

OVER DE ONTWIKKELINGSGESCHIEDENIS EN DEN AARD

VAN HET

INDUSIUM DER VARENS

DOOR

Dr. W. BURCK.

(*Plaat I en II*).

UITTREKSEL. ¹⁾

Bij de systematische rangschikking der varens heeft men reeds vóór Linnaeus een groote waarde gehecht aan de uiterlijke hoedanigheden van het indusium, hetgeen niet te verwonderen is wanneer men nagaat hoe zeer het verschillen kan in vorm, plaatsing met betrekking tot de nerven, wijze van zich te openen en stand ten opzichte van het receptaculum.

Presl²⁾ maakte wegens deze verschillende hoedanigheden allereerst een onderscheid tusschen een indusium verum en spurium en dit voorbeeld werd door de latere schrijvers algemeen gevolgd, alhoewel deze juist niet dezelfde beteekenis aan deze woorden hechtten.

Het indusium verum beschreef Presl als een bladachtig orgaan, analoog aan de bractee, hetwelk op jeugdigen leeftijd groen en saphoudend is, maar later uitdroogt en vliezig wordt.

¹⁾ Voor de geschiedenis van dit onderwerp zoowel als voor nadere bijzonderheden aangaande de ontwikkelingsgeschiedenis, verwijs ik naar mijne onder denzelfden titel verscheenen dissertatie. (Haarlem 1874¹).

²⁾ Tentamen Pteridographiae seu etc. 1856, p. 22—26.

De latere schrijvers hielden het evenwel voor een eenvoudig aanhangsel van de epidermis, hetwelk meestal zijn oorsprong neemt van de nerf, aan de ondervlakte van het blad.

Over het indusium spurium was men het nog minder eens.

Presl hield het voor de toegevouwen, droogvliezig geworden bladrand, die op de onderzijde de capsulae draagt.

De latere schrijvers hebben meestal een verschillende opvatting van dit orgaan, doch komen hierin met elkander overeen, dat zij de definitie van Presl verwerpen en niet spreken van de capsulae, die daaruit hun oorsprong nemen.

Fée ¹⁾ houdt het voor eene verlenging van de opperhuid van de beide bladvlakten en Mettenius ²⁾ beschrijft het als een bladtand of ingerolde bladrand, die op de onderzijde van stomata voorzien is.

De latere schrijvers als Hooker, Moore en Lowe wijken in hunne opvatting weinig af van Mettenius.

Het gemis aan eenstemmigheid, aangaande de beteekenis der woorden verum en spurium werd veroorzaakt door oppervlakkigheid van onderzoek.

De ware aard van een orgaan kan alleen worden afgeleid uit de wijze waarop en het weefsel waaruit het zich ontwikkelt en indusia, die oogenschijnlijk van gelijken aard zijn, kunnen in ontwikkelingswijze ver van elkander afwijken.

De ontwikkelingsgeschiedenis lag nog zeer in 't duister en het is te verwonderen, dat men zoo weinig acht daarop geslagen heeft, vooral daar juist de ontwikkelingswijze van het indusium van veel gewicht kan zijn bij de rangschikking der varen s naar hunne verwantschappen. ³⁾

Ik heb mijn onderzoek gesplitst in twee deelen: het eerste handelende over het zoogenaamde indusium verum en het andere over het zoogenaamde indusium suprium. Onder het woord *zoogenaamd* bedoel ik dan, datgene wat in de systema-

¹⁾ A. L. A. Fée, Genera filicum 1850—52.

²⁾ Mettenius, Filices horti botanici Lipsiensis 1856.

³⁾ Zie Dr. K. Prantl Vorläufige Mittheilung über die verwandtschafts verhältnisse der Farne. Würzburg Juli 1874.

tische werken indusium verum of spurium genoemd wordt voorloopig in 't midden latende of het onderzochte plantendeel werkelijk mag aanspraak maken op den naam, dien men er aan gegeven heeft.

Ten slotte hoop ik dan terug te komen op de betekenis dier woorden en de waarde van hare onderscheiding.

Mettenius verdeelt de varens naar den vorm van het sporangium en den sorus in 7. Families:

Polypodiaceae, Cyatheaceae, Marattiaceae, Osmundaceae, Schizaeaceae, Gleicheniaceae en Hymenophyllaceae.

Van deze 7 families bezitten slechts de Polypodiaceae, Cyatheaceae en Hymenophyllaceae een werkelijk indusium.

De meest verschillende vormen vindt men bij de Polypodiaceae.

I. INDUSIUM VERUM.

Ten opzichte van den stand van het indusium verum met betrekking tot het receptaculum kan men een onderscheid maken tusschen:

- a. Indusium laterale.
- b. Indusium superum.
- c. Indusium inferum.

a. Indusium laterale.

De zijdelings aan het receptaculum bevestigde indusia zijn verreweg de eenvoudigste van allen. Ik onderzocht het bij *Asplenium heterodon*, *Blechnum glandulosum* en *Woodwardia radicans*.

