

DE ZEEVONK

(*Noctiluca miliaris* Sur.)

(Vervolg en slot van blz. 374).

HET gedrag van de kern kan men zich op de volgende manier zeer aanschouwelijk maken. Stel, dat de trekkende kracht uitging van de beide halterbollen der sphaere, en bedenkt men, dat deze bollen stevig met het taaiere, de platgewordene kern als een kernhuid omgevende, protoplasma, verbonden zijn, dan ziet men gemakkelijk in, dat het ronde kernschijfje, voornamelijk aan twee over elkaar gelegen punten, wordt uiteengetrokken.

Maakt men nu van papier een ring, verkregen, door het papier langs twee concentrische cirkels weg te knippen; vat men nu dezen ring met beide handen aan twee tegenovergestelde kanten aan, en trekt men den ring langzaam uiteen,

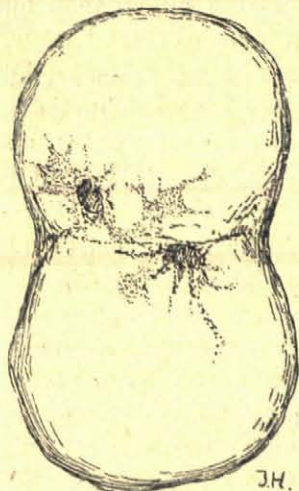


Fig. 11. Vorming van de insnoering, nadat de kern zich heeft gedeeld.

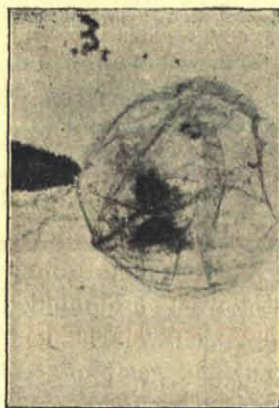


Fig. 11a. Foto van een zich deelend individu. Duidelijk zijn de beide kernen waar te nemen.
Foto C. KOPPENOL.

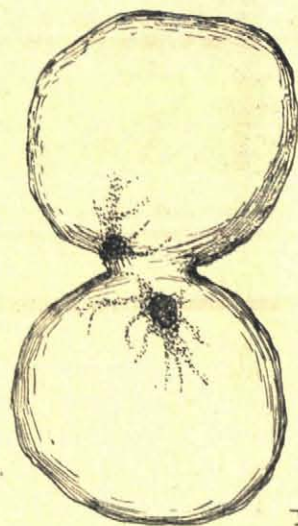


Fig. 12. De insnoering heeft bijna den graad van doorsnoering bereikt.

dan zal deze dezelfde vormveranderingen ondergaan, welke wij bij de kern waarnamen. Verbinden we de beide kanten, waar we den ring aanvatten, door een elastieken bandje, dan stellen onze handen de halterbollen, het bandje den haltersteel voor, en onze voorstelling is geheel beantwoordend aan het mechanisme van de kern van een zich deelende *Noctiluca miliaris*.

Nadat de kern zich gedeeld heeft, ontstaat ook een insnoering in den celwand van het bolletje, dat het lichaam van ons nachtluchtje vormt (fig. 11), en deze insnoering gaat eindelijk zoover, dat we van een doorsnoering moeten spreken (fig. 12): uit het moederdier zijn twee dochter-individuen ontstaan. Sommige auteurs meenen nu geconstateerd te hebben, dat uit het protoplasma

van de sphaere een nieuwe tentakel wordt gevormd; ik durf hier geen stelling te nemen. In elk geval vormen beide individuen na de deeling de organen, die we aan het begin van onze beschrijving hebben opgenoemd; dat ze uit protoplasma ontstaan, is zonder meer duidelijk; daar de sphaere een differentiatie van dat protoplasma vormt, en eerst ontstaat als de tentakel wordt ingetrokken, is het verband tusschen sphaere en tentakel wel waarschijnlijk, vooral waar men gemakkelijk kan aantonen, dat de sphaere steeds gevormd wordt aan die zijde van de kern, die naar den, nu ingetrokken, tentakel toe, gelegen was.

