

Klemdraai bij de Wilde kaardebol

J. WASSER, Molenhof 11, 5752 RZ Deurne.

In 1980 vertoonde een van de naar schatting zestig exemplaren van de Wilde kaardebol (*Dipsacus fullonum* L.) in de verwilderde tuin van het geres-taureerde boerderijtje, dat wij pas betrokken hadden, een afwijkende ge-stalte.

De plant was niet op hoogte gekomen en zag er eigenaardig laag en ge-drongen uit. De stengeltakken die normaal twee aan twee (evenals de blad-paren uit wier oksels ze ontspruiten) kruiswijs tegenover elkaar staan, had-den zich dicht aaneengesloten in één opgaande slingerende lijn langs de stengel die, zelf slechts vijftig centimeter hoog, stevig omzwachteld was door een gesloten band van met elkaar vergroeide bladeren die hem zo sterk omklemden dat lengtegroei bij voorbaat tot mislukken was gedoemd. Pogingen daartoe hadden hun sporen nagelaten in krampachtige draaiin-gen of torsies (figuur 1).

Wat zou de oorzaak van dit merkwaardige verschijnsel kunnen zijn?



Figuur 1. Close-up van een gedeelte van de ge-tordeerde stengel.



Figuur 2. De gedroogde plant. Zijtakken met bloeiwijzen en bladeren gedeeltelijk verwijderd.

In de Flora van Heimans, Heinsius en Thijssse van 1965 staat bij de Wilde kaardebol, waarvan de wetenschap-pelijke naam toen nog *Dipsacus syl-vester* Huds, luidde, de volgende aantekening:

"Heel zelden komen planten voor met schroefvormig gedraaide stengel en aan elkaar sluitende, in een spiraal geplaatste bladen. Deze klemdraai wordt ook soms aangetroffen bij ande-re planten, o.a. Valeriaan."

In "Vijf en twintig jaren mutatietheo-rie" schrijft Th. J. Stomps in 1930: "Een bijzonder geval van schijnbare

inconstantheid ontmoeten wij bij de z.g. tusschenrassen of dimorphe ras-sen, waarvan het ras met klemdraai van de kaardebol, *Dipsacus silvestris*, wel het bekendste voorbeeld is en die als eigenaardigheid hebben, dat steeds twee typen van planten uit de zaden te voorschijn komen: in het ge-val van ons ras *Dipsacus silvestris*, wel het bekendste voorbeeld is en die als eigenaardigheid hebben, dat steeds twee typen van planten uit de zaden te voorschijn komen: in het geval van ons ras *Dipsacus silvestris torsus* bijv. hooge rechtopstaande en lage ge-

draaide individuen, beide evenzeer in staat, het typrische kenmerk van het ras over te dragen."

Dat waren de informatiebronnen waar-over ik beschikte.

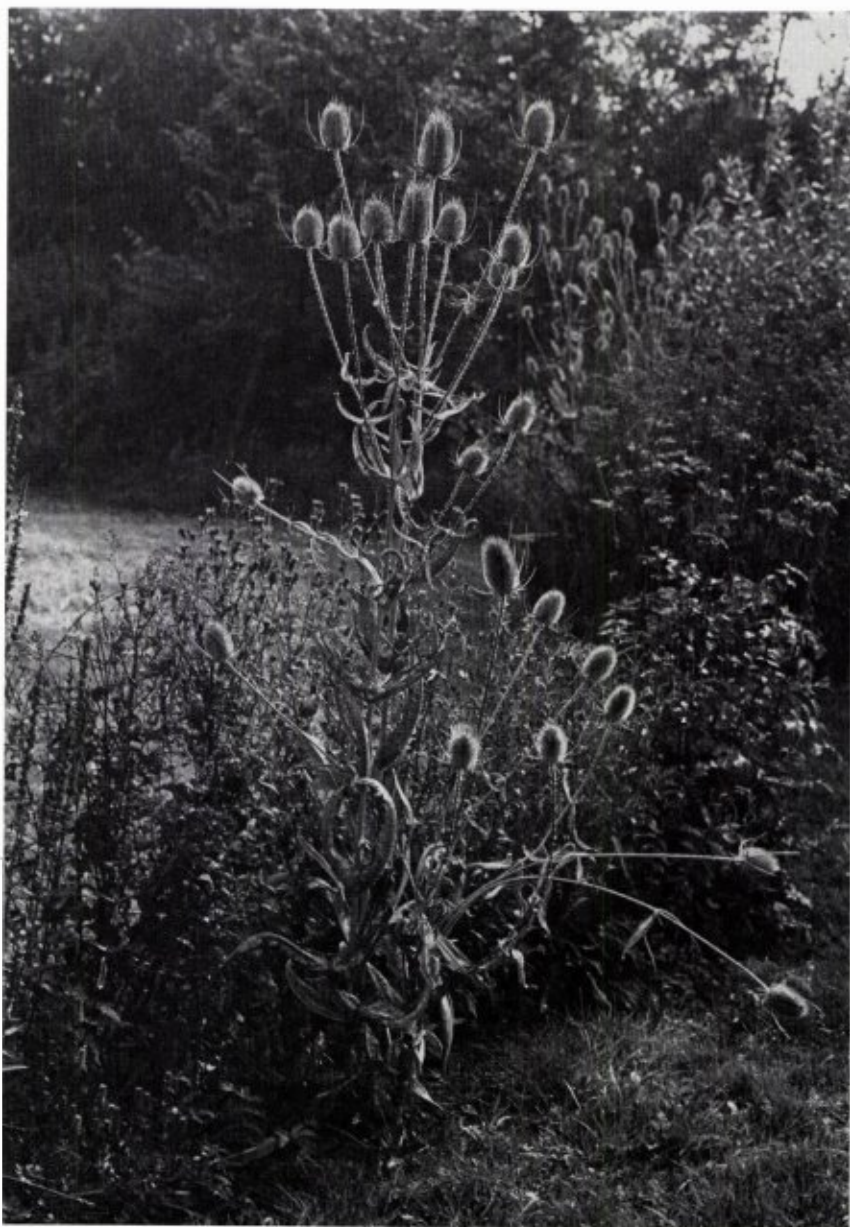
De eerste gaf beknopte informatie over de vorm; de tweede over de erfe-lijkheid van het verschijnsel. Beiden echter bleven aan de oppervlakte, ze waren beschrijvend van aard en dron-gen niet door tot "achter de scher-men".