Al deze geslachten bezitten lineaire sori, die in mindere of meerdere uitgebreidheid langs de fertiele nerven verlopen. De indusia, die deze sori overdekken nemen hun oorsprong

uit diezelfde nerven en wel zoodanig dat de vrije zijden steeds naar denzelfden kant gekeerd zijn.

De sorus is bij alle drie geslachten in een indrukkel van de onderste bladvlakte gelegen. De veranderingen, die de fertiele nerf bij deze geslachten ondergaat zijn gering en bepalen zich voornamelijk tot de ligging daarvan, in zooverre zij de onderste bladvlakte naderen, zoodat die zijde, die den sorus draagt, vrij aan den rand van het bladindruksel te voorschijn treedt.

Het parenchijn boven de fertiele nerf verheft zich behalve bij *Asplenium* slechts weinig boven de bladvlakte. Dit geschiedt door eene celdeeling, die eerst uitgaat van de epidermiscellen, maar later ook plaats vindt in de onder de epidermis gelegen cellen.

Hierdoor ontstaat nu het receptaculum.

Fig. 1. Stelt voor de doorsnede van een zeer jong fertiel blad en wel loodrecht op het receptaculum bij *Asplenium heterodon*.

a. is de epidermis van de ondervlakte der lamina; bij *a.* vindt men later den vaatbundel. Het indrukkel van de bladvlakte is hier zeer duidelijk te zien. De cel *b.* is eene van de reeks van cellen, waaruit het indusium zijn oorsprong neemt; uit de cel *c.* ontstaat door deeling de bodem van den sorus waaruit de sporangia hun oorsprong nemen.

Het indusium ontstaat op zeer eenvoudige wijze, die op de doorsnede gemakkelijk is na te gaan.

De cel *b.* neemt spoedig in omvang toe en deelt zich dan in twee dochtercellen door een wand evenwijdig aan den rechter zijwand.

De topcel groeit nu verder voort om zich op nieuw te deelen. Door herhaling van dit deelingsproces ontstaat nu eene rij van cellen als doorsnede van het indusium (Zie fig. 2).

De zoo gevormde segmenten blijven meestal verder ongedeeld; somtijds evenwel wordt het indusium aan de basis twee cellen dik.

Door sterke intercalaire deeling van de cellen boven den vaatbundel gelegen, wordt het indusium bij *Asplenium* als het ware naar voren geschoven (fig. 3).

Het indusium van de epidermis afgelicht en in zijn geheel beschouwd, doet zich voor als een eenvoudige membraan, bestaande uit groote onregelmatige cellen zonder stomata.

In volwassen toestand is het droog en bruin gekleurd.

Een bijzondere vermelding verdient de familie der *Scolopendriaceae*, waarvan ik *Scolopendrium officinarum* onderzocht.

De sori van twee naast elkander gelegen fertiele zijnerven zijn niet zooals bij *Asplenium* beide naar den top van het blad gekeerd maar staan juist tegenover elkander en evenzoo de indusia.

Deze sori loopen echter niet ineens, maar zijn van elkander gescheiden door een verhevene lijst, die parallel loopt aan de fertiele nerven. Zij heeft den vorm van een receptaculum, maar staat in geen verband met eene nerf en draagt ook geen sporangia.

Deze verheven lijst komt alleen voor tusschen de beide sori, en ontstaat te gelijk met de indusia (Fig. 4).

In volwassen toestand bereikt zij de normale hoogte van het blad en scheidt zoodoende de beide sori van elkander (Zie fig. 5).

De sori en de verheven lijst (pseudo-receptaculum) ontstaan ook hier in een indruk van der lamina en de beide indusia ontwikkelen zich op gelijke wijze als bij de boven beschrevene geslachten.

Zij groeien naar den top van het pseudo-receptaculum.

Féé meende, dat zij op jeugdigen leeftijd met elkander verbonden waren, en dat zij eerst later door de rijpende sporangia in 't midden van elkander werden gescheurd, hetgeen in strijd is met de waarheid.

b. Indusium superum.

Bij de nu volgende varen s kan het indusium bovenstandig heeten, aangezien ook de top van het receptaculum hetwelk zich nu vrij boven de bladvlakte verheft tot het indusium kan gerekend worden.

Dit bovenstandig indusium kan verschillende vormen hebben, die in de eerste plaats afhankelijk zijn van het receptaculum waarboven het zich ontwikkelt.

Als voorbeeld voor de ontwikkelingsgeschiedenis van zulk een bovenstandig indusium kies ik die van het hart of halvemaanvormig indusium der Aspidieae en Nephrolepideae.

Het receptaculum heeft den vorm van een afgeknotten cilinder, waarvan het bovenvlak zich aan de voorzijde tamelijk ver boven de bladvlakte verheft, terwijl het aan de achterzijde geheel of bijna het ondervlak raakt.

Het receptaculum wordt reeds zeer vroeg aangelegd. De ontwikkeling begint met deeling van eenige parenchymcellen in tangentiale en radiale richting, terwijl de epidermiscellen zich slechts radiaal deelen (Zie fig. 6 en 9). De epidermiscellen van den top strekken zich in radiale richting en groeien aan den rand verder, waardoor het eigenlijk indusium gevormd wordt (Zie fig. 7). De epidermiscellen α . rondom het receptaculum blijven veel kleiner en vormen den sorusbodem.