Door een aantal deelingen zijn inmiddels uit het door ons in observatie genomen individu in eenige dagen een 32-tal individuen ontstaan. Op een warmen, mooien dag, zoo een, welke gunstig is voor de massa-ontwikkeling van de nachtluchtjes, en zal eindigen met een avond, waarop de lichtende zee een betooverend schouwspel aan onze oogen ten toon zal spreiden, zien we plotseling de deelingen ophouden, en spelen zich geheel andere gebeurtenissen onder het microscoop af, welke ons plotseling het ontstaan van zoo talrijke individuen begrijpelijk doen worden.

We namen bij boven besproken gebeurtenissen aan, dat zoowel kern- als cel-protoplasma bij de deeling volkomen in twee gelijke helften verdeeld werden, zoodat de beide dochter-individuen elk precies evenveel verkregen. Dit was in werkelijkheid evenwel niet het geval, al zullen de verschillen tusschen de beide dochter-cellen nooit zoo groot geweest zijn, dat we ze met onze grove methoden zouden hebben kunnen waarnemen. Maar na een tiental deelingen zullen langzamerhand die verschillen zóó merkbaar zijn geworden, dat twee individuen, welke het grootste verschil in samenstelling verkregen hebben, zich ook niet geheel gelijk zullen gedragen. Het eene individu zal van het goede veel te veel, het andere veel te weinig gekregen hebben, beide zullen zich zeer onbehaaglijk gaan gevoelen. Er is slechts één middel mogelijk, om de verschillen weer op te heffen: een versmelten der beide individuen, gevolgd door een deeling, die het versmeltingsproduct weer zoo goed mogelijk in twee gelijke helften verdeelt. De natuur doet dus hier hetzelfde, wat we ook bij het rekenen doen, om het gemiddelde tusschen twee verschillende getallen te vinden: Gemiddelde van a en b is $\frac{a + b}{2}$.

We zien dus, hoe twee individuen zich met de celwanden tegen elkaar leggen; (fig. 13) na eenigen tijd schijnen nu ook de tentakels te worden ingetrokken (fig. 14), terwijl de protoplasmata uit de celwanden treden en zich vereenigen. Langzaam wordt het gedeelte van den celwand, dat nog tusschen de beide dieren gelegen is, opgelost, de deuk tusschen beide individuen wordt vlakker en vlakker, en soms vloeien de twee bolletjes geheel tot één grooteren bol samen, waarvan het volume overeenkomt met dat der beide individuen te zamen. Maar ook de kernen vloeien nu tot een enkele ineen; eerst in den laatsten tijd is dat samenvloeien bestudeerd kunnen worden: in 1917 kon Dr. van Goor voor het eerst met zekerheid constateeren, dat een dergelijke versmelting, welke *copulatie* genoemd wordt,

bij *Noctiluca miliaris* optrad, en ook ik kon in Augustus van hetzelfde jaar, en evenzeer in het voorjaar van 1918, eenige malen een copulatie tot het einde toe volgen, hoewel ik niet in staat was, na te gaan, wat er verder met het versmeltingsproduct gebeuren zou in vrijen toestand, daar de dieren niet zoolang in een kleine hoeveelheid zeewater, als voor isoleering noodzakelijk is, kunnen blijven leven. Daar het mij evenwel mogelijk was, duidelijk op de copulatie volgende stadiën uit de vangsten met het plankton-net te vinden en gefixeerd te bestudeeren, deed dat er minder toe. De beide kernen der versmeltende individuen ondergaan inwendig weer weinig verandering, doch het er omheen gelegen protoplasma trekt zich tot een sphaere samen. De beide sphaeren vloeien nu naar elkaar toe, de plasmastralen, welke tusschen beide ontstaan, verkorten zich schijnbaar, en eindelijk versmelten de beide sphaeren, terwijl zij de beide kernen steeds met zich hebben medegesleurd; de saamgesmolten sphaeren vormen nu een protoplasma-klompje tusschen de dicht bij elkaar gelegen kernen in, die nu ook langzaam elkaar naderen,