Ik groef de plant uit om hem, in droge vorm geconserveerd, beschikbaar te houden voor eventueel later onder-zoek (figuur 2).

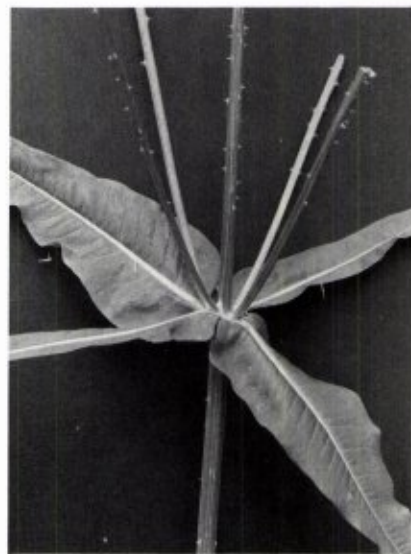
In 1984 werd ik opnieuw verrast door een geval van klemdraai, dat aanvan-kelijk niet erg opviel omdat de betref-fende plant twee stengels gevormd bleek te hebben. De oorspronkelijke hoofdas, laag gebleven en klemdraai vertonend, stond namelijk geflan-keerd door een tweede hoogopgaan-de as die ongeveer vijf centimeter on-der de wortelhals - de overgangszône tussen wortel en stengel waarin de vaatbundels van ligging veranderen - excentrisch uit de wortel van ontspro-ten en, na met een flauwe boog zijn geotropisch-verticale stand bereikt te hebben, met zijn rijzige gestalte het geheel bekroonde (figuur 3).

Mijn sinds de eerste vondst latent ge-bleven nieuwsgierigheid "muteerde" naar actief. Ik vroeg en ontving infor-matie van het Rijksherbarium in Lei-den en -zeer veel- van het Natuur-historisch Museum Maastricht.

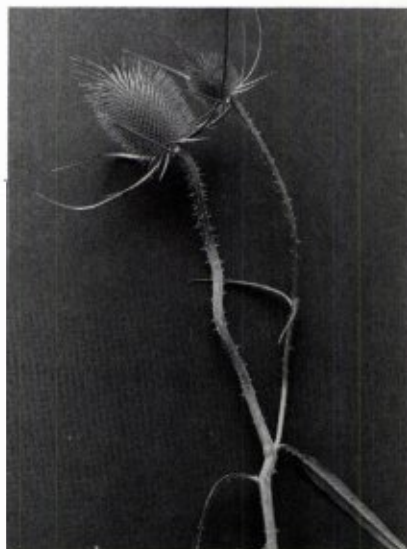
De bestudering van het materiaal vroeg tijd en werd nogal eens onder-broken door andere bezigheden, en het artikel dat ik van plan was te schrij-ven vlotte niet erg. Achteraf bezien was dat alleen maar gunstig voor de volledigheid ervan, want in 1986, een jaar van ontstuimige plantengroei, ontstonden aan veel individuen van *D. fullonum* zogenaamde secundaire af-wijkingen, door Hugho de Vries "de klemdraai begeleidente verschijnse-len" genoemd.



Figuur 3. Wilde Kaardebol met klemdraai aan de hoofdas, herkenbaar aan de laag geplaatste, naar rechts overhangende bloeitakken onder aan de plant. De zijdelings uit de wortel ontstane, hoogopgaande stengel bekroont het geheel.



Figuur 4. Viertallige bladkrans met in elk bladoksel een zijtak. De hoofdas is naar verhouding dunner geworden.



Figuur 5. Lichte stengeltorsies als gevolg van de mislukte vergroeiing van bladparen.

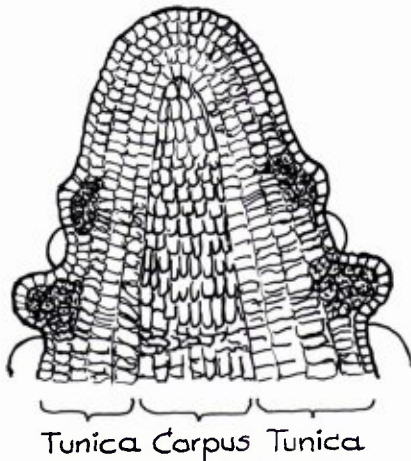
Sommige planten hadden drie- of viertallige bladkransen met een dienovereenkomstig aantal zijtakken (figuur 4). Anderen vertoonden lichte sengeltorsies als gevolg van de mislukte vorming van bladparen (figuur 5).

Geen enkele plant had klemdraai aan de hoofdas, maar wel afgezwakte vormen daarvan. Al die verschijnselen kwamen voor vanaf het midden van de hoofdas naar boven toe.