Het indusium ontstaat op de gewone wijze door peripherischen groei, die op de doorsnede gemakkelijk is waar te nemen. In volwassen toestand zijn de cellen van het indusium en vooral die, welke den top van het receptaculum innemen aanmerkelijk radiaal gestrekt (Zie fig. 8).

Tot het bovenstandig indusium behoort ook het zoogenaamde indusium peltatum, hetwelk men onder anderen bij *Polystichum* aantreft (Zie fig. 11).

Bij het geslacht *Didymochlaena* treft men een indusium bivalve aan, hetwelk op een longitudinalen kam gezeten is.

Receptaculum en indusium ontstaan hier weder op dezelfde wijze als bij *Aspidium* en het eenige bijzondere is het steeltje of de longitudinale kam, die op de volgende wijze ontstaan.

Wanneer het indusium reeds geheel is aangelegd, deelen eenige naast elkander gelegen cellen van den top van het receptaculum zich herhaaldelijk in tangentiale richting; hierdoor ontstaat eene vereeniging van cellen, die zich slechts behoeven

te strekken om bij *Didymochlaena* de verheven kam en bij *Polystichum* het steeltje te doen ontstaan (vergelijk fig. 10 en 11).

Tot nu toe beschouwden wij alleen den groei van het indusium, zooals die op de doorsnede is waar te nemen en zagen dat deze groei geschiedde door deeling der randcellen in tangential richting ten opzichte van de vlakke uitgebreidheid van het indusium.

Letten wij echter op de verschillende vormen, die het indusium kan hebben, dan zien wij dadelijk, dat er bij die indusia, die een nier- hart- halvemaan- of schildvormige gedaante hebben, nog een andere wijze van celdeeling moet plaats vinden als bij het enkelvoudig uitgebreid indusium van *Asplenium*, *Didymochlaena* enz. Dit laatste kan beschouwd worden als een aaneenschakeling van celrijen, zooals de doorsnede ons eene vertoont, zie onder anderen fig. 10.

Bij dat van *Aspidium* of *Polystichum* is dit het geval niet. Het receptaculum, hetwelk hier min of meer den vorm heeft van een zuiltje, geeft wel van de vrije bovenvlakte naar alle zijden zulke celrijen af, maar deze rijen zouden niet met elkander een vlak vormen, indien niet de randcellen zich hier en daar behalve door tangential ook door radiale wanden deelden, waardoor alsdan 2 cellen naast elkander gevormd worden die zich nu weder beide tangential deelen.

Deze deeling treedt bij jonge indusia ook zeer duidelijk aan het licht.

c. Indusium inferum.

Het onderstandig indusium, zooals wij bij *Cyathea*, *Cystopteris* en andere aantreffen neemt zijn oorsprong van den voet van het receptaculum en omgeeft dan den sorus geheel of ten deele.

Bij het rijpen der sporangia scheurt het van boven meestal in ongelijke slippen uiteen.

Het is gemakkelijk op eene verticale doorsnede te constateeren.

ren, dat het zich uit de epidermis van de basis van het receptaculum ontwikkelt, maar niet zoo gemakkelijk is het de geheele vorming van het indusium na te gaan.

Het neemt zijn oorsprong uit de smalle basis van het receptaculum, neemt dan langzamerhand in omvang toe, om zich ten slotte in slippen te verdeelen.

Het spreekt van zelf, dat deze toeneming in omvang alleen kan veroorzaakt worden door een eigenaardige celdeeling, die men niet op de doorsnede kan waarnemen. Om het verloop van deze celvorming na te gaan moet men het indusium van de bladvlakte vrij maken en wel van den jongsten toestand af tot aan den volwassenen toe.

Door vergelijking zou men dan deze celdeelingen kunnen volgen. Dit is evenwel zoo goed als onmogelijk. De meestal nog geheel opgerolde jonge bladeren, zoowel als de gewelfde vorm van het indusium zelf laten dit niet toe.

Dat deze celdeeling werkelijk gecompliceerd is en niet alleen berust op eenvoudige deeling der randcellen in radiale richting, zooals dit bij het nier- en schildvormig indusium het geval is, blijkt uit fig. 12 geteekend naar een stukje van het indusium van *Cystopteris fragilis* var; *obtusa*.

Op geheel andere wijze, als wij tot nog toe gezien hebben, ontwikkelt zich het indusium bij de volgende *varens*.

Bij al de tot nu toe beschrevene was het indusium steeds een aanhangsel van de epidermis van de ondervlakte van het blad, hetzij dat er eerst een receptaculum werd aangelegd of niet.

Bij de *varens*, waartoe ik nu zal overgaan, ontstaat het indusium aan den rand der bladen of bladslippen.

