

2e Bijlage tot de Wintervergadering der *Nederl. Bot.
Vereeniging*, van den 30^{en} December 1881.

OVER HET ONTSTAAN
VAN KNOPPEN EN WORTELS UIT BLADEN.

DOOR

Dr. M. W. BEIJERINCK.

(*Plaat III en IV*).

INLEIDING.

Eer ik met de beschouwing der reproductieverschijnselen aan bladen een begin maak, komt het mij noodzakelijk voor een kort overzicht te geven van de belangrijkste feiten, welke ten aanzien van het ontstaan der zoogenoemde adventiefvormingen van stengels en wortels bekend zijn, en van den invloed welke uitwendige omstandigheden op de plaats van dit ontstaan uitoefenen; voor deze organen is het niet moeielijk een onmiskenbaar verband aan te wijzen tusschen de stroombanen van het voedsel en de plaatsen waar de nieuwvormingen optreden. Zoodra dit verband is vastgesteld, laten zich de meer gecompliceerde verhoudingen der bladen gemakkelijker overzien. Hoezeer Vöchtig dit onderwerp in zijn boek over de orgaanvorming in het plantenrijk ¹⁾ uitvoerig behandeld heeft, en de ten deele reeds lang bekende feiten, welke daarop betrekking hebben, door zijne zorgvuldige onderzoeking op nieuw bevestigd, uitgebreid en gerangschikt zijn, komt het mij toch voor, dat een andere volgorde, dan door hem is aangenomen,

¹⁾ H. Vöchtig, Ueber die Organbildung im Pflanzenreich, Theil I, Bonn, 1878.

noodig is om den samenhang der regeneratieverschijnselen met de richting, waarin de zwaartekracht op de hoofdas der plant werkt, in het juiste licht te stellen. Daarom heb ik ook de door Vöchting gebruikte woorden »top" en »basis" vermeden en daarvoor »boven-" en »ondereinde" in de plaats gesteld.

Beter dan uit een definitie leert men de beteekenis dezer woorden kennen door de beschouwing van Figuur 1, waarin tevens is aangewezen, welke adventiefvormingen — knoppen of wortels — men aan het »boven-" en »ondereinde" der betrokken organen of der daaraan ontleende stukken heeft te verwachten. Men ziet daaruit dat het »boven-" en »ondereind" van de hoofdas bepaald wordt door de richting waarin de zwaartekracht daarop werkt, en dat ditzelfde geldt voor de zijwortels en de zijstengels van den eersten rang. Daarentegen is in de vertakkingen van hooger orde onder en boven afhankelijk van het moederorgaan. Geheel dezelfde redeneering geldt voor de stukken, die uit bladen kunnen gesneden worden; zooals men bemerkt, is het »ondereinde" daarvan steeds dáár gelegen, waar de krachtigste nerf, die er in voorkomt, het dikst is.

Een belangrijke moeilijkheid ontstaat echter door deze nomenclatuur voor de onderaardsche stengelorganen, zooals dit blijkt uit de vergelijking van den aardappel met den wortelstok van *Yucca* in Figuur 1. Blijkbaar is de laatste ten opzichte der regeneratieverschijnselen met een hoofdas of zijwortel van den eersten rang te vergelijken, terwijl de aardappel zich als een zijstengel van den eersten rang doet kennen.

Hier ter plaatse moet ik er de aandacht op vestigen, dat de wortel- en knopvorming ten opzichte van elkander beschouwd, geheel onafhankelijke processen zijn. Gelijk beneden nog nader zal blijken, is dit niet altijd zoo opgevat geworden; Knight en andere plantkundigen na hem, waren van oordeel dat de wortelvorming optreedt na, en het gevolg is van het ontstaan van nieuwe bebladerde takken. Tegenwoordig is men echter van deze dwaling terug gekomen, en het zijn alleen de reproductieverschijnselen aan bladen, die ook uit dit oogpunt nog een bijzondere uiteenzetting vereischen, welke ik beneden geven zal.

HOOFDSTUK I.

ADVENTIEFVORMINGEN UIT STENGELS EN WORTELS.

§ 1. *Hoofdstengel met bovenaardsche zijtakken en Hoofdwortel met zijwortels.*

Gelijk uit Figuur 1 is op te maken, ontstaan uit de »boveneinden» dezer verschillende organen het gemakkelijkst knoppen, uit hunne onder-einden daarentegen adventiefwortels.

Hoofdstengels en zijtakken, zoowel recht op gegroeide stengel-deelen van verschillende boomen, heesters en kruiden als de naar beneden hangende takken van treurboomen ¹⁾, en volgens mijne ervaring eveneens de door wortelcontractie in den grond gezonken hoofden van veelhoofdige wortels, brengen, wanneer zij in stukken gesneden en deze stukken in vochtige ruimten geplaatst worden, aan hun boveneinden de aldaar aanwezige knoppen het eerst tot ontwikkeling, aan hun onder-einden echter blijven de knoppen in rust, maar er treden uit de schors wortels te voorschijn. Worden de takken in de vochtige ruimte omgekeerd opgehangen, dus met hun boveneinden naar beneden, dan geschiedt niettemin hetzelfde, zoodat dit verschijnsel niet direct uit de werking der zwaartekracht op het betrokken stengeldeel te verklaren is. Snijdt men uit de schors van stammen of wortels stukken uit, zóó dat het hout daardoor ontbloot wordt, dan vormen zich uit den benedensten wondrand zeer gemakkelijk knoppen, of indien zich daar ter plaatse reeds rustende knoppen bevinden, worden deze dientengevolge tot ontplooiing gebracht. Dit verschijnsel kan men veelvuldig waarnemen aan iepen en linden, welke langs wegen of straten

¹⁾ Waarnemingen aangaande de treurboomen vermeldt Vöchting in de Botanische Zeitung van 1880, pag. 594.

geplant zijn en dikwijls door daartegen aanrijdende wagens beschadigd worden. De tuinlieden maken van deze eigenschap practisch gebruik; wenschen zij namelijk knoppen, die onder gewone omstandigheden in rust gebleven zouden zijn, tot ontwikkeling te brengen, dan maken zij een diepe insnijding in de schors van den tak onmiddellijk boven den knop. Omgekeerd kan de ontwikkeling van drijvende oogen worden verhinderd door onmiddellijk daaronder een diepe, tot op het hout doordringende insnijding in de schors te maken. Bij de beoordeeling dezer feiten moet men in aanmerking nemen, dat het ontbloote hout tot op zekere diepte het water geleidend vermogen verliest, zoodat er dientengevolge een storing in den regelmatigen gang van den waterstroom moet ontstaan.

Worden aan wilgetakken de knoppen vooraf glad langs de schors weggesneden, dan ontstaan in het weefsel onder de aldus gevormde verwondingen adventiefknoppen; die wonden, welke zich het meest nabij de toppen der takken bevinden, zijn hiermede het eerst gereed en hunne adventiefknoppen loopen ook weder het eerst uit. Zooals te verwachten was, zijn de verschijnselen onder zulke omstandigheden minder duidelijk, dan wanneer men met de primaire knoppen te doen heeft.

Secundaire en tertiaire zijknoppen, dat zijn knoppen, welke aan de zijassen van den eersten of tweeden rang staan, zijn ook bij de gunstigste plaatsing aan het bovineinde der takken moeilijker tot ontplooiing te brengen dan lager aan deze takken vastgehechte, dus minder gunstig geplaatste zijknoppen van den eersten rang.

Verder bevond V ö c h t i n g , dat de op bladeren gelijkende cladodiën van sommige Cacteën zoowel knoppen als wortels aan hun onder eind voortbrengen, waardoor zij met bladeren overeenkomen, daar deze dit, gelijk beneden zal blijken, eveneens doen. Terwijl V ö c h t i n g aanneemt dat dit verklaard moet worden uit de overeenkomstige wijze waarop deze zoozeer verschillende organen groeien, komt het mij voor, dat men daarin slechts het gevolg zien kan van het overeenstemmend nerfverloop; hiervan toch is, zooals ik beneden zal aantonen, de plaatsing der knoppen en wortels op de bladen afhankelijk.

Hoofdwortel en zijwortels. Dicotylen-wortels die reeds door diktegroei den bouw der stengels hebben aangenomen (andere wortels werden nog niet onderzocht), verhouden zich als volgt: zij brengen de nieuwe knoppen aan hun bovineinde en de nieuwe wortels aan hun benedeneinde voort; hierbij is de neiging voor wortelvorming zeer zwak, die voor knopvorming bijzonder krachtig. Zeer fraai gelukken deze proeven volgens mijne ervaring met wortelstukken van *Scorzonera hispanica*, *Cichorium intybus*, *Tragopogon porrifolius* en *Taraxacum officinale*; poot men zulke stukken hetzij rechtop of omgekeerd in aarde, dan vormt zich op de beide wondvlakten een callus, waarvan vooral dat op de bovenste wondvlakte aanzienlijke afmetingen bereikt; weldra breken uit het callus talrijke bladrozetjes naar buiten, die zich in geval de wortels omgekeerd geplaatst waren, geotropisch naar boven krommen om de open lucht te bereiken. Zeer interessant zijn de stukken der *Cichorium*-wortels, welke uit hun onderste wondvlakte callus hebben gevormd; dit is daarover niet gelijkmatig verspreid, maar ter plaatse waar zich de secundaire phloëemstrengen bevinden, doet het zich voor als »verstijfde droppels”, welke uit deze bundels gevloeid schijnen te zijn. Uit elk dezer »callusdroppels” hangt een bijwortel loodrecht naar beneden. De voorwerpen, waaraan ik dit waarnam, droegen op het bovineind nog den hoofdstengel of juister uitgedrukt de bladrozet. Vergelijkt men nu een hoofdwortel en een hoofdstengel van een gewone tweezaadlobbige plant met elkander, dan stemmen zij ten opzichte van hun knopvormend vermogen in zoover geheel met elkander overeen, dat zij beiden aan hun bovenste uiteinden de nieuwe knoppen voortbrengen, en aan hun laagst geplaatste deelen de nieuwe wortels. Dat dit voor de plant een zeer nuttige eigenschap is, is gemakkelijk in te zien. Ook het feit, dat het vermogen om knoppen voort te brengen in wortels zoo bijzonder groot is, kan voor de plant niet anders dan voordeelig wezen.