De morfogenese van klemdraai of biastrepsis

Klemdraai of biastrepsis kan alleen ontstaan bij planten met een krans- of kruiswijs tegenoverstaande bladen. Kenmerkend voor beiden is de plaats der bladen aan de stengel: op gelijke hoogte rond de stengelknoop en daar

aan hun bases met elkaar vergroeid. Dit laatste is wel zeer opvallend bij de Wilde kaardebol waarvan de onderste bladparen ook zijdelings zover met elkaar vergroeid zijn tot "bassins" - poëtisch ooit beschouwd als "bad van Venus" - dat deze na een fikse regenbui vol water blijven staan. Eigenlijk is de kruiswijs tegenoverstaande bladstand ook een kransstand, maar telkens van slechts twee



Figuur 6. Doorsnede van een vegetatiekegel van de Lidsteng, 60 x vergroot.



Figuur 7. Diagram van de evenwichtige kransgewijze plaatsing van de bladeren bij de Lidsteng.



Figuur 9. Normaal ontwikkelde kruiswijs tegenoverstaande bladstand in pril stadium aan een vegetatiekegel van de Wilde kaardebol.

grote bladen, die door hun omvang alle ruimte op die hoogte aan de stengel in beslag genomen hebben en tot paren met elkaar vergroeid zijn. Die vergroeiing vindt niet alleen uitwendig zichtbaar aan de stengel plaats maar ook inwendig waar de "eigenlijke bladvoeten" of phyllopodiën vanaf de bladschijf naar beneden afdalen tot aan de raaklijn van het eerstvolgende lager geplaatste blad, en eveneens tot paren met elkaar vergroeid zijn. Ze vormen door die hechte onderlinge samenhang de stengel.

De "eigenlijke bladvoet" of het phyllopodium is dus niet de bladsteel of de stengelbasis, bijvoorbeeld van een "zittend" blad. Volgens DELPINO (1883) moet de leer der bladstanden uitgaan van de eenheid die gevormd wordt door bladschijf en phyllopodium samen en zijn "in de kruisgewijze bladstand en de bladeren en de phyllopodiën tot paren verenigd" (DE VEER, 1969).

Als nu in het geval van klemdraai de kruisgewijze bladstand verandert in een spiraalsgewijze, dan volgen de bladen met hun phyllopodiën elkaar op in een onafgebroken slingerende lijn en vergroeien in die stand waardoor de stengel schroefvormig van constructie wordt. Dit geeft problemen na de winter - volgroeide rozetten hebben voor hun verdere ontwikkeling een periode van kou nodig - wanneer

de stengelstrekking inzet, maar blijft steken in draaiingen of torsies, waarbij de okseltakken bijeengedreven worden aan de gezwollen en laag gebleven hoofdas (figuur 1). De torsies vinden plaats waar geen bladvoeten zitten.

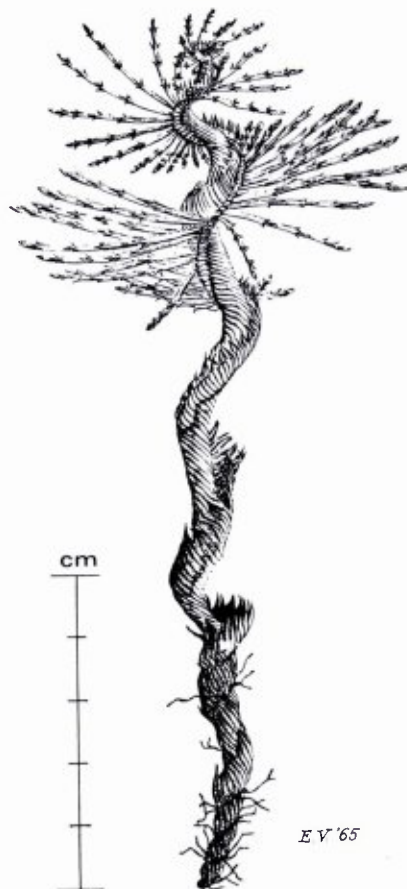
Evenwichtige verhoudingen

De opbouw van het plantenlichaam vindt plaats volgens een evenwichtig, ordelijk patroon waarbij de groeiprocessen en de aanleg van organen (bladeren) op elkaar zijn afgestemd. De achtergrond van het ontstaan van klemdraai is de verstoring van dat evenwicht.

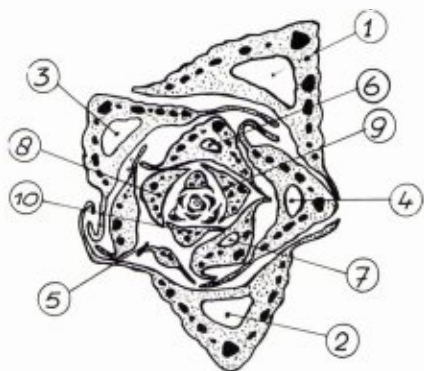
Klemdraai ontstaat al in een pril stadium aan de vegetatiekegel, het topje van de stengel, wanneer de groei daarvan vooral door extra aanbod van nitraatrijk voedsel zo sterk gestimuleerd wordt, dat - bij bepaalde rassen - de coördinatie tussen groeiproces en bladaanleg verbroken wordt.

Onderstaand volgt voor een goed begrip van het verschijnsel klemdraai eerst een schets van het harmonieuze ontwikkelingsproces zoals dat meestal verloopt.

Figuur 6 toont, 60 maal vergroot, een coupe in overlangse richting door de vegetatiekegel van Lidsteng (*Hippuris vulgaris*). De hoogte ervan is in werkelijkheid slechts 1,25 millimeter. Het



figuur 8. Heermoes met klemdraai uit Bemelen. Deze tekening verscheen in Gorteria (11), 1965.