Hiertoe behooren niet alleen die *varens*, wier indusium met den rand aan het blad bevestigd en alleen van boven geopend is (*Davallia*), maar ook die, waaraan men algemeen een indusium inferum univalve of bivalve toeschrijft, (*Dicksonia*, *Cibotium*, *Balantium*, *Hymenophyllum* etc.) Oogenschoonlijk wijken deze indusia ver van elkander, vooral wat betreft dat van *Davallia* met het tweekleppig indusium van *Balantium*.

Wat hunne wijze van ontwikkeling aangaat komen zij echter na met elkander overeen.

Alvorens tot de beschrijving over te gaan is het noodig even stil te staan bij den groei der varenbladen in 't algemeen.

De bladeren der *varens* onderscheiden zich namelijk, zooals ik bij alle door mij onderzochte varens heb waargenomen, zooal niet in hun vroegste jeugd, dan toch reeds zeer spoedig door een peripherischen groei. De geheele rand van het blad wordt ingenomen door een reeks van gelijkwaardige cellen, die alle twee rijen van segmenten vormen, één naar de boven en één naar de ondervlakte van het blad gekeerd.

Op de doorsnede is deze wijze van segmentvorming gemakkelijk waar te nemen; men ziet dan dat de randcel van het blad of topcel van de doorsnede zich telkens door schuine wanden deelt, beurtelings rechts en links een segment afsnijdende. Zie b. v. fig. 20 waarin *a.* de top of randcel, *b.* het jongste en *c.* het daaraan onmiddellijk voorafgaand gevormde segment aanduidt.

Deze aldus afgesneden segmenten, kunnen zich nu weder verder deelen en deze deeling is bij de verschillende varensorten niet dezelfde. De eerste deeling der randcellen naar twee richtingen komt evenwel bij alle door mij onderzochte *varens* voor.

Keeren wij nu terug tot de bovengenoemde *varens*, dan zien wij dat de jeugdige fertiele bladeren aan den rand voortgroeïende, op bepaalde plaatsen van dien rand, en wel daar, waar zich later een sorus vormt, min of meer sterk in dikte toenemen.

In dit verdikte gedeelte van den rand vangt nu de groei aan op twee of drie verschillende plaatsen: aan de beideranden en meestal ook in 't midden. In 't midden vormt zich dan een receptaculum tot aanhechting der sporangia en aan de randen het omhulsel of indusium.

De ontwikkeling van dit omhulsel is bij de verschillende geslachten niet dezelfde, maar toch zijn de laagste en hoogste vormen door tal van overgangen met elkander verbonden.

Bij het geslacht *Davallia* vormt het indusium met het blad een bekertje waarin de sorus ligt opgesloten.

Fig. 14 en 15 zijn twee doorsneden van dezen beker in twee richtingen loodrecht op elkander.

De randverbreeding heeft steeds plaats, daar waar zich later het aangezwollen uiteinde van een nerf vertoont. In dit aangezwollen nerfuiteinde houdt de oorspronkelijke topcel, na nog slechts eenige segmenten gevormd te hebben, die den bodem van den sorus vormen, op met het vormen van segmenten, maar te gelijker tijd is nu de groei aangevangen op twee tegenovergestelde zijden van het verbrede gedeelte, die overeenkomen met de boven- en ondervlakte van het blad.

Aan de eene zijde constitueeren zich nieuwe randcellen, die op de wijze overeenkomstig den gewonen groei der bladeren segmenten vormen naar twee richtingen (fig. 13 rechts); en dit geeft aanleiding tot de vorming van een normale bladslip. Aan de andere zijde vormen zich eveneens nieuwe randcellen, maar deze deelen zich op dezelfde wijze als wij bij de vorige varenfamilies hebben gezien door evenwijdige wanden (fig. 13 links) en hierdoor ontstaat dus een eenvoudig trichoom. Terwijl zich nu deze beide deelen van het omhulsel op de aangegeven wijze vormen, staat ook de groei aan den rand van het blad rechts en links van de verbreeding niet stil, maar gaat voort met het vormen van segmenten.

Hierdoor moet een bekertje ontstaan, hetwelk den sorus insluit, maar van boven open is, en deze beker is aan de eene zijde bladachtig van aard en aan de andere zijde een trichoom.

Bij een zeer na verwant geslacht *Microlepis*, waar de sorus insgelijks in een bekertje besloten is vinden wij reeds eenige afwijking in de ontwikkeling van dat gedeelte van het omhulsel, hetwelk overeenkomt met het trichoomachtig gedeelte van het indusium van *Davallia* in zoo verre dat gedeelte zich begint te ontwikkelen op dezelfde wijze als het tegenovergestelde bladachtige deel. Deze bladachtige ontwikkeling houdt evenwel spoedig weder op door het optreden van dwarse wanden in de topcel waardoor het indusium nu zijn groei verder voortzet als een enkelvoudig trichoom (fig. 17 d.)

Op ongeveer dezelfde wijze ontwikkelt zich het eenkleppig indusium van *Dicksonia*; alleen verschillen de beide tegenovergestelde deelen nog minder van elkander dan bij *Microlepia*. Bij *Cibotium* waar een indusium bivalve wordt aangetroffen is in jeugdigen toestand op de doorsnede in 't geheel geen verschil meer te maken tusschen de beide kleppen van het indusium; beide ontwikkelen zich als normale bladslippen.

