



NEDERLANDS TIJDSCHRIFT VOOR VELDBIOLOGIE
OPGERICHT DOOR E. HEIMANS, J. JASPERS Jr EN JAC. P. THIJSSE

De regel en de onregelmatigheid

J. HEIMANS.

Amateur-floristen, die er plezier in hebben ieder jaar weer hun nieuwe vondsten met een Flora precies op naam te brengen, zullen zich nauwelijks meer herinneren hoe ze zich in den beginne vaak geërgerd hebben aan onscherpe tegenstellingen in de determineertabellen.

Er is een zekere oefenperiode nodig om zulke lijsten naar hun bedoeling te leren hanteren, en in te zien dat de onzekerheid niet aan tekortkoming van de Flora moet worden verweten, maar inherent is aan het wezen van de levende objecten.

Dat geldt ook voor de schijnbaar wèl concreet en precies opgegeven onderscheidingen, zoals die van getal en maat. Als een bloem of blad van 10 tot 15 mm breed mag zijn, komt er, bij enig zoeken, altijd wel

een te voorschijn, die onder of boven de limieten uit valt.

Toch kan men in zo'n opgave die limieten niet buiten zekere proporties gaan verruimen; maar welke zijn die proporties? Dat we daarbij uitzonderingen moeten negeren, en ons aan de normale regel houden, is geen antwoord op die vraag. De kernvraag is immers juist: waar eindigt de regel en waar beginnen de uitzonderingen?

Het adagium „uitzonderingen bevestigen de regel” is hierbij van reële betekenis, als we die zegswijze zó interpreteren, dat de regel wordt bepaald door het tellen en meten van de uitzonderingen; dan natuurlijk niet alleen rekening houdend met uitschieters, maar met alle, ook de „normale” individuele gevallen.

Deze en dergelijke redeneringen hebben een belangrijke rol gespeeld bij het uitwerken van methoden voor experimenteel erfelijkheidsonderzoek, maar zijn ook van betekenis voor het probleem dat ons hier bezig houdt: het onderkennen en beschrijven van constante soortkenmerken.

Fundamenteel was in dit opzicht de studie van W. Johannsen getiteld: „Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien (1903). Johannsen werkte — baserend op de inzichten over erfelijkheid en soortvorming van Hugo de Vries — o.a. met bonen, waarvan maten en gewicht van de zaden als specifiek kenmerk werden onderzocht.

Zuivere lijnen zijn de door herhaalde in-teelt verkregen absoluut constante stammen, zonder interne erfelijke variabiliteit.

In de natuur hebben we te maken met populaties, die in de regel bestaan uit een menigte van zuivere lijnen, welke in vele opzichten stapsgewijs, gradueel, van elkaar verschillen.

Van eminent belang — zowel voor de veredeling van cultuurgewassen door middel van selectie, als voor theoretisch inzicht betreffende soortvorming en evolutie — is het onderscheiden van erfelijke, tegenover niet-overerfbare variabiliteit. Binnen één zuivere lijn zou geen erfelijke variabiliteit aanwezig zijn.

Men drukt dit uit in een grafiek, door van een meetbare of telbare eigenschap de graduele waarden horizontaal en de gevonden aantallen individuen van iedere waarde verticaal uit te zetten. Er ontstaat dan een curve met een duidelijke top. Die top zou de eigenlijke „bedoelde” waarde van de erfelijke eigenschap markeren, met rechts en links de door gunst of ongunst van de omstandigheden veroorzaakte plus- en minusvarianten.

Door toepassen van mathematische en statistische berekeningsmethoden zijn uit dit

principe biometrische formules afgeleid voor wetenschappelijke bestudering van de variabiliteit. Die kunnen van grote waarde zijn bij genetisch onderzoek en in de cultuurpraktijk, maar bieden voor onze floristisch-systematische moeilijkheden weinig soelaas. Daar hebben we minder van doen met mathematische formuleringen dan met tekortschieten en onnauwkeurigheid bij het waarnemen, meten, tellen, registreren en verwoorden van de feitelijke gegevens.

Omgekeerd kunnen we ook niet zómaar door het opmaken van een grafiek concluderen tot al of niet enkelvoudig en constant overervend soortkenmerk.