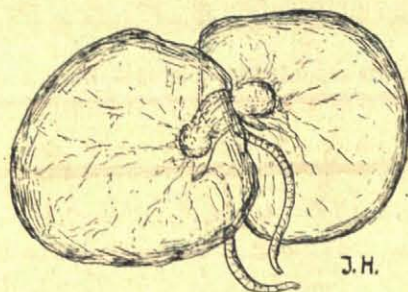


Fig. 13. Begin van een copulatie.
Duidelijk is de plasma-brug waar te nemen.

en, doordat de gemeenschappelijke sphaere in zijn binnenste een opening doet ontstaan, smelten de inhoud der kernen zonder meer te zamen. De kernen smelten dus hier op geheel analoge wijze te

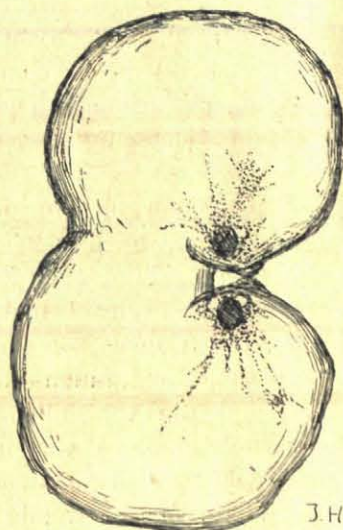


Fig. 14. Copulatie.
De tentakels zijn ingetrokken.

zamen als de beide individuen dat deden, indien we de sphaeren hier vergelijken met de naakte protoplasma-gedeelten bij de cytostomata. Na een versmelting der sphaeren zijn dus ook de „wanden” van de kernen versmolten, zoodat in dit versmolten gedeelte slechts een opening behoeft te ontstaan, om ook de kerninhouden te doen samenvloeien.

Langen tijd heeft er tusschen de geleerden oneenigheid bestaan over de gebeurtenissen, die nu volgen zouden op deze copulatie, indien het al bewezen was, dat zoo'n copulatie bij *Noctiluca* optrad.

Sommigen veronderstellen, dat — na de vereeniging, welke men een geslachtelijke zou kunnen noemen, als men aanneemt, dat de individuen, welke tot versmelting overgaan, inwendig zeer van elkaar verschillen — een lange rust-periode optreedt. Maar zulk een *rustende Zygote*, zooals het versmeltingsproduct bij andere een-cellige organismen genoemd wordt, is van *Noctiluca* nog nooit

gevonden, en het bestaan daarvan dus onwaarschijnlijk. Dan kan men veronderstellen, dat zoo'n samengesmolten individuen-tweetal als nieuwe eenheid een

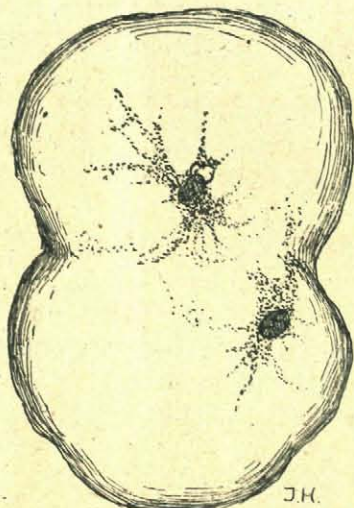


Fig. 15. Copulatie. De kernen hebben zich weer van elkaar verwijderd, zonder dat de scheidingslijn der individuen geheel verdwenen is.

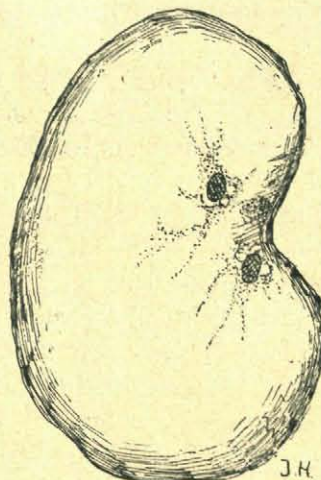


Fig. 16. Stadium met 2 kernen; de beide individuen, welke tot één versmolten, deden dit niet volledig; vandaar de eenzijdige insnoering.