Bij al deze geslachten ligt de sorus vrij in 't midden van het bekertje. Bij *Balantium* is dit echter niet meer het geval.

Een vrij receptaculum komt hier niet voor maar in de plaats daarvan loopt er een fertiele nerf in het indusium zelf en wel in die klep, die wat hare plaatsing aangaat analoog is aan het trichoomachtig gedeelte van het omhulsel van *Davallia*, en dus naar de onderste bladvlakte gekeerd is.

Wij zien derhalve, dat bij genoemde varens de eene klep van het omhulsel, die naar de onderste bladvlakte gekeerd is; hoe langer hoe meer zich als blad begint te ontwikkelen om eindelijk bij *Balantium* zelfs eene fertiele bladslip te worden, waardoor zij hare natuur als indusium opgeeft.

Inderdaad kan men bij het laatste geslacht alleen de tegenovergestelde bladslip als indusium opvatten.

De ontwikkelingsgeschiedenis van het indusium der *Hymenophyllaceae* is reeds door Crüger¹⁾ en Mettenius²⁾ onderzocht en komt het meest overeen met de zooeven genoemde geslachten. Ik onderzocht de ontwikkeling bij *Trichomanes radicans*. De groei aan den rand is zeer eenvoudig en berust alleen op het vormen van segmenten door dwarswanden, geheel in overeenstemming met het blad zelf, hetwelk behalve daar, waar de nerven geplaatst zijn slechts ééne cel dik is.

¹⁾ Crüger Zur Kenntniss der Hymenophyllaceae Bot. Zeit. 1860.

²⁾ Mettenius Ueber die Hymenophyllaceae.

II. INDUSIUM SPURIUM.

Het indusium spurium hield men vrij algemeen voor een bladtand of ingerolden bladrand.

Ware het mij nu te doen, om te zien op welke wijze zich een bladachtig indusium ontwikkelt, dan zou het niet noodig zijn hierop verder terug te komen, aangezien wij in het vorige hoofdstuk reeds verscheidene voorbeelden daarvan gezien hebben.

Het is echter voornamelijk mijn doel om te zien, in hoeverre dit zoogenaamde Indusium spurium den naam van indusium in 't algemeen en dien van bladachtig indusium in 't bijzonder verdient.

Adiantum.

De ontwikkeling van het zoogenaamde indusium spurium van het geslacht *Adiantum* kan men nagaan op verticale doorsneden van het jeugdige blad. Men ziet dan hoe het zoogenaamde indusium spurium reeds zeer vroegtijdig onder het groeien eene bocht maakt, die eerst stomp later echter scherper wordt. Fig. 20 stelt zulk een jeugdigen toestand voor. Men ziet hier weder duidelijk den peripherischen randgroei waarbij naar twee richtingen segmenten worden afgesneden. De afgesneden segmenten kunnen zich weder verder deelen, doch aangezien de bladeren van *Adiantum* nog al zeer in dikte verschillen, is ook de verdere deeling der segmenten zeer ongelijk bij de verschillende soorten.

De laatstgevormde segmenten, deelen zich evenwel niet meer, zoodat het aan den rand twee cellen dik blijft en van achteren geleidelijk in de bladvlakte overgaat. Even als wij reeds bij *Microlepia* gezien hebben, verandert zich ook hier de segmentvorming en in plaats van door schuine wanden, deelt zich nu de randcel door een dwarsen wand in twee dochtercellen, waarvan de eene als topcel voort blijft groeien om nog vijf à zes malen hetzelfde deelingsproces te ondergaan, terwijl de andere dochtercel ongedeeld blijft (zie fig. 21).

Bij *Adiantum macrophyllum* heeft hetzelfde plaats (fig. 24); hier is de rand tweemaal omgebogen. Vergelijkten

wij nu de ontwikkeling van dit laatste gedeelte met die van het indusium verum van andere geslachten, hierboven beschreven, dan zien wij dat ook dit een eenvoudig trichoom is en dat bij het geslacht *Adiantum* ook wel degelijk een indusium verum voorkomt.

Het eerst gevormde bladachtige gedeelte of het zoogenaamde *Indusium spurium* van Presl blijkt niets anders te zijn dan het fertiele bladgedeelte, waarin zich ook de nerven voortzetten (zie fig. 23). De sporangia ontwikkelen zich uit de epidermis van de ondervlakte, zonder daarbij evenwel gebonden te zijn aan de nerven, zooals men vroeger meende. Fée meende, dat het fertiele bladgedeelte sterk verdikt was, hetwelk in strijd is met de waarheid, en noemde het een receptaculum. De eenige verandering is dat de epidermiscellen van de bovenvlakte radiaal gestrekt zijn (zie fig. 22).

Stomata heb ik op het indusium niet gevonden.

Het geslacht *Adiantum* bezit dus geen indusium spurium, want het sporangiadragende bladdeel kan niet als indusium worden opgevat. Een indusium verum komt echter bij al de door mij onderzochte soorten voor.