Meer dan aan de formules der biometrica hebben wij aan enig inzicht in de oorzaken en ontstaanswijze van de variaties.

Het begrip van de „reine Linie” gaat in beginsel eigenlijk terug op de klassieke, aan de Platonische wijsbegeerte ontleende tegenstelling tussen de hypothetische „idee” van een kenmerk, en daar tegenover de realisering ervan in de afzonderlijke levende individuen.

De moderne moleculaire genetica heeft de metafysische „idee” weergevonden in de fysisch-chemische nucleïnezuur-code, DNA in de celkern-chromosomen, en traceert de realisering daarvan tot zichtbare eigenschap via decodering, transport, aminozuurbinding, eiwitsynthese. Maar voor het totstandkomen van een systematisch kenmerk, zoals de bladvorm, moet dan nog een lange reeks van morfogenetische processen worden verondersteld. Ook deze zullen ongetwijfeld langs chemische weg worden geïnduceerd en bijgestuurd. Er staat ons echter voorshands niet een zo gedetailleerde biochemische analyse en beeldreportage ter beschikking van de causale sequentie in deze groei- en ontwikkelingsprocessen. We zullen het moeten doen door vergelijkend observeren van de zichtbare eindfasen, steunend op

de uitkomsten van microscopisch histogenetisch onderzoek van de jongste stadia.

De eerste zichtbare aanleg voor een blad doet zich voor als een klein heuveltje of richeltje zijdelings aan de groeisps binnen in de eindknop. Daaruit ontwikkelt zich het blad door lange reeksen van opeenvolgende celdelingen en celstrekking.

De richting, volgorde en aantal van de celdelingen in de verschillende weefsels bepalen de uiteindelijke gedaante en structuur van het blad.

Uitwendige omstandigheden hebben daarop natuurlijk ook hun invloed, bv. luchtvochtigheid en licht tijdens het ontplooien van het blad; vóórdien ook al de toevoer van water en voedsel naar de groeisps en bladkiem. De buitenste cellenlagen van groeisps en

blad-primordium behouden een zekere mate van onafhankelijkheid tegenover het inwendige, maar zijn toch daarmee onverbreekelijk verbonden. Eigenlijk is iedere afzonderlijke cel tegelijkertijd „milieu” voor de naburige, en wederkerig.

Het wordt bij dit alles moeilijk de principiële tegenstelling vol te houden tussen de erfelijke eigenschap als zodanig en de variatie daarop ten gevolge van milieu-invloed. Terwijl iedereen overtuigd is van de waarheid van het spreekwoord „geen twee bladen van een boom zijn gelijk”, zullen we toch niet aarzelen, één enkel voorgelegd blad te herkennen als een beukeblad. Twijfel komt pas op bij extreem afwijkende gevallen: té lang, té smal, té scheef, té veel ingesneden.