Uit Figuur 1 blijkt, dat de zijtakken en zijwortels van den eersten rang zich ten opzichte van boven en onder juist gedragen als de hoofdstengel en de hoofdwortel, maar dat de

regeneratieverschijnselen aan de vertakkingen van hooger rang geheel bepaald worden door het moederorgaan waaruit zij ontspringen.

Volgens Sachs ¹⁾ maken de wortelknollen van de Cucurbitacee *Thladiantha dubia* een uitzondering op den gewonen voor wortels geldigen regel, daar zij juist aan hun onder-eind een bijzondere neiging tot knopvorming aan den dag leggen.

§ 2. Onderaardsche stengelorganen.

Deze zijn tot nu toe slechts zeer onvolledig ten opzichte van hun regeneratievermogen onderzocht.

Gelijk algemeen bekend is, vormt de aardappel uit het zogenoemde »krooneinde,” zeer gemakkelijk takken, terwijl de oogen nabij het naveleinde in rust blijven. Uit Figuur 1 ziet men dat het krooneinde volgens de aangenomen beschouwingswijze aan het »ondereinde” beantwoordt, en dat de aardappel zich dientengevolge juist omgekeerd verhoudt als de gewone bovenaardsche takken. Wanneer men echter dezen knol als een bovenaardschen tak opvat, dus in gedachte den steel zoo lang laat draaien, totdat de knol boven den grond komt, Fig. 1, dan wisselen ook »ondereind” en »boveneind” om, en de verschijnselen worden de normale. Doet men ditzelfde echter met den wortelstok van *Yucca*, dan is het duidelijk dat de regeneratieverschijnselen hieraan juist het omgekeerde van die van takken zijn. Naar het schijnt is dus de naar beneden gekeerde positie van den aardappel, evenals die van de naar beneden hangende takken der treurboomen en de opgerichte houding van de zijwortels van hooger rang, een kenmerk van ondergeschikt gewicht, dat op de inwendige organisatie geen belangrijken invloed heeft uitgeoefend. Bedenkt men dat de eerste knollen van zaailingaardappelen aan de uiteinden van takken staan, welke uit de oksels der bovenaardsche groen gekleurde zaadlobben ontspringen, dan kan hun groote over-

¹⁾ Stoff und Form der Pflanzenorgane II, Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg, Bd. II, 1882, pag. 784.

eenkomst met gewone zijtakken niet bevreemden. De meeste wortelstokken der Dicotylen stemmen naar het schijnt in dit opzicht met den aardappel overeen.

Des te merkwaardiger wordt daardoor de verhouding van *Yucca* en verwanten. Sachs heeft dienaangaande in de critiek, waaraan hij het boek van Vöchting over de orgaanvorming onderwerpt, zeer fraaie waarnemingen beschreven ¹⁾. Hij toont aan dat de wortelstokken van *Yucca filamentosa*, *Y. gloriosa*, *Cordyline rubra*, *C. calocoma* en *C. cernua* volgens Vöchting ²⁾ ook van *Cordyline congesta* aan hun „boven-eind” gemakkelijker knoppen, en aan hun „onder-eind” daarentegen wortels voortbrengen, en zich daardoor juist zoo verhouden als de hoofdwortel, die evenals zij het vegetatiepunt naar beneden keert; evenwel, en dit verdient de aandacht, loopt de haar onder gekeerde eindknop van zulke wortelstokken (vooral bij *Yucca*, minder duidelijk bij *Cordyline*) niet-teenstaande de ongunstige plaatsing, toch eerder uit dan de nieuwe aan het boven-eind gevormde knoppen. Bijzonder belangrijk is de door Sachs ontdekte eigenschap dezer rhizomen om nieuwe rhizoomknoppen, vooral nabij hun top, voort te brengen, dat is dus daar waar zij ook het gemakkelijkst wortels vormen; de uiterlijke overeenstemming tusschen deze beide zoo verschillende soorten van werktuigen wordt dus ook in de overeenstemmende voorwaarden voor hun ontstaan terug gevonden.

§ 3. *Invloed van uitwendige omstandigheden op het ontstaan der adventiefoormingen.*

Het licht en de zwaartekracht oefenen een zeer duidelijke en in vele opzichten overeenstemmende werking uit op het ontstaan van nieuwe wortels en knoppen. Het licht begunstigt de knopvorming, maar gaat de wortelvorming tegen. Wat de

¹⁾ Stoff und Form der Pflanzenorgane, Arbeiten des Botanischen Instituts zu Würzburg, Bd. II, pag. 475.

²⁾ Botanische Zeitung 1881, pag. 602.

werking van de zwaartekracht betreft, zijn Sachs ¹⁾ en Vöchtig ²⁾, in overeenstemming met de oudere physiologen, van oordeel, dat in een gegeven orgaan de wortelvorming aan den naar de aarde toegekeerden kant, de takvorming aan de afgekeerde zijde begunstigd wordt. Aan horizontaal geplaatste takken moeten dus de knoppen gemakkelijker op de bovenzijde, de wortels daarentegen aan de onderzijde tot ontwikkeling komen. Vöchtig heeft hiermede in verband aangetoond, dat aan wilgentakken, welke omgekeerd (dus met hun bovineinde naar beneden) in een vochtige ruimte zijn opgehangen, eenige ver van de uiteinden verwijderde knoppen en wortels nog tot ontwikkeling komen, welke aan die voorwerpen in recht op geplaatsten stand in rust zouden gebleven zijn. Dit is een hoogst belangrijke waarneming. Verder is het een onder de tuinlieden wel bekend feit, dat men aan de takken der vruchtboomen knoppen, welke onder gewone omstandigheden zouden blijven sluimeren, tot ontwikkeling brengen kan door de takken, waaraan zij zich bevinden, zoodanig met hun toppen naar beneden te buigen, dat de bedoelde knoppen op de bovenzijde van de kromming komen, en dus een hooger stand ten opzichte van den grond innemen dan eenig ander deel van den tak. Hieruit volgt dat het ontstaan van nieuwe knoppen aan de spitsen van naar beneden gekeerde takken door de zwaartekracht in het algemeen wordt tegengewerkt. Dezelfde invloed blijft ook op den groeienden tak voortwerken, zoodat deze zich langzamer ontwikkelt, wanneer het vegetatiepunt naar den grond gekeerd is.

Voor de wortelvorming geldt juist het omgekeerde; wortels ontwikkelen zich het krachtigst, wanneer hun vegetatiepunt naar het middelpunt van de aarde heen gericht is. Het omkeeren van planten zal dus in het algemeen hun groei moeten belemmeren, en dit is ook werkelijk waargenomen. De genoemde werkingen van de zwaartekracht zijn zoo zwak, dat zij zeer vaak door bijzondere adaptatiën of andere antagonistische invloeden geheel overwonnen worden.

¹⁾ Stoff und Form, pag. 477 v. v.

²⁾ Organbildung, pag. 164.

Een laatste bijzondere omstandigheid, welke hier kort vermeld moet worden, is de invloed van een kunstmatig aangebrachte kromming. Wanneer men namelijk takken, die onder overigens gunstige omstandigheden voor wortel- en knopvorming geplaatst zijn, krom buigt, dan is het vooral de convexe zijde, onverschillig of deze naar boven of beneden gekeerd is, waaruit de nieuwe wortels ontspringen. Op die wijze gelukte het aan *Vöchting* wortelvorming in de nabijheid van den top van een takje van *Heterocentron diversifolium* op te wekken.

§ 4. *Algemeene beschouwingen.*

Tracht men de verschillende feiten, welke in het boven gegeven overzicht zijn opgesomd, onder een gemeenschappelijk gezichtspunt te vereenigen, dan gevoelt men, dat naast een onmiskenbaren invloed van zekere uitwendige krachten een inwendige toestand der betrokken plantendeelen bestaat, die bij de verklaring van het optreden der nieuwvormingen als hoofdfactor moet beschouwd worden.

Wat heeft men echter van dezen inwendigen toestand te denken; is het zooals *Vöchting* wil een geheimzinnige kracht, waarvan wij den aard nog niet kunnen doorgronden? Of is het mogelijk de genoemde verschijnselen op reeds bekende werkingen in de levende plant terug te voeren? De oudere physiologen, zooals Duhamel ¹⁾, Knight, Decandolle ²⁾ en Mohl ³⁾, en in den laatsten tijd ook Sachs ⁴⁾, zijn van het laatste gevoelen; zij meenen dat een der gewichtigste factoren, waardoor de plaatsen voor de nieuwvorming van knoppen en wortels aan stengelorganen en aan wortels bepaald worden, gezocht moet worden in den »opstijgenden" en den »neêrdalenden sapstroom." Door vindingrijke proeven gelukte het aan

¹⁾ Sachs, *Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg*, Bd. II 1880, pag. 454.

²⁾ *Physiologie végétale*, T. I, Paris 1832, pag. 163.

³⁾ *Linnaea*, 1837, pag. 492.