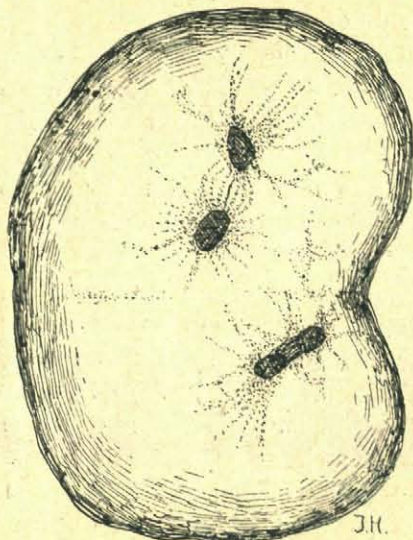


Fig. 17. Deeling van 2 tot 4, in een niet volledig versmolten exemplaar.

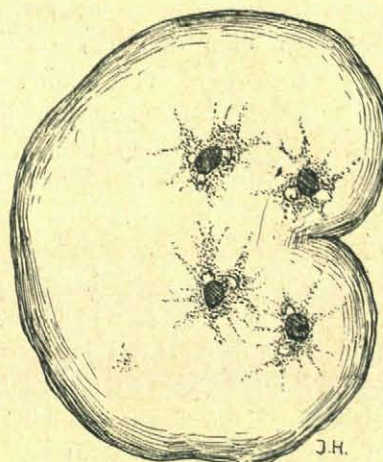


Fig. 18. Stadium met 4 kernen. Het individu vertoont nog zeer duidelijk, hoe het ontstaan is door versmelting van twee dieren.

leven begint, volkomen gelijkende op dat van de dieren, waaruit het ontstond, m.a.w. zich gewoon door deeling verder zal voortplanten, en 's nachts zijn lichtje

zal laten schijnen, als andere soortgenooten, een nieuwen tentakel zal vormen, en zich van een celmond zal gaan voorzien. Door statistische berekeningen kon Van Goor evenwel aantonen, dat een tot het gewone vegetatieve leven terugkeeren van het versmeltingsproduct niet mogelijk is; ik kan mij, door het vinden van tusschenstadia geheel bij Van Goor's meening aansluiten. Er moet dus een derde mogelijkheid als de ware kunnen worden aangenomen, welke mogelijkheid ik hier wil beschrijven, als ware ze aan een versmolten exemplaar uit onze cultuur verwezenlijkt. Zooals ik reeds zeide, heb ik verschillende verdere stadia kunnen vinden, welke ik, ter illustratie van de volgende te bespreken processen aan mijn artikel wil toevoegen (Fig. XV—XXIV). Reeds wees ik er op, dat in de meeste gevallen de versmelting der individuen zóó ver kan gaan, dat een volkomen bolvormig wezen er het resultaat van is, alvorens verdere veranderingen zichtbaar worden. Maar een enkele maal, en dat treedt vooral op bij de versmelting van zeer groote individuen, heeft de volmaking van den bol-

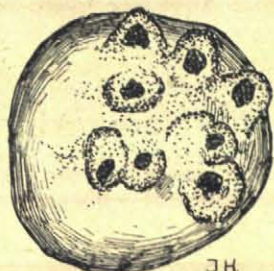


Fig. 19. Stadium met 8 kernen.

vorm zóó langzaam plaats, dat nieuwe veranderingen optreden, die nieuwe processen zullen inleiden, waardoor dan tevens het vorige proces wordt stopgezet; het individu houdt dan den vorm, dien het op dit oogenblik bezat. Deze vorm doet nog min of meer een vergevorderd stadium der versmelting herkennen (fig. 16—

18). Indien men dus aan zulke vormen veranderingen kan constateeren, overeenkomende met die, welke aan bolvormige exemplaren gevonden worden, dan kan men daaruit met groote kans van waarschijnlijkheid afleiden, dat die bolvormige individuen ontstaan zijn uit een versmelting van twee *Noctiluca*'s.