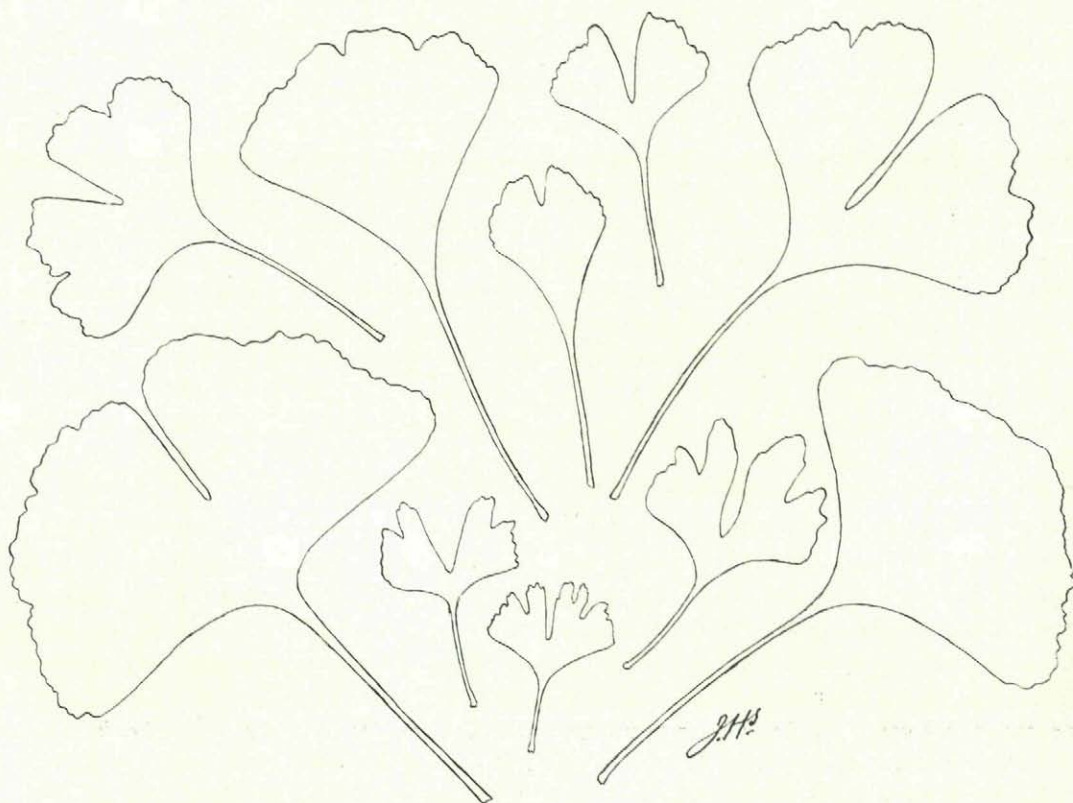


Fig. 1. Tien variaties op het thema Ginkgo-blad.

Dit wil dus zeggen, dat wij ons door ervaring een intuïtief beeld hebben eigen gemaakt van „het beukeblad”, zowel van het gemiddelde type (de „idee”) als van de toelaatbare variatiebreedte.

Het zou misschien mogelijk zijn dit intuïtieve beeld weer te geven in een tekening, beter nog in een reeks van tekeningen. Wellicht zou zelfs aan de hand van die tekeningen ook een, toch wel zeer subjectieve, beschrijving kunnen worden opgesteld.

De meer objectieve, maar misschien niet altijd betere benadering door het opmaken van een curve, berust op de veronderstelling dat de top van de curve de eigenlijke waarde van het kenmerk aangeeft, doordat de variaties naar boven en naar beneden tegen elkaar opwegen. De niet-erfelijke variaties zouden dus slechts door toeval-effect veroorzaakte schommelingen zijn om een vaststaand gemiddelde.

Deze voorstellingswijze is bepaald te simplistisch, vooral omdat de gebruikelijke onderscheidingskenmerken niet altijd als enkelvoudige eenheden kunnen worden behandeld. Om bv. de vorm van „het beukeblad” op die manier vast te leggen zouden we aparte curven moeten opmaken voor lengte, breedte, plaats van de grootste breedte, enz. Die afzonderlijke maten variëren echter niet helemaal onafhankelijk van elkaar, en hoe ze elkaar beïnvloeden is niet zomaar te bepalen.

Een opvallend sterke variabiliteit bij een toch steeds onmiskenbaar vaststaand grondtype vertonen bijvoorbeeld de bladen van Ginkgo.

Deze merkwaardige boom, in het wild helemaal niet meer voorkomend, maar in China en Japan sedert oude tijden in tempeltuinen gekweekt en thans daar nog algemeen in cultuur, is reeds in de 18e eeuw naar het Westen geïmporteerd en in botanische tuinen en grote buitenplaatsen vaak

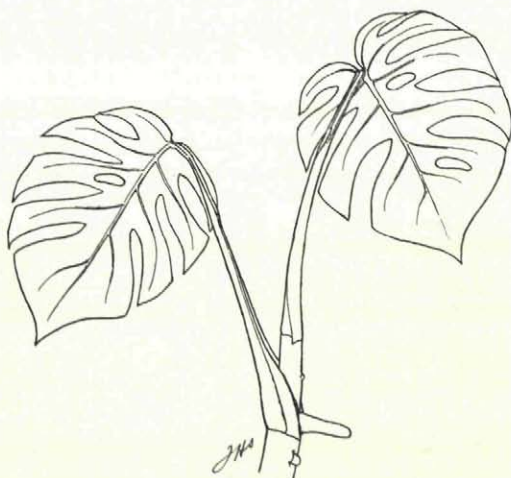


Fig. 2. *Symmetrische asymmetrie*. *Monstera deliciosa*, *Gatenplant*.

als indrukwekkende bezienswaardigheid vermaard.