Figuur 10. Vegetatiekegel van de Wilde kaardebol waaraan de kruiswijs tegenoverstaande bladstand overgaat in een spiraalgewijze.

"hart" of corpus in het midden is de zogenaamde centrale cylinder of de hoofdas, kenmerkend voor de organisatievorm van hogere planten. Het corpus ligt centraal in de hele plant, van worteltop naar stengeltop. Van haar gaan remmende en sturende werkingen uit, de "morphogenetische krachten" (KONINGSBERGER 1943) die in samenhang met de groeiprocessen de evenwichtige radicaalsymmetrische opbouw van het plantenlichaam en de regelmatige plaatsing der organen beheersen. Door die remmende werking vanuit de centrale cylinder komen de randzônes of tunica (figuur 6) naar onder toe geleidelijk vrij en worden rijp voor blad-inducties in de tweede cellenlaag. Elke inductieruimte breidt zich cirkelvormig uit en scheidt rondom een remstof uit, die nieuwe blad-aanleg dichtbij verhindert, waardoor elk blad zijn plaats "gewezen" krijgt. Heel mooi is dat te zien in het diagram van de kransgewijze bladstand van de Lidsteng (figuur 7). Elk blad bevindt zich met zijn middelpunt precies op de scheidslijn van twee bladen uit de voorafgaande en de volgende krans.

Vermeldenswaard is hier de vondst bij Bemelen, in Mei 1965 door de heer E. de Grood, van klemdraai bij Heermoes (*Equisetum arvense*), een plant met kransgewijze bladstand (figuur 8). Klemdraai is dus het gevolg van het

verstoorde evenwicht tussen groeisnelheid enerzijds, en het tijdstip waarop bladinducties plaats vinden anderzijds.

Vanaf het moment dat de vegetatiekegel door extreme groei buiten normale proporties is gekomen kunnen de bladinducties niet meer plaats vinden volgens het concept zoals dat van nature eigen is aan de plant. Van een wederzijdse binding tot bladparen is dan evenmin nog sprake. Elk blad vergroeit nu niet, ringvormig om de stengel met zijn overbuur, maar wordt direct ter linker- en ter rechterzij verbonden met zijn naaste buur in een onafgebroken, aaneengesloten lijn - zoals de vlagjes aan een feestguirlande - spiraliserend om de stengel en in die stand vergroeiend.

Microscopisch onderzoek

Hugo de Vries sneed in 1889 microtomische coupes in horizontale richting, vlak onder het topje van de vegetatiekegels van zowel normale als tordeerende stengels van de Wilde kaardebol. Figuur 9 toont een coupe bij een normale stengel met kruiswijs tegenoverstaande bladparen. Het grootste paar is ter hoogte van het midden aan weerszij met zijn vleugels al vergroeid (gegordeld). Deze coupe werd 0,2 millimeter onder het vegetatiepunt gesneden. De kruisgewijze bladstand zet zich consequent door tot in de allerjongste bladinducties in het centrum van het topje van de vegetatiekegel.

Figuur 10 laat een coupe zien, gesneden door het vegetatiepunt van een door klemdraai getordeerde stengel. De bladstand is niet meer kruiswijs tegenoverstaand. Blad 1 is - linksonder - weggedrukt door blad 3 en kan niet met blad 2 vergroeien. De bladen 1 tot en met 4 gaan zich met elkaar verbinden tot de "vlaggetjesguirlande".

Hun vleugels staan op het punt met elkaar te vergroeien. De spiraal die dan ontstaat draait naar rechts om. De bladen 5, 6 en 7 gaan een drietallige krans op gelijke hoogte aan de stengel vormen. Blad 5 is gespleten ter hoogte van het cijfer 5. De rechtervleugel van

dit "dubbelblad" 5 sluit zich 3,2 millimeter lager aan bij de vleugel van blad 4; de linkervleugel aan blad 6. De twee vleugels van blad 5 en die van blad 7 lopen naar onder af langs het internodium dat zich waarschijnlijk al in belangrijke mate gestrekt heeft, zoals uit de aansluitend gesneden coupes bleek. De bladen 8, 9 en 10 staan (evenals de niet meer genummerde) duidelijk in kransen van drie. Dit punt van overgang waarop de spiraalsgewijze bladstand weer "terugvalt" in haar oorspronkelijke kransgewijze stand (van weliswaar 3 bladen) maakt deze coupe bijzonder interessant omdat ze de periodiciteit in het verloop van klemdraai weergeeft.

Periodiciteit

In de gestalte van de plant weerspiegelt zich haar vitaliteit die als een golfbeweging aanzwelt en langzaam afneemt en stagneert; een ontwikkeling in fasen of in perioden.

Dat patroon is goed zichtbaar aan de lengte van de stengelleden. Boven de wortel is de afstand tussen de stengelknopen nog kort, maar deze wordt tot aan het midden van de hoofdas steeds groter en neemt daarna weer af.

Klemdraai volgt in de intensiteit van zijn verschijning hetzelfde patroon. Onder aan de stengel zijn de bladparen steeds kruisgewijs geplaatst. Wanneer de vegetatiekegel extreme vormen aanneemt verschuift de bladstand naar spiraalsgewijs..... tot het moment waarop de groei zich intoomt, de hoofdas uit zijn beklemming vrijkomt maar vaak nog afwijkingen van secundaire aard laat zien.

In figuur 11 bestaan die secundaire anomalieën uit kransen van drie bladen. De vegetatiekegel had blijkbaar nog een dermate grote omvang dat zich inplaats van twee, drie bladinducties konden vormen. De "ruimtelijke behoefte" van een inductie blijft steeds gelijk.