Maar tevens moet ik nog het volgende doen opmerken. We zagen, hoe ook de kernen der beide individuen tot één geheel versmolten. Nu heeft men bij nagenoeg alle zich geslachtelijk voortplantende levende wezens kunnen aantonen, dat in de kernen bepaalde elementen te vinden zijn, welke in aantal en samenstelling voor een bepaalde soort van levend organisme constant zijn. Indien nu twee kernen van zoo'n organismen-soort samenvloeien, bevindt zich in dat versmeltingsproduct dus het dubbel van het aantal dier elementen, dat in een enkele kern van de individuen dier soort doorgaans aanwezig is. Wil nu uit het vereenigingsproduct op één andere wijze een individu ontstaan, dat geheel de kenmerken der soort bezit, waartoe de dieren behoorden, welke het aanzijn gaven tot de Zygote, dan moet noodzakelijkerwijze dat dubbele aantal dier-elementen weer worden teruggebracht tot het normale, voor de soort constante, dus kenmerkende, aantal. Bij de meeste organismen is zoo'n *reductie* van dat aantal ook

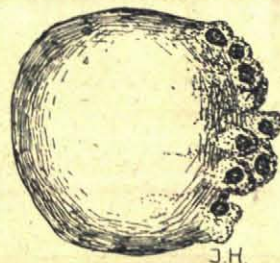


Fig. 19a. Stadium met 8 kernen, van terzijdege zien. Duidelijk zijn de protoplasma-heuvels waar te nemen, waarin de kernen gelegen zijn.

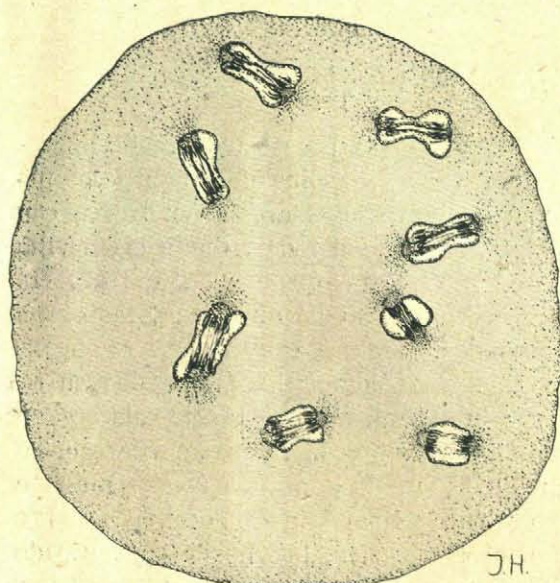


Fig. 20. De deeling van 8 naar 16. In eenzelfde individu zijn dus tegelijkertijd alle deulingsstadia aanwezig.

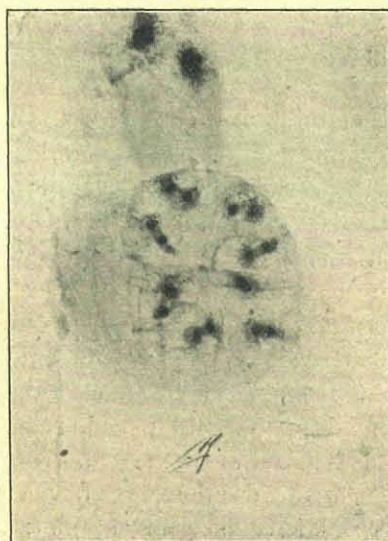


Fig. 20a. Foto van het exemplaar van figuur 20.
Foto C. KOPPENOL.

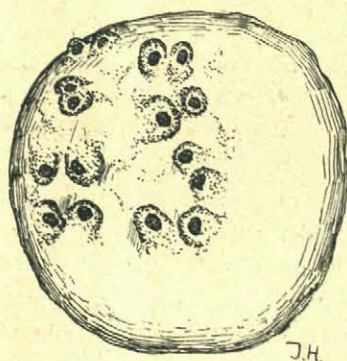


Fig. 21. Stadium met 16 kernen.

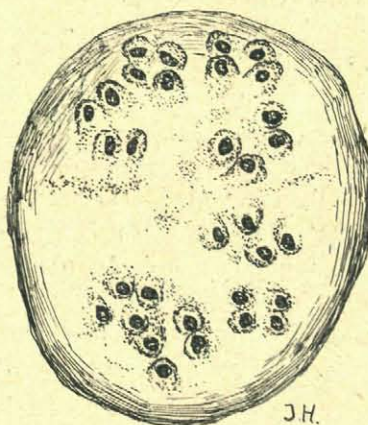


Fig. 22. Stadium met 32 kernen.
Duidelijk zijn hier 4 groepen, ontstaan uit de 4 eerste kernen, waar te nemen.