Juist de heel aparte bladvorm inspireerde niet alleen Japanse tekenaars tot natuurgeloue en gesymboliseerde verwerking, maar ook Westerse kunstenaars. Bekend is het gedicht van Goethe over „Dieses Baumes Blatt, der von Osten meinem Garten anvertraut...”

In sommige nieuwe wijken van Amsterdam zijn jonge Ginkgo's als straatbeplanting aangewend, waar ze door de krachtige groei van hun slanke takkenstelsel, met gelijkmatig, fraai dofgroene bladen-bekleding, heel goed voldoen.

In de plantensystematiek is Ginkgo een der grote figuren, als enig overgebleven vertegenwoordiger van een aparte, sedert het Paleozoïcum (Perm) geïsoleerde stam van naaktzadige gewassen, door alle tijdvakken heen als fossiel herkenbaar aan de blad-vorm.

Door deze oeroude systematische isolering, tot levend fossiel, zal van erfelijke variabiliteit binnen de soort weinig of niets meer zijn te verwachten.

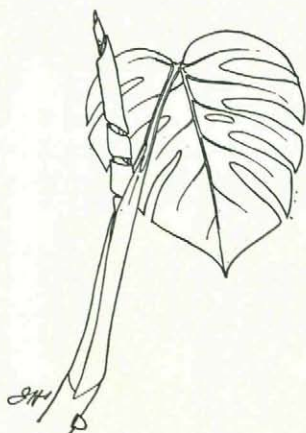


Fig. 3. *Monstera*, *Gatenplant*. Het ontluiken van een nieuw blad.

De variatie in bladvorm blijkt echter juist bijzonder groot te zijn.

De vergelijking met een waaier is heel passend, als men denkt aan een Japanse waaier, die breed uitgevouwen kan zijn tot meer dan 180°, en smal toegevouwen tot een scherpe hoek van minder dan 30 graden.

Duidelijk blijkt al direct, dat de breedte van de waaier als kenmerk onafhankelijk varieert van de lengte. Evenzo de diepte van de mediane insnijding, soms tot bijna in de voet, en weerszijds van secundaire insnijdingen begeleid, soms heel ondiep, zelfs geheel ontbrekend.

Er moet echter toch een regeling achter die variatie schuilen, want aan sommige takken of takgedeelten staan alleen smalle bladen, terwijl op andere plekken uitsluitend heel brede waaiers bij elkaar zitten.

Blijkbaar komt het er op neer, dat de smalle en de diep ingesneden bladen vooral aan snel groeiende gestrekte twijgen staan, terwijl de dwergloten veelal breder bladen produceren.

Dit verband is niet vanzelfsprekend; het uitgroeien van een scheut gebeurt immers door het strekken van stengel-internodiën, tussen en in principe onafhankelijk van de bladen.

Er is nog een heel speciale bijzonderheid van het Ginkgo-blad, die hier bij meetelt, de nervatuur. Van de bladvoet af lopen de zeer talrijke, zich voortdurend vorksgewijs vertakkende nerven door tot aan de bovenrand; ze zijn alle gelijkwaardig; zijnerven en dwarsverbindingen ontbreken.

Alles wijst er op dat het meer of minder ver uitgroeien van de nerven de preciese bladvorm heeft bepaald, en niet omgekeerd. De veronderstelling, dat bij de ontwikkeling van het blad de nerven een primaire invloed hebben op de bladvorm, sluit aan bij de hypothetische voorstellingen over de oorsprong van bladen bij de zaadplanten, volgens de Teloomtheorie.

De alleroudste primitieve landplanten bezaten nog geen bladen, alleen dichotoom vertakte opgaande stengels. Bij sommige typen differentieerden zich, ten dienste van de assimilatie, platte, herhaaldelijk gevorkte zijspruitjes aan de hoofdstengels.

Vleugelvormig verbrede zomen langs de gaffeltakjes en zwemvliesvorming er tussen, maken van zo'n „teloom” een primitief soort blad met gaffelend vertakte nerven, al dadelijk zo als die van het Ginkgo-type.