⁴⁾ *Stoff und Form der Pflanzenorgane*, *Arbeiten etc.*, Bd. II, 1880, pag. 469.

Knight ¹⁾ te bewijzen, dat de »opstijgende sapstroom» door het splinthout (alburnum) gaat. Hij trachtte zich daarvan reenschap te geven door aan de mergstralen (silvergrain), bij de voortbeweging van het sap in het hout der boomen, een hoofdrol toe te kennen. Hij wist dat het kernhout en de mergkoker (central vessels) der boomen voor de geleiding van het water niet geschikt zijn, en dat in de bladen vooral de spiraalvaten daartoe moeten dienen; verder wist hij dat in kruidachtige stengels eer er secundair hout is ontstaan, het water juist door deze »central vessels,” m. a. w. door het xyleem der vaatbundels vervoerd wordt. Eindelijk was het aan Knight bekend, dat het in de bladeren bereide plastische voedsel zich als »neêrdalend sap” bijna uitsluitend door de schors beweegt. Latere natuuronderzoekers hebben de ontdekkingen van Knight nader bevestigd en veelzijdig uitgebreid, zoodat daardoor, gelijk elk plantenkundige weet, een aantal eigenschappen van het plastisch voedsel en het opstijgend sap bekend zijn geworden, die als een blijvend eigendom der wetenschap kunnen worden beschouwd.

Minder eenstemmigheid dan over het bestaan der genoemde stroomingswegen in de hogere planten en over de stoffen welke zij vervoeren, heerscht er tot nu toe over de vraag in welke *richting* zich die stoffen bij voorkeur en het *gemakkelijkst* langs deze wegen verplaatsen ²⁾.

Ook in dit opzicht komt het mij echter voor dat de proeven van Knight, ten minsten wat het neêrdalend sap betreft, geen twijfel overlaten, en dat de door hem daaruit afgeleide regel de resultaten der waarneming in hoofdzaak met juistheid weêrgeeft. Hij zegt n.l. het volgende ³⁾: »but I had before proved that the organization of the alburnum is better calculated to carry the sap it contains from the roots upwards than in any other direction, and I concluded that the sap when arrived at

¹⁾ Experiments on the Ascent of the sap in Trees, Philosophical transactions 1801, pag. 333. Experiments and observations of the motion of the sap in Trees, Philosophical Transactions 1804, pag. 183.

²⁾ Sachs, Experimentalphysiologie, 1865, §§ 101, 103, 104 & 105.

³⁾ On the Origin and Formation of Roots, Philosophical Transactions 1809, pag. 172.

the top of the cuttings through the alburnum, would be there employed as I had observed in many similar cases, in generating buds. I also proved the bark to be better calculated to carry the sap towards the roots than in the opposite direction, and I thence inferred that as soon as any buds emitted by the cuttings afforded leaves, the sap would be conveyed from these to the lower extremity of the cutting by the cortical vessels and be there employed in the formation of roots." Aangaande dit citaat moet in de eerste plaats worden opgemerkt, dat de vorming van wortels aan stekken geheel onafhankelijk is van het uitloopen der knoppen en zeer goed daaraan vooraf kan gaan, zoodat de uitspraak van Knight in dit opzicht onjuist is. Verder kan het eerste gedeelte van het citaat, volgens hetwelk »de organisatie van het splinthout beter geschikt is om het sap van den wortel weg te voeren dan in de tegengestelde richting" niet als bewezen worden beschouwd, hoezeer er aanwijzingen zijn, welke deze opvatting schijnen te wettigen ¹⁾. Neemt men deze betrekkelijk eenvoudige hypothese echter, in afwachting van proefnemingen welke daarover definitief zullen beslissen voorloopig aan, dan is het blijkbaar mogelijk met behulp daarvan de boven opgegeven gevallen van adventieknopvorming aan stengels en wortels onder een gemeenschappelijk gezichtspunt te brengen, want dan is het duidelijk dat de »opstijgende sapstroom" een anderen invloed zal moeten uitoefenen op het »boveneinde" van genoemde organen waarheen hij zich beweegt, dan op het »ondereinde" van waar hij zich afwendt. Bij het bespreken van het verschijnsel der knopvorming uit bladen zal het echter blijken dat men, onafhankelijk van de genoemde hypothese, den invloed van de stroombaan, op de plaatsen waar de nieuwvormingen optreden, kan aanwijzen; ofschoon het dus voor de verklaring der adventieknopvorming aan stengels en wortels noodig schijnt aan te nemen, dat het water zich in het hout dezer organen gemakkelijker van den voet naar den top dan omgekeerd kan ver-

¹⁾ A. Pitra, Versuche über die Druckkraft der Stammorgane, Pringsheim's Jahrbücher 1878, pag. 437.

plaatsen, schijnt het niet noodzakelijk aan de vaatbundels der bladen een dergelijk verschil van geleidingsvermogen in verschillende richting toe te kennen.

Dat evenwel in de organen der hogere planten de plastische stoffen niet in alle richtingen even gemakkelijk kunnen stroomen, is volstrekt niet aan twijfel onderhevig. Hoezeer Knight dit gelijk wij boven zagen reeds leerde en men hem nimmer volkomen weerlegt heeft, zijn de plantenkundigen zelfs nu nog niet aangaande dit punt tot éénheid van gevoelen gekomen. Het is onmogelijk de talloze feiten welke hiermede in verband staan alleen te verklaren uit de »zuigkracht" welke uitgeoefend wordt door de groeiende of op andere wijze voedsel verbruikende of verzamelende deelen, zooals de magazijnen waar zich de reservestoffen opzamelen; — wel wordt dit in de tegenwoordige leerboeken der plantenkunde gewoonlijk zoo voorgesteld, maar de waarheid is daardoor slechts ten deele gezegd. De Heer de Vries heeft zich dientengevolge bij gelegenheid zijner uitvoerige onderzoekingen over den beetwortel verplicht gezien een nieuw begrip in te voeren, dat hij met den naam van het »accumulatievermogen der cellen" bestempelt ¹⁾. Volgens zijne opvatting lost het voedsel dat zich door een orgaan beweegt, niet even gemakkelijk op in alle cellen welke achtereenvolgend in de richting van de stroombaan gelegen zijn; natuurlijk zal het daárheen stroomen waar de cellen gelegen zijn die daarvan het meeste oplossen, waarvan m. a. w. het accumulatievermogen het grootst is. In een bebladerde plant moet men op grond van deze voorstelling aannemen, dat het accumulatievermogen der cellen waaruit de weefsels bestaan die de plastische stoffen vervoeren, in het algemeen toeneemt in de richting van de bladen naar den wortel. De Heer de Vries stelt zich verder voor, dat de oorzaak van het ongelijke accumulatievermogen gezocht moet worden in de aanwezigheid van zekere, in het celsap opgeloste fermentachtige lichamen, welke »accumulatiestoffen" kunnen genoemd worden. Zij wor-

¹⁾ Wachsthumsgesichte der Zuckerrübe, Landwirthschaftliche Jahrbücher 1878, pag. 437 v.v.

den door het protoplasma gevormd, maar kunnen het celsap niet verlaten, omdat het wandstandig protoplasma daarvoor ondoordringbaar is; naarmate zij zich in grooter hoeveelheid in de cellen bevinden, kunnen deze cellen de plastische stroomingsstoffen ook in grootere hoeveelheid oplossen en omgekeerd. Voor de verklaring van de strooming van elke bijzondere soort van voedingsstof moet men natuurlijk ook besluiten tot het bestaan van een bijzondere accumulatiestof. — Hoe uiterst gecompliceerd deze hypothese ook wezen moge, toch komt het mij voor dat zij de feiten het beste verklaart en daarom moet worden aangenomen.

De verdere vraag naar de *oorzaken* van de ongelijke verdeling der accumulatiestoffen over de verschillende cellen in een weefsel, laat zich nog niet beantwoorden, maar het is te voorzien dat de oplossing daarvan gevonden zal worden in het bestaan van een »inwendige kracht,» welke met de wijze waarop en de plaats waar het betrokken orgaan ontstaat en groeit, zal blijken samen te hangen; dit is echter een probleem van hooger orde, waarvan de behandeling met het onderwerp dat ons thans bezig houdt niet direct in verband staat.

Het besluit waartoe deze verschillende besprekingen voeren is dus dat er werkelijk, zooals de oudere Physiologen dit aannamen, in de hoogere planten twee verschillende sapstroomingen bestaan, die niet als het secundaire gevolg van primaire plaatselijke verschillen in den groei kunnen worden opgevat, maar die op oorspronkelijke verschillen in den bouw der betrokken organen berusten, en die zelve de oorzaken zijn waardoor bijzondere wasdomsverhoudingen kunnen worden opgewekt. Deze beide stroomingen hebben over het algemeen een aan elkander tegenovergesteld verloop. Veranderingen, welke op een of andere wijze in dit verloop tot stand komen, kunnen ten gevolge hebben dat er een verschil ontstaat in de hoeveelheid der voedende stoffen die bijvoorbeeld in het onder- en boveneinde van stengels en wortels, of in daarvan afgesneden stukken aanwezig zijn. Men moet aannemen dat dit verschil of veeleer »het ontstaan van dit verschil,» onder zekere omstandigheden de aanleiding worden kan tot het optreden van

nieuwvormingen; de opstijgende stroom, die zich voornamelijk langs het xyleem beweegt, is hierbij van bijzonderen invloed op het ontstaan van knoppen aan het »bovenende,” — de »neerdalende stroom,” waarvan een belangrijk gedeelte het phloeem of cambiform der vaatbundels volgt, begunstigt de ontwikkeling van wortels aan het »ondereinde” van het betrokken orgaan. Bij het uitspreken van deze conclusie maak ik de volgende woorden van Mohl ¹⁾ tot de mijne: »Es ist hiermit freilich die regelmässige Entstehung einer Knospe in der Achsel der Vegetationsblätter und ihr Mangel in den Achseln der Blüthenblätter, ferner der Umstand dasz bei vielen Inflorescenzen, wenn auch die Bractee fehlschlägt sich dennoch ihre Knospe entwickelt, noch nicht erklärt. Allein diese Umstände beweisen nur, dasz jener aufsteigende Saftstrom nicht allein Ursache von der Entstehung der Knospe ist, sondern dasz diese in den Bildungsgesetzen der Pflanze selbst begründet ist, und dasz jener Saftstrom nur als ein begünstigendes Moment der Bildung und Entwicklung der Knospen betrachtet werden musz.”