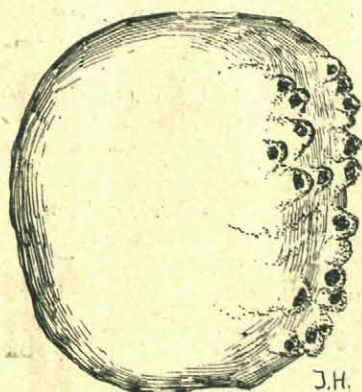


Fig. 22a. Stadium met 32 kernen, van terzijde gezien.

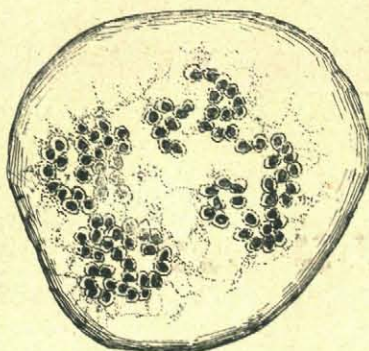


Fig. 23. Stadium van 64 op 128 kernen; weer zijn 4 groepen te zien.

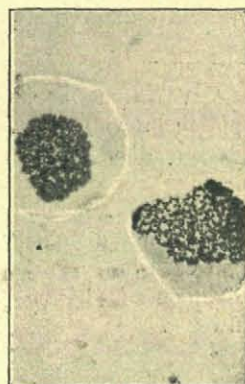


Fig. 24. Stadia met een groot aantal sporen.
Foto C. KOPPENOL.

geconstateerd, doordat een zgn. *reductie-deeling* optreedt. Deze reductie-deeling is meestal daardoor gekenmerkt, dat de duur van die deeling door zijn gecompliceerd verloop wat langer is dan die van een gewone. Daarenboven treden een aantal afwijkende processen op, welke karakteristiek voor de reductie-deeling bij een bepaalde soort van levende wezens zijn. We moeten dus goed opletten, of we deze reductie-deeling ook bij de veranderingen, welke nu in de Zygote van *Noctiluca miliaris* optreden, kunnen terugvinden.

Spoedig, nadat de vereeniging der kernen heeft plaats gehad, treedt de nieuwe, ook door versmelting ontstane, sphaere weer in zijn gewone functie als orgaan van de deeling der celkernen. Een tentakelvorming blijft nu achterwege, en van het min of meer bolvormige individu begint de kern zich zonder meer te deelen op de gewone, boven beschreven wijze. Maar van een deeling van het protoplasma is geen sprake; waar we hebben gezien, hoe bij de copulatie de protoplasmata der beide copuleerende individuen zich tot sphaeren om de kernen samentrokken, vinden we in de Zygote — het versmeltingsproduct — nog steeds het meeste protoplasma om de dubbelkern vereenigd en wel aan ééne zijde, dicht onder de celmembraan, gelegen. Het overige gedeelte van het meestal bolvormige lichaam is geheel doorzichtig en op het eerste gezicht heelemaal leeg, van protoplasma ontdaan.¹⁾ Nu vormt de celmembraan daar, waar de nu geheel gedeelde kernen gelegen zijn, twee kleine uitstulpingen, waarin de kernen met het hun omgevende protoplasma (sphaere) gedeeltelijk wegzinken. De kernen deelen zich weer, zoodat er nu van een der polen van ons bolletje 4 kernen in 4 geringe uitstulpingen komen te liggen, welke 4 kernen zich weer verdeelen, zoodat er acht ontstaan, en zoo gaat het door, totdat het aantal (theoretisch!) van 256 of van 512 is bereikt. Dan houdt het deelen der kernen op. Er zijn nu een groot aantal uitpuilinkjes van de celmembraan ontstaan, en in elk der uitpuilingen ligt een klein kerntje — waarvan de grootte het $\frac{1}{512}$ de deel van die der kern van de zygote bedraagt —, omgeven door een weinig protoplasma. Elk der uitpuilingen snoert zich nu af, vervormt zich tot een peervormig lichaampje, dat aan één zijde een kort uitsteeksel bezit, en aan de basis van dat uitsteeksel een zweefhaar of *flagellum* vormt, waarmede het vroeg of laat wegzwemt. Men neemt nu aan, en fig. XXV geeft een steun aan dat vermoeden, dat die wegzwemmende diertjes langzaam grooter worden, totdat ze de grootte en de gedaante van een normale