***Ceratodactylis osmundoïdes* (I. Sm.)**

Bij *Ceratodactylis* kan van een indusium spurium evenmin sprake zijn, aangezien het reeds dadelijk blijkt, dat in het opgerolde gedeelte de nerven van het blad verlopen, welke nerven de dragers zijn van de sporangia.

Het is dus ook hier het fertiele bladgedeelte, hetwelk omgebogen is. Een indusium verum aan den rand van het fertiele bladdeel komt hier niet voor. (zie fig. 25).

Ceratodactylis behoort dus tot de varens zonder indusium.

***Pteris aquilina*.**

Bij *Pteris aquilina* vindt men de sporangia gerangschikt in eene doorlopende reeks aan den rand van de pinnulae. Zij worden hier overdekt door twee verschillende indusia. Het

een is algemeen bekend onder den naam van *indusium spurium* en het andere onder dien van *indusium verum*. Het eerste buigt zich naar achter om over de sporangia, terwijl het *indusium verum* zich eveneens ombuigend, dezen van achteren naar voren overdekt.

Het *indusium verum* is reeds door Mettenius¹⁾ beschreven en ontstaat uit de epidermis van de nerf, die langs den rand verloopt en wel aan de binnenzijde van het receptaculum. Het doet zich voor als een teeder huidje hetwelk aan den zoom in haren uitgroeit, en is slechts eene cel dik (Verg. fig. 27 en 28 a).

Merkwaardiger is de ontwikkeling van het tweede of rand-*indusium*.

Om de ontwikkeling hiervan na te gaan is het weder noodig eene doorsnede te maken van een nog zeer jong blad, hetwelk nog aan den rand voortgroeit, aangezien het niet meer duidelijk te zien is, wat men onder den rand te verstaan heeft, wanneer het blad reeds heeft opgehouden te groeien.

Fig. 26 stelt zulk eene doorsnede voor; uit de ligging der cellen is hier gemakkelijk op te maken, dat *a* de topcel van de doorsnede is. De letters *b. c. d.* en *e.* duiden de opvolgende segmenten aan, die zich behalve *b.* reeds weder verder gedeeld hebben.

Dat het blad schijnbaar stomp eindigt, ligt in een sterkeren groei van de bovenzijde, waardoor het blad zich naar achteren ombuigt.

Op dit laatste verschijnsel moet bijzonder acht gegeven worden, omdat wij hier hetzelfde waarnemen, hetgeen wij bij *Adiantum* hebben gezien, en dit omgebogen gedeelte zou men hier met even vee' recht *indusium spurium* mogen noemen, als men dit bij *Adiantum* gedaan heeft.

Gaan wij nu verder na uit welke cellen van dit jeugdige blad het zoogenaamde *indusium spurium* ontstaat, dan zien wij,

¹⁾ Mettenius Ueber einige Farngattungen in Abhandlungen herausgegeben von der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft Bd 2 p. 276.

dat het niet uit de randcellen, maar uit de epidermis van de bovenvlakte van het blad zijn oorsprong neemt.

Het ontstaat namelijk uit één of twee naast elkander gelegen cellen, die door deeling uit *e.* ontstaan. Uit de randcel ontstaat een sporangium, terwijl het tweede indusium (indusium verum) ergens bij *f.* zijn oorsprong neemt. In fig. 27 ziet men het jonge indusium bestaande uit twee cellen, die naast elkander voortgroeien; eene van die cellen houdt spoedig op segmenten te vormen, waardoor het indusium verder ééne cel dik wordt (vergelijk fig. 28 *b.*)

Zeer dikwijls ontstaat het indusium slechts uit ééne cel waarbij de eerstgevormde segmenten zich intercalair deelen. Het slaat zich in volwassen toestand over den sorus heen en bedekt de sporangia zoowel als het indusium verum.

Wij zien dus dat ook bij *Pteris aquilina* geen indusium spurium voorkomt maar een indusium verum, hetwelk zijn oorsprong neemt uit de epidermis der bovenvlakte.

Ook bij de steriele bladen van *Pteris aquilina* treft men een teruggeslagen rand aan; de ontwikkeling daarvan is evenwel anders in zoverre deze zich niet ontwikkelt uit de epidermis der bovenvlakte, maar uit de randcellen, waaruit bij fertiele bladeren sporangia hun oorsprong nemen.. (Vergel. fig. 29 en 30).

***Pteris elata*, *semi-pinnata*, *longifolia*, *Chielanthes microphylla*, *Doryopteris hastata*, *Allosorus atro-purpureus*, *Lomaria gibba* en *Onychium Iaponicum*.**

Het indusium-spurium bij al deze varens ontwikkelt zich op nagenoeg dezelfde wijze. Ook hier buigt zich even als bij *Adiantum* en *Pteris aquilina* de bladrand onder den groei reeds om ofschoon deze ombuiging niet scherp is. In de plaats dat echter zooals bij laatstgenoemde soort uit de randcellen sporangia ontstaan, blijven zij op dezelfde wijze voortgroeien en vormen nog eenige cellen door de gewone segmentvorming naar

twee richtingen terwijl deze rand zich nogmaals naar binnen buigt.