Indien het echter een algemeene waarheid is, dat de neerdalende” en de »opstijgende stroom,” de plaatsen waar adventiefvormingen ontstaan kunnen beheerschen, dan moet hun invloed zich ook bij de reproductieverschijnselen aan bladen doen gevoelen. Dat dit ook werkelijk het geval is zal ik thans trachten aan te toonen.

¹⁾ Linnaea 1837, pag. 494.

HOOFDSTUK II.

KNOPVORMING UIT BLADEN.

§ 1. *Algemeene opmerkingen.*

In den tuinbouw is het feit dat vele bladen het vermogen bezitten om knoppen en wortels voort te brengen van algemeene bekendheid, en de vermenigvuldiging van sommige kostbare siergewassen zooals de hyacinthen, berust bijna uitsluitend op de eerste dezer beide eigenschappen. Ook in de natuur worden enkele planten gevonden die zich veelvuldig door nieuwe individuen, welke op hunne bladen ontstaan, voortplanten; dit is bijvoorbeeld het geval met *Cardamine pratensis*, die bijna het gansche jaar door op hare tegen den grond gedrukte blaadjes kleine plantjes voortbrengt, en verder bij vele varens. Zelfs op een kroonblad van *Clarkia elegans* is het ontstaan van een knop waargenomen.

De *knopvorming* uit bladen heeft niet altijd onder zoodanige omstandigheden plaats dat daardoor nieuwe individuen ontstaan, maar in eenige gevallen gaan de nieuw gevormde takken zonder wortels voort te brengen, met de bladen waaruit zij ontsprongen, te gronde. Duchartre ¹⁾, die aan het verschil tusschen de adventiefknoppen der bladen, welke al of niet in een zelfstandig individu veranderen, groot gewicht hecht, heeft van het laatste dezer beide gevallen een fraai voorbeeld leeren kennen in de bladen van sommige tomaten. Het komt namelijk voor dat deze planten op de bovenzijde hunner algemeene

¹⁾ Note sur des feuilles ramifères de Tomates, Annales des sciences naturelles, Botanique, 1853, pag. 241.

bladstelen, ter plaatse waar de zijblaadjes bevestigd zijn of, juister uitgedrukt, in de oksels van deze, takken voortbrengen, welke kunnen bloeien en zich van gewone zijtakken in geen deele onderscheiden. Dergelijke gevallen zijn verder waargenomen door Braun, die op een blad van *Levisticum officinale* een bloemschermpje vond; door Bernhadi, die ditzelfde zag op een blad van *Chelidonium majus laciniatum* waarop Braun in later jaren gewone adventiefknoppen heeft aangetroffen; door Magnus, die eenige bloemhoofdjes vond op de bovenzijde van den bladsteel van *Siegesbeckia iberica*. Beroemd in dit opzicht is *Hordeum vulgare trifurcatum* ¹⁾ welke op de bovenzijde van de onderste kroonkafjes een meer of minder volkomen bloem draagt. Daar het mij echter voorkomt dat het bedoelde onderscheid slechts van bijkomend belang is, omdat het alleen op de meerdere of mindere gemakkelijheid tot wortelvorming van de betrokken knoppen of takken berust, wil ik er niet langer bij stil staan.

Geheel verschillend en volkomen onafhankelijk van de knopvorming is het *ontstaan* van *wortels* uit bladen, dat dan ook met de verschijnselen van propagatie, die men uit bladen tot stand kan brengen, in geen directen samenhang staat. Het is mij namelijk gebleken dat in bijna alle gevallen waar men nieuwe planten uit bladen ziet ontstaan, deze planten uit adventiefknoppen zijn voortgekomen, die zelve aan hun basis en uit hun eigen weefsel de noodige wortels hebben voortgebracht; de in het blad gevormde wortels zijn voor de nieuwe individuen nutteloos. Zelfs in die gevallen, zooals bij *Cardamine* en *Nasturtium*, waar het den schijn heeft dat de wortels en 't stengeltje elk afzonderlijk uit bijzondere celtgroepen van het blad ontspringen, leert een nauwkeurig onderzoek dat deze opvatting niet geheel juist is, daar zich ook bij deze planten eerst een meristematische weefselgroep vormt, die tot het te voorschijn komen zoowel van knoppen als van wortels aanleiding geeft.

¹⁾ Synonym *Hordeum aegyptiacum* en *H. himalayense*.

Voor zoover mij bekend is, werd op deze onderscheiding, welke niet onbelangrijk is, tot nu toe nog nimmer de noodige nadruk gelegd, en dientengevolge is het onbekend gebleven dat de plaatsen op de bladen waaruit adventiefknoppen en adventiefwortels ontstaan, op dezelfde wijze door de stroombanen van het water en de plastische stoffen bepaald worden als aan stengels en wortels. Op de volgende bladzijden zal ik hiervan het bewijs trachten te leveren en daartoe een kort overzicht geven van de meest gewichtige feiten, welke op de beide genoemde gevallen betrekking hebben. Ik moet er echter reeds hier op wijzen, dat de meeste (maar niet alle) bladen, waaruit men adventiefknoppen heeft zien ontstaan, ook meer of minder geschiktheid tot wortelvorming bezitten, maar dat het omgekeerde niet het geval is, zoodat er een aantal bladen bekend zijn die wel wortels maar geen knoppen voortbrengen. Daarom zal ik bij het bespreken der knopvorming als een van de wortelvorming onafhankelijk verschijnsel, in menig bijzonder geval om duidelijk te blijven, gewag moeten maken van de wortelvorming uit hetzelfde blad, en daardoor den geregelde gang van het onderwerp nu en dan vooruitloopen.

Bij de propagatie door middel van sommige leerachtige bladen, schijnt in enkele gevallen een niet onaanzienlijk gedeelte van het volwassen blad onmiddellijk een blijvend deel van het nieuwe individu te kunnen uitmaken, zonder vooraf den meristeemtoestand te doorloopen. Voor de bolrokken der *Liliaceën* geldt hetzelfde met betrekking tot het kleine gedeelte van het weefsel, dat tusschen den adventiefknop (*ak* Fig. 2, 3) en de adventiefwortels (*aw* Fig. 2, 3) gelegen is, doch hier is het verschijnsel van tijdelijken aard, daar de wortelvorming grootendeels van den adventiefknop uitgaat; zoo is *bw* Fig. 2 de eerste bijwortel welke op deze laatste wijze is ontstaan. Dit zijn dus in zekeren zin meer of minder duidelijke uitzonderingen op den boven uitgesproken regel, volgens welken het nieuwe individu *alleen* uit den adventiefknop ontstaat, en het zijn vooral de leerachtige bladen welke in dit opzicht nader onderzocht verdienen te worden, maar ik was tot nu toe niet in de gelegenheid om dit te doen.

Afgezien van deze beide gevallen van uitzondering, waar zich waarschijnlijk nog wel andere zullen bijvoegen, laten zich de overige knopvormende bladen tot twee groepen brengen, die echter niet altijd scherp van elkander te onderscheiden zijn. Aan sommige bladen heeft namelijk de reproductie eerst en alleen dan plaats wanneer zij, na van de moederplant afgenomen te zijn geworden, in de gelegenheid worden gesteld een callus voort te brengen: uit dit callus ontstaat dan later een adventiefknop. In andere gevallen treden daarentegen de nieuwe knoppen uit het bladweefsel onmiddellijk op, en vertoonen daarbij een meerdere of mindere onafhankelijkheid van de plaats der verwonding indien het blad van de plant is afgesneden, of van de moederplant zelve indien de bladen nog door deze gedragen worden.

Onze kennis aangaande het reproductievermogen der bladen in verschillende plantengroepen is nog niet zeer uitgebreid en berust ten deele op onvolledige opgaven in tuinbouwkundige werken, van welke ik voor mijn onderwerp geen gebruik kan maken, maar die naar het schijnt in overeenstemming zijn met den regel dien ik beneden zal opstellen; ik zal mij diensgevolge moeten beperken tot de vermelding van die gevallen alleen, welke door *Alexander Braun* ¹⁾ zijn waargenomen, of ook door andere plantenkundigen, welke daarvan het onderwerp van bijzondere onderzoekingen hebben gemaakt. Eenige tot nu toe slechts onvolledig bekende gevallen heb ik zelf nader onderzocht.

§ 2. *Bladmossen.*

Hoezeer de tegenstelling tusschen wortel en stengel in de afdeeling der *Muscineën* nog niet tot stand is gekomen, en het protonema de functie van beide kan vervullen, is het niettemin duidelijk dat het volledig ontbreken van wortels

¹⁾ Ueber Polyembryonie und Keimung von *Caelebogyne ilicifolia*, pag. 181. f. f., Abhandlungen der Academie der Wissenschaften zu Berlin 1859.

bij deze hoofdgroep aanleiding geeft om het protonema als stengelorgaan te beschouwen, en daarom verdient de propagatie dezer planten door middel van hun bladen hier kort besproken te worden.