¹⁾ Van Goor meent, op het eerste gezicht de stadia, die er uit zien als twee aan elkaar geplakte individuen, zooals we die, zoowel bij deeling als bij copulatie, aantreffen, te kunnen onderscheiden. Hij zegt, bldz. 80 van zijn proefschrift: »De deelingstoestanden vertoonen een duidelijke scheidingslijn van protoplasma. De kernen liggen dicht bij die scheidingslijn. Bij toestanden van copulatie gaan de beide helften zonder scheiding in elkaar over. De kernen liggen verder uit elkaar.» Met deze meening van Van Goor kan ik mij geenszins vereenigen: mijne ervaringen in dezen hebben mij een dergelijk verschil tusschen copuleerende en deelende individuen *niet* leeren kennen. Op bepaalde oogenblikken zijn uiterlijk geheel geen verschillen aanwezig.

Noctiluca miliaris bereikt hebben; het uitsteeksel zou tot tentakel, een klein groefje tot celmond, en het zweephaar tot het flagellum van het volwassen dier uitgroeien. Deze zweepwezentjes, welke nu in zoo grooten getale uit de Zygote ontstaan, en welke men den naam van *sporen* geeft, schijnen vooral op den bodem der zee uit te groeien; ik vond tenminste jonge stadiën steeds in het bezonken gedeelte van het plankton. De sporenvorming is de oorzaak van de plotselinge ontwikkeling van de *Noctiluca's* in het plankton in het voorjaar; doordat de protoplasma-deeling bij deze kerndeelingen achterwege blijft, kunnen zij veel sneller achter elkander plaats hebben.

En nu onze reductie-deeling? Bij de hogere levende wezens wordt de reductie-deeling meestal, zooals gezegd, daaraan herkend, dat zij van het gewone type afwijkt. Nu zijn er steeds twee mogelijkheden open: de reductie-deeling heeft

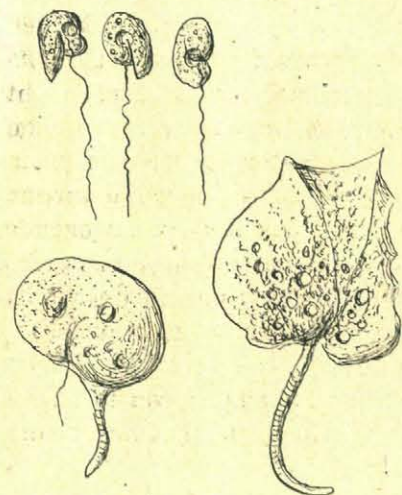


Fig. 25. 3 vrije sporen, en 2 half uitgegroeide individuen.

plaats, vóórdat een bevruchting optreedt, dus preventief, of wel de deeling treedt eerst op, nadat het dubbel aantal de kern-elementen ontstaan is, dus ná de bevruchting. Het eerste type vindt men bij de hogere, het laatste bij de lagere levende wezens het meest vertegenwoordigd. Er zijn nu bij *Noctiluca* geen bewijzen voorhanden, die pleiten voor een preventieve reductie-deeling. Men moet haar dus zoeken in een der deelingen, welke leiden tot sporenvorming. Nu is er bij die sporenvorming één deeling, die van de overige eenigszins afwijkt, en het is dus niet onmogelijk, dat het deze deeling is, waarin de reductie, door een verdeeling der elementen van de moeder-kern over de dochter-kernen zonder voorafgaande deeling in tweeën dier elementen, optreedt. Dit is de deeling, waarbij de acht gevormde kernen zich

verdeelen tot het aantal zestien (fig. 20, 20a). Verschillende gronden brachten mij er toe, tot deze hypothese over te gaan.