Dwarsverbindingen, die van het hele nervenstelsel een samenhangend netwerk maken, markeren een veel verdere ontwikkelingsstap. Ook onder recente plantenfamilies van veel progressievere allure dan Ginkgo, zijn er waar dwarsverbindingen tussen de nerven van het blad geheel ontbreken; zo bij *Phylodendron*-soorten onder de Araceeën.

Sommige soorten van dit Zuid-Amerikaanse geslacht zijn ons beter bekend dan de inheemse Aronskelk en Slangewortel, althans gemakkelijker ter beschikking, als kamerplanten. Bij de verwante *Monstera* (Gatenplant) en *Scindapsus* (Zilverrank) zijn wel dwarsnerfjes aanwezig, maar niet sterk ontwikkeld.

Die Araceeën vertonen ook vaak duidelijk

de invloed van de groei der nerven op de variërende gedaante van het blad. Maar bij deze hoog ontwikkelde Monocotylen-familie is het nervenstelsel op veel verfijnder wijze opgenomen in de totale architectuur van het blad dan bij de archaïstische Ginkgo-bladen. Daardoor verloopt die variërende invloed niet zo ongeremd en incidenteel, maar volgens een, in de soortseigen bouwstijl van het blad ingepaste lijn. Er heerst dan ook een bepaalde regelmaat in de onregelmatigheden van de bladvorm.

Op instructieve wijze, als in een schoolvoorbeeld, krijgen we dit gedemonstreerd door ons monumentale kamersieraad, de Gatenplant, *Monstera deliciosa*, zo rijk aan excentrieke morfologische stijl-elementen (zie D.L.N. 64e jaargang, afl. 3).

De nieuwe bladen schuiven in opgerolde toestand te voorschijn uit de „steel” van het bovenste blad. Ze ontwikkelen zich verwonderlijk snel; in enkele dagen is het hele blad volgroeid en stevig uitgestrekt. De eigenlijke groei, de opbouw, was natuurlijk al lang van te voren tot stand gekomen.

De gaten en zijdelingse insnijdingen liggen midden tussen de primaire zijnerven. Ze zijn ontstaan doordat het jonge bladweefsel daar ter plaatse de sterke strekkingsgroei van de nerven-in-aanleg niet heeft kunnen volgen en is afgestorven. De eerste, kleine, bladen van een jonge plant of jonge zijspruit hebben in het geheel geen insnijdingen of gaten. Daar heeft het hele veld van concurrerende

onderdelen de wedren kunnen volbrengen. Ook de opvallende asymmetrie der bladen kunnen we op deze wijze trachten te verklaren. De naar elkaar toe gekeerde kanten — afwisselend rechter- en linkerhelft van de op-eenvolgende bladen — zijn kleiner en hebben minder, en minder diepe insnijdingen, ook minder gaten. Deze kant heeft in de opgerolde knoptoestand buiten gelegen en heeft daardoor de groei het eerst gestaakt; de andere kant kon zijn groei langer voortzetten, waardoor blijkbaar de opgelopen achterstanden werden vergroot. De grootste blad-helft had ook het eerst een zijnerf gekregen. Een dergelijke wedloop van concurrerende processen zullen wij ons wel altijd moeten voorstellen bij de groei en ontwikkeling der organen van plant of dier.

Vergelijken met de gang van zaken bij een ingewikkeld menselijk bouwwerk, een gotische kathedraal of modern torenflatgebouw, lijkt niet erg toepasselijk. De verhouding tussen planning en uitvoering ligt daar toch wel wezenlijk anders. Misschien is er meer gelijkenis te vinden met het componeren en uitvoeren van een symfonie.

Een afdoend antwoord op de vraag, hoe, bij onze soortbepalingen, een erfelijk kenmerk te onderscheiden van niet-erfelijke variaties, hebben we hiermee niet bereikt. Echter, een beter inzicht in de strekking van een dergelijke principiële vraag is soms wel zo belangrijk als het verkrijgen van een sluitend antwoord.

Inventarisatie van de in 1969 in Nederland broedende Kluten

S. T. TJALLINGII.

Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Bericht nr. 10.

De Kluut moet tegenwoordig gerekend worden tot de vogelsoorten in ons land waar-

van de bestaansmogelijkheden in sterke mate worden aangetast. Onze belangrijkste klu-