Secundaire afwijkingen

"Das auftreten der abnormalen Organes geschieht periodisch und zwar de-



Figuur 11. Een drietallige bladkran.



Figuur 12. Klemdraai van korte duur ter hoogte van het midden van de stengel.



Figuur 13. Een gespleten blad.

rant dasz auf jeden Sprosz eine Periode kommen kann" (DE VRIES, 1899). In 1986 kwamen in mijn populatie Wilde kaardebollen uitsluitend secundaire anomalieën voor; geen enkele plant vertoonde klemdraai aan de hoofdas. Het zaad van *D. fullonum* verspreidt zich rondom de plant binnen een straal van circa 1,5 meter. Het kiemt voor 30 - 60%, afhankelijk van de vegetatie (WERNER, 1975). Ik had de zaailingen niet uitgedund maar overgelaten aan hun onderlinge concurrentie. Volgens De Vries is voldoende ruimte tussen de planten een der voorwaarden voor het ontstaan van klemdraai, omdat de rozetten goed ontwikkeld moeten zijn. Hun leeftijd is daarvoor niet bepalend, wel hun conditie. Een rozet moet minimaal een doorsnede van 30 centimeter hebben (WERNER, 1975). Die factor was bij mij dus slechts beperkt aanwezig.

Invloed van het milieu

De rijke regens in de vroege zomer werden gevolgd door wekenlange zonneshijn en hoge temperatuur. De atmosfeer bleef daarbij vochtig. Elke morgen schitterden dauwdruppels in de zon.

Bepaalde soorten die doorgaans tweejarig zijn, (zoals de Grote Teunisbloem, Gewone Ossetong, Stalkaars en Speerdistel) kiemden normaal maar, kwamen al tegen het einde van de zomer tot bloei en (rijke) vruchtzetting. De maïs bleef groeien waardoor de rijping van de door het hoge loof ten dele aan het licht onttrokken kolven vertraagde. Een jaar dus van extreme groei en zeer waarschijnlijk ook de oorzaak van al die (uitsluitend) secundaire afwijkingen aan mijn Wilde kaardebollen. Ze stonden dicht opeen. Een kwart van hen was na de winter uit het rozet omhooggerezen. Er viel geen spoor van klemdraai te bekennen. Pas toen de planten, begunstigd door voldoende vocht, veel licht en hoge temperatuur, tot forse wasdom kwamen kon hun erfelijk bepaalde aanleg, in aan die levensfase eigen vormen, in ruime mate tot expressie komen.

Er waren drie- en viertallige bladkranen (figuur 4 en 11), kortstondige gevallen van klemdraai (figuur 12), splitting van bladen in de hoofdnerf (figuur 13). Verder lichte stengeltorsies en uit hun rechtopgaande stand geraakte stengels omdat zich op die hoogte slechts één blad gevormd had (figuur 5 en 14).

Een stukje geschiedenis

Het oudst bekende beschreven geval van klemdraai dateert uit 1677. Het betrof het Kleefkruid (*Galium aparine*) gevonden in een tuin in Heidelberg door Georg Frank. De bladen stonden met hun okseltakken in een langgerekte reeks.

In 1695 trof S. Reisel bij Stuttgart klemdraai aan bij Echte Valeriaan (*Valeriana officinalis*) "mit drei nach oben zu immer steller werdende, nach rechts aufsteigende Umgänge der Blattspirale".

De zeldzaamheid van het verschijnsel, dat bovendien pas opviel als de plant volgroeid of al verdroogd was, vormde steeds het grote struikelblok voor nader onderzoek.

De morfoloog Alexander Braun was de eerste die, in 1854, een vrijwel volledige beschrijving gaf in zijn "Theorie der Zwangsdrehung". De naam biastropsis is van Schimper.

Braun, die bij zijn studies alleen beschikte over gedroogde planten, opverde de veronderstelling dat de bladeren al in spiraalstand zijn geplaatst nog vòòr de stengeltorsie optreedt. In 1883 kon Klebahn die hypothese veri-



Figuur 14. De hoofdas heeft haar rechtopgaande stand verloren.

fiëren door microscopisch onderzoek van de vegetatiepunten van Glad walstro (*Galium mollugo*) omdat de plant met klemdraai, toen hij haar aantrof, nog volop in ontwikkeling was. Hugo de Vries verzamelde alle gegevens over klemdraai die hij in de West-Europese literatuur kon vinden. Samen met zijn eigen vondsten kwam hij in totaal op 47 plantensoorten: 3 sporeplanten en 44 tweezaadlobbigen, waarvan het merendeel met kruiswijs tegenoverstaande bladstand.

Hij kreeg ter bestudering de gedroogde exemplaren te leen uit het herbarium van Braun, en ontving voor zijn eigen collectie het in 1848 door Professor Vrolik, botanicus en medicus, beschreven en in spiritus bewaarde exemplaar met klemdraai van de Echte Valeriaan dat in 1845 gevonden was in een kwekerij van medicinale planten in Surhuisterveen. Uit Duiveland, het centrum van de Meekrapcultuur in de provincie Zeeland, werden de Vries gedraaide "kiemen" toegestuurd waarvan de vegetatiepunten door hem microscopisch werden onderzocht. Kiemen waren de voorjaarspruiten aan de wortelstokken van Meekrap (*Rubia tinctorum*) die op veel plaatsen werd gekweekt om de rode verfstof in de wortelstok. Tussen

deze door biastrepis gedraaide kiemen bevonden zich ook zogenaamde latten: bandvormig afgeplatte en naar boven toe breder wordende stengels die ook vaak draaiingen vertonen. Tot nu toe was het verschil in ontstaanswijze tussen de torderingen bij klemdraai en de meer eenvoudige stengeldraaiingen, o.a. als gevolg van bandvorming, nog niet goed duidelijk.