Zooals algemeen bekend is, vormen de bladen dezer planten zeer gemakkelijk protonema of bulbillen, en naar het schijnt is de neiging daartoe in alle cellen niet alleen van de bladen, maar ook van de andere organen der plant aanwezig. Onder daarvoor gunstige omstandigheden kunnen de protonemadraden zoowel uit de bovenzijde als uit de ondervlakte der bladen ontstaan, in het bijzonder echter zijn de bovenkanten der middelnerfven voor de knopvorming geschikt. Opmerking verdient het dat de hierbij voorkomende verschijnselen verschillend zijn, naarmate het blad nog in verbinding is met de moederplant of niet. Naar het schijnt bezitten de aan den stengel bevestigde bladen in het bijzonder neiging om aan hun top propagatiewerktuigen voort te brengen ¹⁾, terwijl zij na afgesneden te zijn, vooral uit de wondvlakte aan het ondereinde protonema vormen ²⁾.

Aan afgesneden sporogoniën of stukken daarvan schijnt het protonema ook lichter aan de onderste wondvlakte dan van boven te ontstaan, hiervoor pleiten ten minsten de figuren van Pringsheim ³⁾, waar men slechts aan één kant — waarschijnlijk het ondereinde — der setastukken protonemavorming bespeurt; echter kan volgens Stahl ⁴⁾ zelfs uit den wand der theca protonema ontstaan. Overigens ontstaat het protonema aan den bebladerden mosstam naar het schijnt bij voorkeur in de bladoksels, terwijl de eigenlijke zijknoppen naast den breedten bladvoet uit de stengeloppervlakte ontspringen.

Blijkbaar is uit deze opgaven nog geen ander bepaald resul-

¹⁾ W. P. Schimper, *Icones morphologicae atque organographicae introductionem synopsi muscorum europaeorum*, Stuttgart 1860, Tab. II, Fig. 12.

²⁾ Schimper, l. c. Tab. II, Fig. 31.

³⁾ Ueber sprossende Moosfrüchte, Pringsheims Jahrbücher 1878, pag. 1.

⁴⁾ Botanische Zeitung 1876, pag. 694.

taat af te leiden dan dat de propagatie niet uit alle punten der mosbladen even gemakkelijk geschiedt.

§ 3. *Varens.*

Bij de varens is het vermogen van propagatie door middel van de bladen zeer algemeen ¹⁾. Het is bekend dat de adventiefknoppen, terwijl zij nog op de bladen bevestigd zijn, 't geen niet zelden jaren lang het geval is, aan hun basis wortels voortbrengen; deze wortels zijn echter niet met het blad zelf in verbinding en vallen met de knoppen af. De plaats door de adventiefknoppen op de bladen ingenomen is zeer verschillend; bijna altijd echter zijn zij aan de bovenzijde gebonden. Hierop nemen zij echter verschillende standen in. Bij *Asplenium plantagineum* zitten zij aan de basis der bladschijf op den bladvoet, en bij *Asplenium gemmiferum* zit de eenige aanwezige knop aan de basis van 't eindblaadje. Bij *Aspidium cicutarium*, *A. refractum*, *A. reptans* en *Phegopteris prolifera*, op den voet der blaadjes schijnbaar in hun oksels; bij *Asplenium brachypterum* mislukt dien tengevolge het blaadje dat den knop draagt. Verstrooid over de oppervlakte, maar steeds boven de punten waar zich nerven vertakken, vindt men de knoppen van *Asplenium compressum*, *A. viviparum*, *A. nodosum*, *A. odontites*, *A. bifidum* en *A. proliferum*; zijn hierbij de plantjes aan de nerfvertakkingen van een bepaalde orde gebonden, zooals bij *Asplenium bulbiferum* en *A. viviparum*, dan nemen zij zeer regelmatige plaatsing ten opzichte van den rand in bij *Chrysodium flagelliferum* en *C. repandum*, verder bij *Asplenium flabellifolium* en *A. flabellatum* wier bladspitsen geheel met ranken overeenkomen, ontstaan de nieuwe planten uit de bovenzijde dezer rankachtige toppen. Waarschijnlijk is dit eveneens het geval met een aantal andere soorten, zooals *Comptosurus rhizophyllus*, *Adiantum caudatum*, *Aspidium*

¹⁾ Braun, Polyembryonie, pag. 181.

rhizophyllum A. fadyeni, *Aneimia dregeana* en *Trichomanes floribundum*. Tot den uitersten bladrand bepaald zijn de knoppen van *Acrostichum undulatum*, *Hemionitis palmata*, *Ceratopteris thalictroides*, *Phycopteris linkiana* en *P. rupestris*, maar ook in deze gevallen laat zich een duidelijk verband met de vaatbundelvertakking aanwijzen. Andere randstandige knoppen nemen de plaats van lacinien in, zooals bij *Aspidium aculeatum*, *A. vestitum* en *A. proliferum*.

De aanleg der adventiefknoppen van de varens ¹⁾ is steeds exogeen en gelijk wij zagen aan punten gebonden waar zich de vaatbundels vertakken. Volgens Heinricher ontstaan zij bij *Asplenium bulbiferum* reeds vroegtijdig gedurende de ontwikkeling van de bladen in acropetale volgorde.

Behalve uit de bladschijf heeft er bij talrijke varens vertakking plaats door middel van knoppen, welke aan de basis der bladstelen staan. Mettenius en andere plantenkundigen vatten deze knoppen echter niet op als adventiefformingen, maar als organen der normale vertakking; ook zij zijn in hun plaatsing aan het vaatbundelverloop gebonden, doch ontstaan in het parenchym ²⁾. De wortels, welke in zoo uiterst groot aantal uit de bladstelen der varens ontspringen, zijn van de knoppen onafhankelijk en staan in onmiddellijk verband met de vaatbundels.

Knopvorming aan de onderzijde van bladen is een hoogst zeldzaam verschijnsel; onder de varens is *Cystopteris bulbifera* in dit opzicht merkwaardig, daar deze plant in de oksels van de primaire en secundaire nerven harer blaadjes een groot aantal vleezige, licht afvallende bulbillen voortbrengt. Ook *Asplenium celtidifolium*, *A. belangeri* en *Woodwardia radicans* dragen krachtige adventiefknoppen op de onderzijde van de bladspil in de oksels der blaadjes, die daaraan jaren lang kunnen bevestigd blijven vóór zij afvallen.

¹⁾ Heinricher, Ueber Adventivknospen der Wedelspreite einiger Farne, Botanischer Jahresbericht, VI, Theil 1, pag. 536.

²⁾ De Bary, Vergleichende Anatomie, pag. 324.

Uit deze opgaven volgt dat de varens vooral aan den bovenkant hunner bladen neiging tot knopvorming aan den dag leggen, en dat de plaatsing dezer knoppen gebonden is aan de punten waar zich de vaatbundels vertakken. Daar het nu uit de onderzoekingen der laatste jaren meer en meer blijkt, dat de vaatbundels in de bladschijven der varens veelal monocollateraal zijn en hun xyleem naar boven keeren, is er reden aan dit xyleem een gunstigen invloed op het ontstaan der knoppen toe te schrijven.

§ 4. *Monocotylen.*

Hoezeer de propagatie van een aantal Monocotylen door middel van hunne bladen, in 't bijzonder van soorten uit de familie der *Liliaceën*, sinds lang is opgemerkt en beschreven, zijn toch de omstandigheden waaronder dit plaats vindt, zeer onvoldoende bekend. Behalve in het beroemde geval van de Orchidee *Malaxis paludosa* ¹⁾, waar somtijds een groot aantal knoppen met lange blaadjes aan de uiterste spits der gewone groene bladen staan, terwijl deze nog aan de plant bevestigd zijn, en bij de Aroidee *Atherurus ternatus* ²⁾ die op elk blad twee bulbillen draagt, één op den bladvoet en één op den bladsteel ter plaatse waar de scheede eindigt, en eindelijk bij de door Magnus beschreven *Drimia lilacina* waar zich één knop op de bovenzijde aan de spits van een blad bevond, hebben de in de litteratuur vermelde gevallen betrekking op afgesneden bladen en bolrokken van *Amaryllidaceën* en *Liliaceën*. In sommige gevallen schijnt het verdrogen dezer organen de knopvorming te begunstigen; zoo heeft men in herbariën kleine bolletjes zien ontstaan op de bladen van *Eucomis regia* ³⁾ en *Ornithogalum thyrs-*

¹⁾ Annales des sciences naturelles, Serie I, T XIX, pag. 103. Dickie, Botanischer Jahresbericht II, pag. 537.

²⁾ Petershausen, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Brutknospen, Hameln 1869, pag. 43.

³⁾ A. P. de Candolle, Physiologie végétale, T. II, Paris 1832, pag. 675.

soides¹⁾; bij de laatstgenoemde soort op beide zijden van het blad, bij de eerste alleen op de bovenzijde. Ik zag echter uit de bolschubben der lelies zulke knoppen ontstaan uit deelen welke hun vollen turgor behouden hadden, terwijl de verwelkte gedeelten der bolschubben geen adventiefvormingen voortbrachten.

Als algemeene regel kan men stellen, dat de basis van afgesneden bolrokken of bolschubben voor de knopvorming het meest gunstig is, en wanneer men bedenkt dat dit het jongste gedeelte is der genoemde werktuigen, daar zij aan hun basis het langst doorgroeien, kan dit weinig bevreemding wekken.