Door verandering der segmentvorming ontstaat nu weder aan den rand een trichoomachtig indusium.

De ontwikkeling is dus analoog met die van het indusium van *Adiantum* met dit onderscheid evenwel dat het fertiele bladgedeelte dubbel gebogen is en de fertiele nerven, die bij *Adiantum* tot aan den rand doorloopen, blijven bij deze varen's slechts in het eerst omgebogene gedeelte. Het tweede omgebogene gedeelte (fig. 31, 32 en 35 *b*) blijft steriel en kan dus als indusium beschouwd worden, hetwelk bij deze varen's dus ten deele bloedachtig en ten deele trichoomachtig van aard is.

De volwassen toestand bij *Doryopteris hastata* en bij *Lomaria gibba* (fig. 32 en 34) geven een geheel ander beeld als de jeugdige toestanden (fig. 31 en 33). Dit wordt veroorzaakt doordien het bladgedeelte, hetwelk onder het fertiele deel gelegen is (fig. 32, 33 en 34 *d*) sterk naar buiten groeit door intercalaire deeling. Hierdoor heeft het den schijn alsof het indusium op de ondervlakte van het blad staat, een geheel eind van den rand verwijderd, waardoor het zich voordoet als een indusium verum, waarbij nog komt dat het in het geheel geen chlorophyll voert.

Werkelijk hebben dan ook de meeste schrijvers aan het geslacht *Lomaria* een indusium verum toegeschreven.

Door dit onderzoek meen ik voldoende te hebben aangetoond, dat de onderscheiding van een indusium verum en spurium op geen goeden grondslag berust en niet gerechtvaardigd is.

Datgene wat men indusium verum noemt blijkt in alle gevallen een aanhangsel te zijn van de epidermis, een trichoom en nooit een bladachtig orgaan, analoog aan de bracteae. Verder blijkt dat dit indusium niet alleen op de ondervlakte van de lamina voorkomt, maar ook aan den rand ontstaan kan (*Davallia*, *Adiantum* enz.) en zelfs uit de bovenvlakte van het blad zijn oorsprong nemen kan (*Pteris aquilina*), en voorts dat het bij al de door mij onderzochte varen's in meerdere of mindere mate voorkomt, behalve bij *Cibotium*,

Balantium, *Trichomanes* en *Ceratodactylis* welk laatste geslacht tot de varens zonder indusium moet gerekend worden.

Datgene wat men indusium spurium noemt, blijkt in de meeste gevallen of geen indusium of een indusium verum te zijn. Als werkelijk bladachtig indusium kan van alle door mij onderzochte varens alleen beschouwd worden: de eene zijde van de bekervormige omhulling van den sorus bij *Davallia* en *Microlepia*, dat is dus dat gedeelte, hetwelk niet als indusium, maar ten onrechte als deel der lamina beschreven wordt, waarmede het eigenlijk indusium eene vergroeiing aangaat en verder de beide kleppen van het omhulsel bij *Cibotium* en *Trichomanes* en de steriele klep bij *Balantium*; terwijl men voorts bij *Allosorus*, *Cheilanthes* *Lomaria*, vele *Pteris*soorten enz. het indusium als gedeeltelijk bladachtig en gedeeltelijk trichoomachtig moet opvatten.

Ten slotte is het gebleken, dat de aard van het indusium zeer verschillend zijn kan niet alleen bij zeer na verwante geslachten als *Lomaria* en *Blechnum*, maar zelfs bij verschillende soorten van hetzelfde geslacht als *Pteris aquilina* en *Pteris semi-pinnata*.

HAARLEM, Nov. 1874.

VERKLARING DER PLATEN.

Plaat I.

Fig. 1, 2, 3. *Asplenium heterodon*.

Fig. 1. Loodrechte doorsnede van het zeer jonge receptaculum.

- a. plaats, waar men later den vaatbundel aantreft.
- b. cel, waaruit zich het indusium ontwikkelt.
- c. sorusbodem.
- d. epidermis der ondervlakte van het blad.

Fig. 2. Bladdoorsnede — verder ontwikkelde toestand.

a., *c.*, *d.* als fig. 1.

b. Indusium.

Fig. 3. Hetzelfde volwassen.

Fig. 4 en 5. *Scolopendrium officinarum* — bladdoorsneden.

Fig. 4. Zeer jeugdige toestand.

a. randcellen, waaruit zich de indusia ontwikkelen.

b. pseudo-receptaculum.

c. plaats van de vaatbundels.

d. sorusbodem.

Fig. 5. Iets verder ontwikkeld.

a. Indusia.

b., *c.*, *d.* als bij fig. 4.

Fig. 6 en 7. *Aspidium propinguum* — bladdoorsneden.

Fig. 6. Doorsnede van een zeer jong receptaculum.

Fig. 7. Doorsnede van het receptaculum, verder ontwikkeld.

a. sorusbodem.

b. epidermis van de ondervlakte van het blad.

c. Indusium.