Bandvorming

Bandvorming of fasciatie is, evenals klemdraai, een reactie van de plant op een invloed van buitenaf. Wanneer het vegetatiepunt door rijke voeding een abnormale omvang krijgt, daardoor haar rond vorm verliest en aan de top wat afgeplat en breder wordt, dan gaat die breedtegroei naar boven toe steeds verder door omdat de randen van de afgeplatte stengel sneller groeien dan het vlakke deel - ook in de hoogte. Dit laatste leidt tot torsies bij de stengelstrekking. Laat men de plant verwelken dan zijn die torsies echter weer verdwenen. "Klemdraai en gewone draaiing zijn twee in hun wezen zeer van elkaar verschillende soorten van torsie" (DE VRIES, 1891).

Experimenteel onderzoek

Inmiddels was De Vries in de Hortus Botanicus van de Amsterdamse universiteit op grote schaal begonnen met cultuurs uit zaden van allerlei planten die afwijkingen zoals pelorische bloemen, bloemvergroening, bandvorming en klemdraai hadden laten zien. De opzet van het onderzoek was vooral om de erfelijkheid van dergelijke monstrositeiten na te gaan. Hier betekent zich de overgang af van het tijdperk van de morfologie naar dat van de genetica, gemarkeerd door de Mutatietheorie van Hugo de Vries (1901 - 1903). Door bestudering van het vele materiaal dat hem ter beschikking kwam, kon de Vries Braun's "Theorie der Zwangsdrehung" nog iets verder uitdiepen waardoor de nadruk kwam te liggen op de vergroeiing

van de phyllopodiën als hoofdoorzaak van klemdraai. Hij toonde dat eenvoudig aan door de vergroeide phyllopodiën ter plaats door te snijden waardoor het stengellid normaal tot lengtestrekking kwam. Als hij daarentegen alleen de vergroeide bladschijven lossneed dan had dat op de stengeltorsie vrijwel geen effect.

De erfelijkheid van klemdraai

In 1885 trof De Vries in zijn cultuur van *Dipsacus fullonum* twee planten aan met klemdraai. Het zaad diende als basis voor een ononderbroken reeks cultures, die zich uitstreckte over zeven generaties (Tabel I). Voor elke nieuwe generatie werd alleen het zaad gebruikt van planten met klemdraai uit de voorgaande generatie, en de planten zonder klemdraai werden, met het oog op ongewenste "kruisbestuiving" door insecten, tijdig weggenomen. De tweede generatie telde 1643 exemplaren waarvan slechts twee met klemdraai (0,1%). De Vries lichtte de oorzaak van het geringe percentage toe in zijn artikel "Om biastrepis in its relation to cultivation" van 1899: "At that time I was unaware of the special conditions to the succesful cultivation of these plants and, doubtless on this ground mainly, I found only two twisted individuals".



Figuur 15. Door handvorming ontstane stengeltorsies bij het Schermhavikskruid.

Tabel I. Overzicht van de resultaten van zijn cultures met *Dipsacus fullonum*, zoals Hugo de Vries deze in 1899 publiceerde in "Annals of botany".

Generatie	Uitzaaiing	Aantal planten	Aantal per m ²	Percentage klemdraai
1. 1884 - 85	buiten	---	---	---
2. 1886 - 87	"	1643	---	0,1
3. 1888 - 89	"	1616	35	4
4. 1891 - 92	15 - 5 "	107	25	34
5. 1893 - 94	17 - 3 kas	45	22	10-20
6. 1895 - 96	11 - 3 "	33	8	42
7. 1897 - 98	5 - 5 "	70	16	46

In de derde generatie ontstond door verbeterde cultuur bij 67 (4%) van de 1616 planten klemdraai waardoor in principe zowel de erfelijkheid van het verschijnsel als de invloeden van het milieu op het ontstaan ervan waren aangetoond.

Van nu af aan werden de zaden toe- vertrouwd aan een leemhoudende en onder meer met beendermeel verrijkte bodem. Van de vierde generatie, uitgezaaid in 1890, had 10% der planten klemdraai maar het zaad ging door een ongeluk verloren. In 1891 werd daarom het overgebleven zaad uit 1889 gebruikt, en "with a better knowledge of the requisite conditions, I obtained 34 procent of twisted individuals" (De Vries 1899). De zaaitijd - niet in de herfst, maar in de lente - en de milieufactoren tijdens de kieming van het zaad en de ontwikkeling der jonge plantjes bleken belangrijk voor het ontstaan van de afwijking. "In 1894 geeft De Vries een methode aan om klemdraai vroegtijdig op te sporen. Van de kiemplantjes hoeft hij dan slechts die exemplaren te laten door- groeien waarvan de zaadlobben vergroeid zijn of het aantal zaadlobben afwijkend is, meestal drie, soms vier" (DE VEER, 1969). Zie ook tabel I.

Vanaf de vijfde generatie werd uitge- zaaid in bakken, in de kas van het botanisch laboratorium. Deze culture was in twee groepen gesplitst, met onderling verschillend resultaat, name- lijk met slechts 10% respectievelijk 20% klemdraai, aanzienlijk minder dan in de vorige generatie. Dit bleek te wijten aan onvoldoende onderlinge af- stand tussen de planten. Deze waren half Maart buiten uitgezet tot een to- taal van 22 per vierkante meter. In de zesde generatie daarentegen had - bij



Figuur 16. Wanneer het mechanisme verband tussen de met elkaar in spiraalstand vergroeide phyllopodiën verbroken wordt, komt het stengelid normaal tot lengtestrekking.

gelijk gebleven verzorging - 42% der planten klemdraai, maar nu stonden er maar 8 planten per vierkante meter. In de zevende generatie nam het per- centage klemdraai niet noemens- waard meer toe. De mogelijkheden tot verbetering der cultuurfactoren wa- ren nu ook wel tot het uiterste benut.