De verschijnselen van reproductie aan de bolschubben der Lelie zijn volgens mijn ervaring de volgende. Na in den herfst van den bol te zijn afgesneden, moeten zij een geruimen tijd in vochtig zand staan, eer de vorming van den adventiefknoop begint; of zij daarbij aan hun top verdrogen doet weinig tot het welslagen af. Het verdient opmerking dat het verdrogen steeds plaats heeft van boven naar onderen, en dat de adventiefknoop juist onderaan ontstaat (*ak* Fig. 2), dat is daar waar de strooming het langdurigst naar toe is gericht en de bolschub 't jongste is. Dit is, zooals men weet, eveneens bij den aardappel het geval, waar ook juist het »krooneind," dat het laatste verdroogt, en evenzeer het jongste is het meest gunstig is voor de knopontwikkeling. Ik heb niet meer dan een enkelen knop op elke bolschub zien ontstaan, maar ik onderzocht slechts *Lilium tigrinum*. Deze knop was zonder uitzondering op de bovenzijde en aan den uitersten rand van de bolschub bevestigd. Mikroskopisch onderzoek leerde mij dat een celtgroep, welke onmiddellijk aan het xyleem (*xl* Fig. 3) van één of meer nabij den rand geplaatste vaatbundels grenst, voor de vorming van den adventiefknoop in deeling geraakt, en dat ook de opperhuidcellen in dit proces betrokken worden. Evenals in de geheele bolschub waren ook in den adventiefknoop groote hoeveelheden zetmeel aanwezig, tot zelfs in het onvolledig gedifferentieerde vegetatiepunt daarvan. Later ontstaat uit het phloeëm (*ph* Fig. 3) van de zelfde vaatbundels waarboven de adventiefknoop zich gevormd heeft, dus aan de onderzijde van

¹⁾ Mémoires du Muséum, 1828, pag. 171.

de bolschub, een adventiefwortel (*aw* Fig. 3) en korten tijd daarna op geringen afstand van daar een tweede en een derde; deze wortels moeten om naar buiten te treden (*aw* Fig. 2) een dikke parenchymlaag van de bolschub doorboren; zij leven slechts kort, en weldra begint de adventiefknop zelve bijwortels, (*bw* Fig. 2) voort te brengen, zich daardoor tot een zelfstandig individu verheffend.

Algemeen bekend is de kunstmatige propagatie der hyacinthen door middel van »klisters” of bolknoppen welke uit de bolrokken ontstaan ¹⁾. Deze planten worden kunstmatig vermeerderd door uit de onderzijde der bollen een kegelvormig stuk te snijden, zoo groot dat daardoor de bolschijf verwijderd wordt. Boven de randen van de dientengevolge gevormde wondvlakken der bolrokken spruiten een groot aantal adventiefknoppen »klisters” naar buiten (*wk* Fig. 4.) Het bleek mij dat zij van exogenen oorsprong zijn, en dat zij in vochtig zand spoedig uit hun basis een bijwortel (*bw* Fig. 4) uitzenden. In hun structuur stemmen zij met de knoppen, welke aan groene bladen kunnen ontstaan volkomen overeen, met dit verschil dat zij op de rugzijde en niet op de boven of buikzijde ontstaan gelijk bij de groene bladen, ook dit is bij *wk* Fig. 4 gemakkelijk waar te nemen daar deze figuur een bolrok half van achteren en van ter zijde gezien voorstelt. Aangaande de propagatie door middel van groene bladen deelt Magnus ²⁾ het volgende mede: »Steckt man die frischen Blätter von Hyacinthus in die Erde, so sprossen an dem in die Erde gesteckten Theile an der Bauchseite zahlreiche Adventivknospen dicht über einander hervor. Diese Adventivknospen werden entweder wenn der untere in der Erde steckende Blattheil noch jung ist aus den Epidermiszellen selbst, oder wenn der Blattheil älter ist aus der hypodermalen Zellschicht unter Betheiligung der darunter liegenden Zellenschichten angelegt. Die benachbarten Epidermiszellen oder (an älteren Blattheilen) hypodermalen Zellen

¹⁾ M. T. Masters, Vegetable Teratology, London 1869, pag. 172.

²⁾ Botanische Zeitung 1878, pag. 765; Abhandlungen des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg 1878, pag. 6.

wachsen durch Längs- und Quertheilungen gemeinschaftlich zu Höckern aus die mit divergirenden dichotom sich theilenden Zellreihen am Scheitel weiter wachsen. An solchen weiter entwickelten Höckern tritt ein ringförmiger Wall auf, der zum ersten scheidenförmigen Blatt der Adventivknospe auswächst, während der eingeschlossene Scheitel derselben noch das Wachsthum mit divergirenden Zellreihen zeigt.... Die Schlieszellen der über die betheiligte Blattfläche zerstreuten spaltöffnungen zeigen nie Wachsthum und Zelltheilung wie die omgebenden Zellen." Uit deze beschrijving volgt dus het niet onbelangrijk feit, dat voor de vorming van de adventiefknoppen der hyacinthen evenals bij de lelie meerdere volwassen of bijna volwassen cellen gebruikt worden. Daar het mij gebleken is dat dit eveneens geldt voor de knoppen welke op de bladen van *Nasturtium officinale* ontstaan houd ik het voor mogelijk dat dit evenzoo voor de meeste andere gevallen doorgaat.

Onderzoekt men onbeschadigde hyacinthenbollen na afloop van den bloeitijd, dan kan men ook dáárin »klisters" aantreffen (ak Fig. 4) welke op de bolrokken ontstaan zijn. Deze zitten echter gewoonlijk aan de randen der bolrokken en komen niet zelden tot boven het midden van de lengte daaraan voor. In de gevallen, welke ik onderzocht heb, zaten de krachtigste en blijkbaar de eerst gevormde bolknoppen het hoogst en de kleinste onder aan den rand der rokken, zoodat zij zich basipetaal schenen ontwikkeld te hebben, geheel in overeenstemming met den basipetalen groei van den bolrok zelven. De hooge standplaats dezer klisters en hun bevestiging aan den rand, bewijzen dat hier andere invloeden op hun ontstaan hebben gewerkt, dan die welke tot de vorming der klisters uit de beschadigde bollen aanleiding geven. Hier moet ik nog vermelden dat bij *Hyacinthus pouzolsii* volgens Braun, de knoppen op de bovenzijde van de middelnerf van de bladschijf geplaatst zijn, en dat door Mohl van een geval gewag wordt gemaakt waarbij zich een groep van knoppen op de rugzijde der bolrokken van *Ornithogalum scilloides* gevormd had. Niettegenstaande den twijfel van Braun komt mij de juistheid dezer waarneming volstrekt niet onwaarschijnlijk voor.

Voor zoover het mogelijk is uit deze weinige opgaven een algemeene conclusie op te maken, kan men besluiten dat de adventieffknoppen aan de bladen der *Monocotylen* exogeen ontstaan, en dat zij aan afgesneden bladen op de jongste deelen in de onmiddellijke nabijheid der wonden, dus aan het onder-einde waar eveneens de wortels ontspringen, gevormd worden; dat zij overigens onder natuurlijke omstandigheden aan de bladen welke nog aan de moederplant bevestigd zijn groote vrijheid in hun plaatsing bezitten, maar dan toch meestal op de bovenzijde der bladen voorkomen; dat zij daarbij steeds in de nabijheid der vaatbundels ontstaan — met uitzondering van de klisters der hyacinth (*wk* Fig. 4) die na verwonding onder aan de rugzijde der bolrokken optreden, — en dat zij somtijds in hun ontstaan met het xyleem dezer vaatbundels een onmiskenbaren samenhang vertoonen.

§ 5. *Begonia*.

Onder de *Dicotyledonen* moeten hier in de eerste plaats de bladen der *Begonia*'s ¹⁾ genoemd worden, die een buitengewoon groote neiging tot knopvorming bezitten, in sommige gevallen zooals bij *Begonia quadricolor*, *B. möhringii*, *B. phyllomanica* en *B. coriacea*, zelfs terwijl zij nog met de moederplant in verbinding staan. Bladstukjes niet grooter dan een vierkante centimeter hebben nieuwe planten voortgebracht. Dit geldt echter alleen van de rhizoomvormende soorten met bonte bladen; alle vormen welke verticale, vertakte stammen bezitten, kunnen wel gemakkelijk door stekken van stengels, maar niet door bladen voortgeplant worden. Behalve knoppen vormen de *Begoniabladen* ook zeer gemakkelijk wortels; deze ontstaan steeds in de nabijheid van de basale wonden, maar onafhankelijk van, en uit andere weefsels dan de adventieffknoppen. Zij ontspringen namelijk uit of tegen het phloem der vaatbundels van den bladsteel en van de dikkere ner-

¹⁾ F. Regel, Die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern, Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft 1878, pag. 447.

ven, terwijl de knoppen uit parenchym en epidermis ontstaan.