1°. Door het ingewikkelder verloop duurt een reductie-deeling langer dan een gewone; indien we dus een groot aantal verschillende stadiën aantreffen in eenzelfde vangst, zullen die stadiën, welke het langst bestaan blijven, ook het meest vertegenwoordigd zijn. Werkelijk is dat bij de deeling van 8 op 16 ook het geval; dit stadium vindt men steeds in grooter hoeveelheid in een plankton-monster vertegenwoordigd dan de overige stadiën; ook v. Goor beeldt juist *dit* stadium af als voorbeeld voor een deeling der kernen, en dit zal wel niet geheel toevallig zijn!

2°. Terwijl de deelingen van de stadiën tot dat met 8 kernen steeds door overgrootte hoeveelheid van sterkkleurende stoffen na fixatie en kernkleuring

moeilijker te bestudeeren zijn, zijn deze deeling van 8 op 16 kernen en de daaropvolgende steeds veel helderder en gemakkelijker te bestudeeren; het is, alsof de kernen na deze deeling minder chromatine bevatten!

3°. De deeling van 8 op 16 is steeds veel nauwkeuriger na te gaan dan alle andere, waarom ik haar ook in haar geheel afbeeld (fig. 3—11¹⁾). Is de deeling voltrokken, dan blijkt, hoe de ontstane sphaere zeer rijk aan chromatine geworden is. Waar we bij andere eencellige wezens en ook bij vele hoogere planten en dieren bij de reductie-deeling een uitstooten van kernsubstantie kunnen waarnemen, pleit ook deze bevinding voor de juistheid der hypothese, die ik overigens nog geenszins zoo bewezen acht, dat ik haar voor waarheid zou durven laten doorgaan. Hoogstens heeft zij eenige mate van waarschijnlijkheid.

Men heeft in het feit, dat de zwerm-sporen van *Noctiluca miliaris* zeer veel gelijkenis vertoonen met een veel in het plankton voorkomende andere groep van zweepwezentjes, nl. die der *Dinoflagellata* (bv. *Gymnodinium*), aanleiding gevonden, om, indachtig de biogenetische hoofdwet van Haeckel, *Noctiluca* van deze *Dinoflagellata* afgeleid te denken; met eenige, minder veelvuldig voorkomende, soorten wordt *Noctiluca miliaris* dan vereenigd tot de *Cystoflagellata*. Maar met Doflein geloof ik niet, dat de bewijzen voor de juistheid van deze systematische plaats voor *Noctiluca miliaris* van veel waarde zijn²⁾. Moge het schrijven van dit artikel ook anderen, in het bezit zijnde van een microscoop en dicht bij zee wonende, er toe brengen, eens een kijkje te nemen, niet alleen in het leven van dit ééne wezentje, dat zooveel licht in de duisternis verspreidt, maar ook in die wereld van wonderen, die men heden ten dage het „plankton” noemt. Nog zoovele der plankton-organismen zijn niet alleen weinig bekend, maar ook is hun levenswijze meestal nog niet bestudeerd, zooals dat met *Noctiluca* wel het geval is. Moge ons nachtluchtje de lamp zijn, waarmede vele geheimen in het leven dier wondere plankton-organismen opgehelderd worden!

's-Gravenhage.

J. HOFKER.

LITTERATUURLIJST.

Bütschli, 1889, Cystoflagellaten. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 1, Abt. 1, bldz. 1030--1097.

Doflein, 1916. Lehrbuch der Protozoenkunde, 4 Aufl., bldz. 633--635.

Goethart en Heinsius, 1892. Biologie van *Noctiluca miliaris*. Referaat in het Verslag Zool. Station, 1892.

Van Goor. *Noctiluca miliaris*. Sur., eene cytologische studie, Acad. Proefschrift, 1917.

¹⁾ Men denke er dus wel aan, dat in de figuren III—VIII en in fig. X afgebeelde deelings-schema's eigenlijk een bijzonder type van deeling doen zien welke type misschien van het normale eenigzins afwijkt.

²⁾ Ehrenberg beschreef in 1834 ons nachtluchtje onder den naam van *Mammaria scintillans* als een klein kwalletje. Eerst E. van Beneden stelde in 1843 vast dat *Noctiluca* tot de eencellige wezens behoorde, en Bütschli gaf in Bronn's „Klassen und Ordnungen des Tierreichs” de eerste volledige monografie, in 1889.