Rassen

In 1904 sprak Huga de Vries voor de universiteit van Chicago een rede uit, daartoe uitgenodigd vanwege zijn mu- tatietheorie. Over de variabiliteit die organismen onderling vertonen zegt hij in zijn toespraak het volgende: "In Darwins time little was known concern- ing the process of variability."

Darwin zag twee scherpe contrasten. Verschijnselen als klemdraai noemde hij "sports" (bij dieren "morphs"), omdat ze zeldzaam, onverwacht en plotseling optreden, in tegenstelling tot de steeds bij alle individuen van een populatie continu aanwezige onder- linge verschillen van graduele aard.

Rassen of variëteiten zoals het ras *Dipsacus silvestris torsus* van De Vries hebben hetzelfde chromosoomgetal als rassen die nooit klemdraai laten zien. In ons land zijn de chromosomen niet geteld. In Tsjechoslowakije, in Ca- lifornië in het zuidoosten van de U.S.A. en in Spanje bleken alle onder- zochte planten $2n = 18$ te bezitten. De Dipsacaceae vormen een zeer ou- de, stabiele groep. De Wilde kaarde- bol ontstond in Europa. We mogen aannemen dat in Nederland hetzelfde chromosoomgetal aanwezig is, te- meer omdat zowel *Dipsacus fullonum* als *Dipsacua sativa* (Weverskaarde) volgens Flora Europaea $2n = 18$ hebben.

In "Vijf en twintig jaren mutatietheo- rie" verdeelt STOMPS (1930) de zoge- naamde tussenrassen of dimorphe rassen nog in halfrassen en middel- rassen, afhankelijk van het zeer zel- den of meer regelmatig ontstaan van klemdraai.

Hugo de Vries was van mening "dat men een semi-latente en een semi- actieve toestand der pangenen moet mogelijk achten, naast een latenten



Figuur 17. Biastrep-sis uit 1984. De omklemming is minder sterk dan in 1980 (figuur 1 en 2). Hier en daar zijn de bladeren tijdens de stengelstrekking ten dele ontroid. Aan de twee okseltakken rechts is goed te zien hoe de vergroeiing van de bladschijven tot stand komt.

en een actieven, om de eigenaardigheden der tusschenrassen te kunnen begrijpen. De verschillende toestanden zouden slechts door mutatie in elkander kunnen overgaan" (STOMPS, 1930).

Toestanden van genen worden tegenwoordig allelen genoemd. Elk gen kan in twee of meer toestanden voorkomen. Verandering daarin ontstaat door mutatie. Rassen verschillen onderling in de relatieve frequentie van hun allelen of van andere genetische varianten in hun genenpool.

Organisme en milieu

Monstruositeiten als klemdraai vestigen door hun zeldzaam voorkomen en het ongewone van hun vorm onze aandacht op de voortdurende relatie tussen het organisme en zijn milieu. Zoals één weefselcel slechts functio-

neren kan in samenhang en in contact met andere cellen, zo ook staat het organisme als geheel voortdurend met zijn "Umwelt" in contact en kan het slechts leven in een bepaalde wisselwerking daarmee.

Genen zijn de inwendige factoren die de constante vormen en het functioneren van een organisme bepalen, tot in het verre nageslacht.

Regulerend vermogen

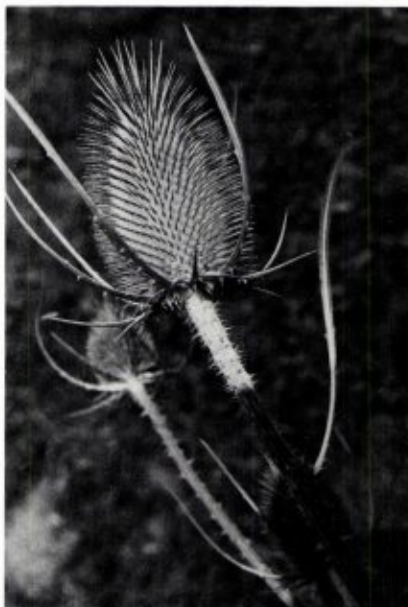
De evolutie van het leven, begonnen in de zee - een zeer stabiel milieu - en langzaam zich verplaatsend naar het land - een meer labiel milieu - ging in de organismen samen met een toenemend vermogen tot regulering van hun eigen innerlijk milieu.

Het genotype schrijft aan het fenotype niet tot in elk detail nauwkeurig onwrikbaar-vaste vormen voor. Vormen of kenmerken erven - als zodanig - niet over. Wat wel wordt doorgegeven

is een reeks van reactiemogelijkheden die het organisme in staat stelt om zich, steeds binnen de door het genoom bepaalde grenzen, aan te passen aan de overal aanwezige niet al te grote milieuverschillen. De uitwendig waarneembare aanpassingsvormen die daarvan de uitdrukking zijn worden modificaties genoemd en standplaatsmodificaties zijn het meest bekend. Ze betreffen vooral kenmerken van kwantitatieve aard (grootte, beharing, aantal bloemen) en uiten zich in de gehele plant, in tegenstelling tot de kwalitatieve kenmerken van architectonische aard (van bladstand of stengelbouw) die partieel zijn, en ook niet zoals in het geval van modificaties, in alle planten van een populatie optreden maar slechts in een gedeelte.