De knoppen der Begoniabladen zijn van tweeërlei oorsprong. In de eerste plaats ¹⁾ kunnen zij uit de bladstelen (en misschien ook uit de dikkere bladnerven) van afgesneden bladstukken ontstaan, in de nabijheid van de benedenste, naar den stengel gekeerde, wondvlakte. (ak Fig. 5). In dit geval verkeeren bijvoorbeeld *Begonia warszewiczii* en *B. ricinifolia*. Deze knoppen ontstaan gewoonlijk eerst wanneer de betrokken bladstukken beginnen te sterven en te verrotten, 't geen van boven naar onderen plaats heeft; zij nemen een overeenkomstige positie in als de adventiefwortels (*aw*) der Begoniabladen, welke eveneens in de nabijheid der basale verwonding gevormd worden. Aangaande deze knoppen is weinig bekend en zij zullen verder buiten bespreking blijven. In de tweede plaats kunnen er op de Begoniabladen een aantal knoppen ontstaan, gedeeltelijk reeds onder normale omstandigheden, wier aanhechtingspunten in hoofdzaak door den bouw der bladen zelve bepaald worden. Naar 't mij voorkomt is op dit punt, namelijk op den samenhang tusschen den bouw van het blad en de verspreiding der adventiefknoppen, nog niet genoeg de aandacht gericht, hoezeer het bijzonder duidelijk in 't oog valt vooral aan hand- en vinnerige bladen. In Fig. 5 ziet men de schematische voorstelling van een Begoniablاد met de daarop verspreide adventiefknoppen, overgenomen uit de onderzoeking van Regel. Een groep van knoppen is geplaatst op den bladvoet, dat is daar waar de steel in de schijf overgaat en de hoofdnerf en bijnerven uit elkander wijken; deze knoppen zijn verreweg het krachtigst en hebben aan bladstekken de meeste kans om uit te loopen. Alle overige knoppen zijn op de hoofdnerf, de bijnerven en de zijnerven van de handnervige blad-schijf geplaatst; zij zijn des te krachtiger naarmate zij dichter bij den bladvoet en dus op een dikker gedeelte van de nerf gezeten zijn, zoodat de zwakste knoppen het meest nabij den rand en den top van het blad staan; zij bevinden zich zonder uit-

¹⁾ H. Vöchting, Ueber Organbildung im Pflanzenreich, Bonn 1878, pag. 98.

zondering juist boven de punten van samenkomst van twee nerven. Hieruit volgt dus dat de knopvorming op de *Begonia*-bladen gebonden is aan de plaatsen waar de nerven uit elkan- der ontspringen, en dat de omstandigheden daarvoor des te gunstiger zijn naarmate de nerven zelve krachtiger zijn. Daar wij dezen regel ook in een geheel ander geval namelijk bij *Nasturtium officinale* zullen leeren kennen en ook, hoezeer minder duidelijk bij eenige andere bladen, geloof ik dat hij op de hand- en vinnervige bladen der *Dicotylen* van algemeene toepassing is.

Op grond van deze beschrijving is het duidelijk dat wan- neer men uit een bladschijf van een *Begoniablad* een wille- keurig stuk snijdt, aan het onder einde (Fig. 1), dat is aan het naar de middennerf of bladvoet toegekeerde gedeelte daarvan, de krachtigste nerven zullen gevonden worden; bevin- den zich nu op dit stuk knoppen, al is het ook slechts in eersten aanleg, dan moeten de krachtigste daarvan eveneens op het onder einde geplaatst zijn en zij bezitten blijkbaar de grootste kans om uit te loopen. Moeten er geheel nieuwe ad- ventiefknoppen ontstaan, dan is ook weder het punt van, sa- menkomst der dikste nerven, m. a. w. het onder einde der afgesneden stukken de daartoe aangewezen plaats.

Terwijl het optreden van knoppen op de bladen der meeste andere planten bijna uitsluitend aan de boven- of buikzijde der bladschijven gebonden is, kan men bij de *Begonia*'s niet zelden knopvorming op de rugzijde der bladen waarnemen, Hiermede in verband moet ik echter opmerken dat ook de anatomische bouw der *Begoniabladen* een bijzonderheid aanbiedt, welke bij de meeste andere bladen niet voorkomt en waarmede het genoemde verschijnsel naar mijne opvatting in verband staat. Men vindt hier namelijk, zoowel in den bladsteel als in de dikkere nerven, ringen van vaatbundels, welke hun phloëem naar buiten keeren; bovendien ligt er nog in het midden van de doorsnede dezer organen een tweede maar veel kleinere vaatbundelring. Daar ik nu meen te kunnen aantoonen dat er een verband is tusschen de plaats van het xyleem in een orgaan en de punten waar de adventiefknoppen ontstaan, zoo

was het te verwachten dat in de radiaal gebouwde nerf van 't Begoniablade de rug- en buikzijde in dit opzicht geen groot verschil zouden kunnen aanbieden.

Het laatste feit met betrekking tot de Begoniabladen, dat ik hier nog wensch aan te stippen, is dat de adventiefknoppen daarop naar het schijnt zonder uitzondering exogeen ontstaan, zoodat ook de opperhuid deel neemt aan hun vorming; niet een enkele cel, maar een celgroep dient hier, evenals bij *Hyacinthus*, voor de propagatie.

§ 6. *Crassulaceën*.

Niet minder gemakkelijk dan de *Begoniaceën* brengen de *Crassulaceën* knoppen op hunne bladen voort. In de meeste gevallen bij voorbeeld bij *Echeveria* en *Crassula* schijnen deze knoppen op de bovenzijde te ontstaan ter plaatse waar het blad zich begint te verbreedden, dat is daar waar de vaatbundels, welke uit den steel in het blad overgaan, uiteenvallen. Behalve knoppen brengen de bladen den *Crassulaceën* gemakkelijk wortels voort, deze ontspringen tegen het vaatbundelphloeem in de nabijheid der basale verwonding aan afgesneden bladen en zijn van de adventiefknoppen onafhankelijk. Bij *Bryophyllum calycinum* is volgens Hofmeister ¹⁾ en Berge ²⁾ de oorsprong der adventiefknoppen exogeen en gaat van de bovenzijde van het blad uit; zij ontstaan volgens Berge gedurende de periode van den groei van het blad, en, in verband met den basipetalen ontwikkelingsgang der bladtanden, in de richting van den top naar den bladvoet. Zooals algemeen bekend is zitten de adventiefknoppen dezer plant in de kerven tusschen de karteltanden langs den geheelen omtrek van het blad ³⁾; elke knop

¹⁾ Allgemeine Morphologie, pag. 422.

²⁾ Botanischer Jahresbericht IV, pag. 451.

³⁾ F. J. F. Meyen, Neues System der Pflanzenphysiologie, Bd. III, Berlin 1839, pag. 64. A. P. de Candolle, Organographie végétale, Tom II, Paris 1827, Pl. 27.

bevindt zich boven het punt van vertakking van den vaatbundel van de zijnerf van den eersten rang die naar de inkerving gericht is en van daar uit de beide naast aangrenzende tanden voorziet; in hun plaatsing bieden deze knoppen dientengevolge zekere overeenstemming aan met hetgeen men bij *Asplenium bulbiferum* waarneemt.

Indien *Bryophyllum* in een warme atmosfeer is geplaatst en de bladen zijn in contact met een vochtigen grond, dan heeft de knopvorming zoowel plaats wanneer het verband met de moederplant nog bestaat als wanneer de bladen afgesneden zijn. De nieuwe wortels der jonge *Bryophyllum*plantjes ontspringen uit de basis der adventiefknoppen, maar het *Bryophyllum*blad zelve brengt voor zoover mij bekend is geene wortels voort.

§ 7. *Cardamine* en *Nasturtium*.

De merkwaardige verschijnselen welke aan de bladen van *Cardamine pratensis* optreden, zijn herhaalde malen beschreven, het eerst in 1816 door Cassini ¹⁾, later op nieuw door Münter ²⁾ nadat zij door Schleiden in twijfel waren getrokken, onlangs weder door Vöchting ³⁾, die daarin steun vindt voor zijn onderstelling aangaande het bestaan van een »inwendige» kracht welke het ontstaan der nieuwvormingen zou regelen.

De laagste, tegen den grond gedrukte (soms tijds ook de hoogere) eenvoudig gevinde bladen der genoemde plant (Fig. 6), brengen zoowel op hun algemeenen bladsteel als op de steeltjes en de dikste nerven hunner blaadjes kleine knobbeltjes voort, die eerst een of meer wortels, dan een blaadje en eindelijk een vegetatiepunt vormen, en dan langzamerhand in een bladrozetje overgaan. Bij *Cardamine hirsuta* en *C. impatiens* ⁴⁾ heeft men dezelfde verschijnselen opgemerkt.

¹⁾ Bulletin philomatique 1816, pag. 71.

²⁾ Botanische Zeitung 1843, pag. 537.

³⁾ Organbildung, pag. 96.

⁴⁾ Botanische Zeitung 1873, pag. 629 en Botanische Zeitung 1874, pag. 621.

Door blootstelling aan ongunstige omstandigheden, vooral door afsluiting van zonlicht, gelukte het mij de zeer jonge inflorescentiën van *Cardamine*planten te dooden, zonder dat de plant daar overigens veel schade onder leed; zulke planten brachten echter een veel grooter aantal adventiefknoppen voort dan de normaal bloeiende exemplaren. Opmerkelijk is de geringe samenhang tusschen zulke knoppen voortbrengende zijblaadjes en de rhachis waaraan zij bevestigd zijn; zeer vaak vindt men ze dan ook los naast de plant op den grond liggen, of drijvende op de oppervlakte van het water; dit is blijkbaar een uitmuntend middel ter verspreiding. De wortels der kleine plantjes dringen reeds in den grond, terwijl nog het verband met 't blaadje voortduurt, eerst na het afsterven van het laatste worden de plantjes zelfstandig.

Niet overal op het blad schijnen de omstandigheden voor de vorming der jonge plantjes even gunstig te zijn; de basis van het eindblaadje komt hierbij 't eerst in aanmerking, maar ook op den voet der lagere zijblaadjes staan krachtige knoppen, welke echter aan 't benedenste bladjuk meestal iets zwakker zijn. Veel ongunstiger is echter de kans van de op de nerven der blaadjes voorkomende adventiefknoppen (*ak* Fig. 6) om tot plantjes uit te groeien, en in het algemeen is deze kans des te geringer naarmate de nerf waarop zij geplaatst zijn dunner is. Deze verhouding komt zoo volkomen overeen met 't geen omtrent *Begonia* is medegedeeld, dat het niet noodig is daar lang bij stil te staan.