Fig. 8. *Aspidium heracleifolia*.

Symmetrische doorsnede.

Beteekenis der letters als in fig. 7.

Fig. 9. *Nephrolepis tuberosa*.

Doorsnede van een zeer jong blad.

Fig. 10. *Didymochlaena sinuosa* — bladdoorsnede.

a. longitudinale kam.

b. sorusbodem.

c. indusium.

Fig. 11. *Polystichum flexum* — bladdoorsnede.

a. receptaculum.

b. steeltje.

c. indusium.

Fig. 12. *Cystopteris fragilis* var: *obtusa*,

Gedeelte van het indusium vlak uitgebreid.

Fig. 13, 14, 15. *Davallia Mooreana*.

Fig. 13. Randgedeelte van de bladdoorsnede.

- a.* randcel.
 - b.* laatstgevormd segment.
 - c.* voorlaatst gevormd segment.
 - d.*, *e.* verdere segmenten.
- Fig. 14. Hetzelfde iets verder ontwikkeld.
- a.* cellen door intercalaire deeling ontstaan.
- Fig. 15. Doorsnede door de beide kleppen van het indusium in eene richting loodrecht op de vorige.
- a.* bladachtig gedeelte van het omhulsel.
 - b.* trichoomachtig gedeelte daarvan.
 - c.* plaats, waar beide kleppen samenkomen.

Plaat II.

- Fig. 16 en 17. *Microlepia trichosticha*.
- Fig. 16. Randgedeelte van de bladdoorsnede loodrecht door het receptaculum, zeer jong.
- a.* receptaculum.
 - b.*, *c.* kleppen van het indusium.
- Fig. 17. Hetzelfde verder ontwikkeld.
- a.*, *b.*, *c.* hebben dezelfde beteekenis als in fig. 16.
 - d.* eerste dwarswand.
- Fig. 18. *Dicksonia anthriscifolia*.
- Doorsnede als in fig. 17.
- a.* receptaculum.
 - b.* kleppen van het indusium.
 - c.* jong sporangium.
- Fig. *Trichomanes radicans*.
- Doorsnede als in fig. 17.
- a.* kleppen van het indusium.
- Fig. 20, 21, 22. *Adiantum Cunninghamii*.
- Fig. 20. Randgedeelte van de bladdoorsnede, zeer jong.
- a.* voortgroeijende randcel.
 - b.* laatstgevormd segment.
 - c.* voorlaatst gevormd segment.
 - d.* enz.

Fig. 21. Hetzelfde iets verder ontwikkeld.

a. indusium verum.

b. het fertiele bladgedeelte of zoogenaamd indusium spurium.

Fig. 22. Hetzelfde volwassen.

a. en *b.* als in fig. 21.

c. nerf.

Fig. 23. *Adiantum Capillus Veneris*.

Indusium. *a.* nerven daarin.

Fig. 24. *Adiantum macrophyllum*.

Doorsnede van het toegevouwen bladgedeelte.

a. Indusium.

b. zoogenaamd indusium spurium.

Fig. 25. *Ceratodactylis osmundoides*.

doorsnede van het fertiele blad.

a. jonge vaatbundel.

b. zoogenaamd indusium spurium.

c. sporangia.

Fig. 26, 27, 28, 29, 30. *Pteris aquilina*.

Fig. 26. Randgedeelte van de doorsnede van het fertiele blad, zeer jong.

a. randcel.

b. laatstgevormde segment.

c. vóórlaatst gevormde segment.

d. en *e.* verdere segmenten.

f. plaats waar het indusium verum ontstaat.

Fig. 27. Hetzelfde iets verder ontwikkeld.

a. indusium verum.

b. zoogenaamd indusium spurium.

c. sporangia.

Fig. 28. Hetzelfde verder ontwikkeld.

a., *b.*, *c.* hebben dezelfde beteekenis als in fig. 27.

Fig. 29. Randgedeelte van de doorsnede van het steriele blad, zeer jong.

a. randcel.

Fig. 30. Hetzelfde verder ontwikkeld.

a. rand van het steriele blad.

Fig. 31 en 32. *Doryopteris hastata*.

Fig. 31. Randgedeelte van de bladdoorsnede.

a. indusium verum.

b. bladachtig gedeelte van het indusium.

c. jonge sporangia.

Fig. 32. Hetzelfde volwassen.

a., *b.*, *c.* als in fig. 31.

Fig. 33 en 34. *Lomaria gibba*.

Fig. 33. Randgedeelte van de bladdoorsnede.

m. plaats van de middelnerf van het blad.

b. indusium.

d. bladgedeelte onder den voortgroeïenden rand.

Fig. 34. Hetzelfde verder ontwikkeld.

a. indusium verum.

b. bladachtig gedeelte van het indusium.

d. uitgegroeïd bladgedeelte.

m. als in Fig. 33.

Fig. 35. *Onychium japonicum*.

Doorsnede door een fertiel blad.

a. indusium verum.

b. bladachtig gedeelte van het indusium.

c. steel van een afgebroken sporangium.