Genoom en milieu

"Er zijn genen, die ondanks de grootste verscheidenheid van omgevingsinvloeden, van het uitwendige milieu dus, onverstoort hun eigen weg volgen en direct op het door hen beoogde doel afgaan; er zijn ook genen van een meer weifelachtig karakter en wier resultaat dan in hoge mate van de levensomstandigheden afhankelijk



Figuur 18. Bloeiwijze van de Wilde kaardebol. Bij de nauw verwante Weverskaarde hebben de stekelige schutblaadjes in de bloemkop harde, haakvormig omgebogen punten.



Figuur 19. Hugo de Vries, die in de *Hortus Botanicus* van de Amsterdamse Universiteit uitgebreid onderzoek deed naar allerlei afwijkingen.

is" (SIRKS, 1946). Maar ook in die gevallen houdt het genoom de eindcontrole in de hand en is de invloed die van buiten doorkomt een als het ware door het genoom voorziene en in het mechanisme van de regulering geïntegreerde factor. Milieufactoren kunnen geen wezenlijke, eigen bijdrage leveren aan de totstandkoming van een organisme. "Sie können jedoch eine im Genom begründete Entwicklung auslösen, bzw. eine Entscheidung treffen zwischen alternativen, vom Genom vorbereiteten Möglichkeiten" (BRESCH, 1965). Zo kunnen genetisch aan elkaar gelijke bijenlarven zich tot werkbij of tot koningin ontwikkelen, afhankelijk van de stimulans van veel hormoonrijk voedsel. De ringworm *Ophrytocha* is in zijn jeugd stadium mannelijk en wordt daarna vrouwelijk. Door gebrek aan voedsel of door amputatie wordt het dier opnieuw mannelijk en vervolgens door voldoende voedsel weer vrouwelijk. De wisseling van zomer- en wintervacht bij Hermelijn en Sneeuwhoen berust eveneens op een alternatieve reactiemogelijkheid.

Verschuiven als klemdraai en band-

vorming zijn aan de zojuist gegeven voorbeelden gelijk, echter met het belangrijke verschil dat hierbij aan het organisme niet de vrije keus gelaten wordt in het bepalen van zijn gestaltevorming. Genetisch aan elkaar gelijke organismen vertonen daarom, ook onder dezelfde uitwendige omstandigheden, een verschillende reactie.

"Die ersten gründlich untersuchten Fälle dieser Art wurden von De Vries beschrieben. Eine Kardenart (*S. silvestris*) findet man in zwei Wuchsformen, nämlich in normalem Blatt- und Blütenstand (gestreckt) oder mit verdichten und spiralig gedrehten Stengeln. Dieses Merkmal folgt nicht den üblichen Vererbungsgesetzen, sondern ist offenbar umweltabhängig. Die Aussaat des gleichen Samens führt auf kargem Boden zu ausschließlich normalem Blattstand, auf üppigem Boden dagegen zu etwa 30 - 40% Spiralwuchs (H. de Vries, *Mutationstheorie* Bd. II Leipzig 1903).

Beide Symmetrieverbormen (Rechts- und Linksschrauben) kommen dabei vor. Es gelingt nicht, durch Selektion und Selbstbefruchtung den Spiraligen Anteil zu vergrößern" (BRESCH, 1965).

Tot slot

Dit manuscript sloot ik eind november jl. af. De dode stengels van de uitgeleefde Wilde Kaardebollen heb ik gerooid; de mooiste secundaire afwijkingen hangen op zolder. Het heeft nog nauwelijks gevoren en tientallen nieuwe rozetten ontwikkelen zich nog steeds, zolang de temperatuur dat toelaat, en af en toe als ik er langs loop bekijk ik ze met extra aandacht.

Dankwoord

Hierbij een woord van dank, allereerst aan het Natuurhistorisch Museum Maastricht waarvan ik zeer veel informatie mocht ontvangen. Verder aan drs. F. Adema van het Rijksherbarium in Leiden en aan dr. T.W.J. Galdella van de Vakgroep populatie- en evolutiebiologie van de Rijksuniversiteit Utrecht voor de gegevens die ik van hen mocht ontvangen inzake respectievelijk teratologie en chromosoomgetallen. Mijn dank gaat ook uit naar de heer J. Vermazeren voor de foto's en de tekeningen, en naar mijn zoon Jan voor de Engelse tekst van de samenvatting.

Summary

Biastrepis with *Dipsacus fullonum* L.

This article deals with biastrepis with Tease (*Dipsacus fullonum* L.), an example of which was found in 1980 in a population of about sixty specimens. Four years later biastrepis occurred again with one of the descendants and in 1986 a number of secondary anomalies was found. The author gives a historical survey of the development of morphological and genetic aspects, culminating in the "Theorie der Zwangsdrehung (1854) by Alexander Braun and in the "culture tests of the phenomenon" by Hugo de Vries (1884 - 1889). Phenomena like biastrepis are based on alternative reaction possibilities, anchored in the genotype of specific races. The result is that genetically similar individuals react differently to an identical environment.

Literatuur

- BRESCH, C., 1965. "Klassische und molekulare genetik".
 KONINGSBERGER, V., 1943. "Leerboek der algemene plantkunde".
 SIRKA, M.J., 1946. "Het geslacht, uitingen en oorzaken".
 STOMPS, THEO J., 1930. "Vijf en twintig jaren mutatie-theorie".
 VEER, PETRUS H.W.A.M. DE, 1969 "Leven en werk van Hugo de Vries".
 VRIES, HUGO DE, 1920. "Opera E. Periodicis Collata" Vol. V en VI.
 WERNER, PATRICIA A., 1975. "Prediction of fate from rosette size in Teasel (*Dipsacus fullonum* L.)"