het merg *mg* wordt omsloten door een tweetalligen vaatbundelring met versmolten phloëmmantel *ph* en twee geïsoleerde xyleembundels *xl*.

Fig. 11. (13). De ring heeft zich in twee zelfstandige vaatbundels met naar elkander toegekeerd xyleem *xl* opgelost; een der twee vaatbundels is op het punt zich te sluiten.

Fig. 12. (15). De sluiting is tot stand gekomen, zoodat deze vaatbundel centraal xyleem *xl* en peripherisch phloëm *ph* bezit.

Fig. 13. (15). Doorsnede van de basis van den beker *as* Fig. 9; *ih* is de inwendige bekerholte, de beide vaatbundels van den bekersteel hebben zich weer geheel geopend en keeren hun xyleem *xl* naar de holte toe; nog hooger splitsen deze vaatbundels zich eerst in drieën en dan in meerdere takken.



H.W.B. & M.W.B. del.

P. W.M.T. impr.

A.J.W. sculps.