Vöchtig ¹⁾ heeft aangetoond dat het maken van een insnijding in de blaadjes van *Cardamine* het uitgroeien der plantjes boven de verwonding zeer bevordert. Hij laat het daarbij in het midden of de aanleg der knoppen reeds aanwezig is, of nog geheel nieuw gevormd moet worden. Ten dien aanzien moet ik opmerken dat ik op de nog zeer jonge en in groei verkeerende bladen, ter plaatse waar later de plantjes ontstaan, d. i. boven de punten waar zich de vaatbundels vertakken, eigenaardige celgroepen heb aangetroffen, die uit

¹⁾ Organbildung, pag. 105.

kleine cellen bestonden, wier inhoud rijker aan protoplasma was dan die van de cellen in de naaste omgeving; bij de proeven van *Vóchting* waren zulke embryonale knoppen — als zoodanig moeten de genoemde celgroepen beschouwd worden — reeds zonder twijfel voorhanden.

De wortels welke uit de adventiefknoopen van *Cardamine* ontstaan zijn van exogenen oorsprong; dit is een in het plantenrijk zeldzaam voorkomend verschijnsel, dat men onder anderen ook bij *Neottia nidus avis* heeft waargenomen; daar dit eveneens en op geheel overeenkomstige wijze plaats vindt bij *Nasturtium officinale* waar ik beneden nader op terugkom, behoef ik bij dit feit hier niet langer stil te staan. De allereerste celdeelingen waardoor de knobeltjes ontstaan die zich tot de adventiefknoopen ontwikkelen, gaan uit van de celgroepen welke aan het xyleem der vaatbundels van de bladnerven grenzen, en strekken zich eindelijk ook over de epidermis uit. Daar ook deze verhoudingen bij *Nasturtium* teruggevonden worden zullen zij bij de beschouwing dezer plant waartoe ik nu wensch over te gaan, nog eens ter sprake gebracht worden.

Turpin ¹⁾ schijnt de eerste geweest te zijn die de adventiefknoopen van *Nasturtium officinale* gezien heeft, en hij merkte op dat kleine stukjes van de bladen dezer plant die door *Phryganiden* gebruikt waren om hun kokertjes te bouwen nieuwe plantjes hadden voortgebracht.

In de lente van 1881 plaatste ik een plant van *Nasturtium officinale* in een met water en modder gevuld bekeerglas, en zette dit glas op de vensterbank in een lokaal dat tegen het Noorden ligt. Aanvankelijk groeide de plant krachtig door, maar de bloemtrossen kwamen niet tot volledige ontwikkeling, misschien uit gebrek aan licht. Nadat zij afgestorven waren traden er uit de stengels bundels van bijwortels voor den dag welke in groepen vereenigd uit de oksels der bladen schenen te ontspringen, maar in werkelijkheid rondom en uit de knoppen of zijtakjes, welke aan de stengels vastzaten,

¹⁾ *Comptes rendus* 1839, pag. 19.

hun oorsprong namen. Onder normale omstandigheden geschiedt dit onder water op dezelfde wijze, maar niet zooals bij mijn plant in de lucht. Langzamerhand gingen deze wortels te gronde en eindelijk ook het bovenste gedeelte van den stengel zelve. Het was intusschen herfst geworden en nu begonnen zich op de bladen de beginsels van nieuwe plantjes te vertoonen, die zich weldra verder ontwikkelden, eerst een of meer wortels, daarna een blad, eindelijk een duidelijk vegetatiepunt voortbrachten, dat dan weer in een bladrozetje veranderde ongeveer op dezelfde wijze als bij *Cardamine pratensis*. De verschijnselen welke hierbij worden waargenomen wil ik iets uitvoeriger schetsen.

De bladen van *Nasturtium officinale* zijn eenvoudig gevind (Fig. 8), de blaadjes zijn tamelijk lang gesteeld en des te grooter naarmate zij hooger aan den algemeenen bladsteel geplaatst zijn; zij zijn meer of minder duidelijk drietallig handnervig, het verloop der fijnere nerven laat zich het best uit Figuur 7 opmaken, welke ontworpen is naar een eindblaadje waarvan de bladgroenkleurstof met alcohol was uitgetrokken en dat met kali doorschijnend was gemaakt. De rand der blaadjes is over 't algemeen gaaf, doch op sommige plaatsen vindt men een duidelijken tand, welke in een één-cellig puntig haar uitloopt.

Hier en daar op de bovenste oppervlakte der blaadjes mijner plant, welke zich onder de bovengenoemde ongunstige levensvoorwaarden bevond, ontstonden, zooals ik reeds meedeelde, in den herfst van 1884 en verder in den loop van den geheelen daaropvolgenden winter, kleine knobbelvormige verhevenheden (ak Fig. 8), welke ik in 't vervolg korthedshalve met den naam van »knolletjes» zal aanduiden.

Nadat de vorming dezer knolletjes eenmaal was begonnen, nam op elk nieuw blad dat uit het vegetatiepunt ontstond, hun aantal toe, zoodat in Januari 1882 de blaadjes daarmede letterlijk als bestrooid waren. Sints dien tijd is het mij gelukt, dit verschijnsel dat men met Braun ¹⁾ »Blastomanie»

¹⁾ Ueber Adventivknospen von *Calliopsis tinctoria*, Verhandl. d. bot. Vereins d. Prov. Brandenburg, 1870, pag. 154.

zou kunnen noemen, door ongunstige cultuurvoorwaarden aan een aantal *Nasturtium*planten kunstmatig op te wekken.

Bepaalt men met behulp van een teekenprisma bij opvallend licht de plaats waar zich de eerste ontwikkelingstoestanden der knolletjes bevinden, en daarna in hetzelfde met alcohol kleurloos gemaakt blaadje de verspreiding der vaatbundels, dan vindt men dat de knolletjes daarop niet ordeloos verspreid zijn, maar vooral op de hoofd- en bijnerfen staan, en in het algemeen op zulke plaatsen waar zich een zijnerf van hooger rang afbuigt (ak Fig. 7). Deze punten beantwoorden echter aan de punten van samenkomst der vaatbundels en wij vinden hier dus dezelfde verhouding terug, welke wij reeds bij de varens, bij *Begonia*, bij *Bryophyllum* en *Cardamine* leerden kennen.

Op sommige blaadjes was het aantal der knolletjes buitengewoon groot, en het meerendeel daarvan bevond zich in zulke gevallen op de bovenste helft der blaadjes, dus nabij den top. Het krachtigste van al de knolletjes, dat ook het meest kans heeft een nieuw plantje voort te brengen, bevindt zich aan den voet van het eindblaadje (ak Fig. 7); daarop volgen in neerdalende rangorde de knolletjes, welke een overeenkomstige positie op de zijblaadjes innemen; meer nauwkeurig wordt de standplaats dezer bijzondere begunstigde knolletjes bepaald, door het punt waar de hoofd- en bijnerfen van het drietallig handnervig blaadje uit elkander gaan. Moge nu ook al het aantal dezer in eersten aanleg verkeerende knoppen nabij de toppen der blaadjes grooter wezen dan dat nabij den voet, zoo bemerkt men toch daarvan later gewoonlijk niets meer, daar zij spoedig ophouden zich verder te ontwikkelen en overwonnen worden door de laatstgenoemde veel krachtiger knoppen. Niettemin maakt de beschouwing van een blad van *Nasturtium officinale*, dat aan den voet van het eindblaadje (Fig. 8) of tusschen de beide blaadjes van het hoogste bladjuk een plantje heeft voortgebracht, den indruk dat de »opstijgende sapstroom» de knopvorming aan de hoogst gelegen punten begunstigt. Voor *Cardamine pratensis* (ak Fig. 6) geldt hetzelfde. Wat de verspreiding der jonge

adventiefknoppen over de verschillende blaadjes van een zelfde gevind blad betreft, zoo is evenals bij *Cardamine* het eindblaadje daaraan het rijkste, en het aantal vermindert naarmate de blaadjes lager zijn vastgehecht; dit geschiedt echter niet regelmatig en vooral de middelste bladjukken wedijveren met het eindblaadje. In geen enkel geval kon ik op de onderzijde der blaadjes iets van deze knolletjes ontdekken, hoezeer een aantal bladschijven verschillende krommingen hadden uitgevoerd, en daardoor vaak hun onderkant naar boven keerden.

Lang reeds eer de bladen hun vollen wasdom bereikt hebben, bespeurt men op de plaats waar later een knolletje zal optreden in het weefsel van het blad een kleine *verdieping*; de cellen zijn daar namelijk langzamer gaan groeien dan in de naaste omgeving, en daar deze groei hoofdzakelijk in celstrekking bestaat, zijn de op den bodem der kuiltjes geplaatste cellen kleiner gebleven. De eerste zichtbare aanleg der adventiefknoppen bestaat dus blijkbaar uit een ontwikkelingsstremming van het bladparenchym. Nauwkeurige kennis aangaande het weefsel waarin dit geschiedt, verkrijgt men uit dwarsdoorsneden der bladschijf, welke door den aanleg der knolletjes gevoerd worden. In *km* Fig. 9 ziet men zulk een doorsnede van een toestand, welke zich tengevolge van herhaalde celdeelingen reeds buiten het vlak der bladschijf begint te verheffen. De bladschijf zelve bestaat gemiddeld uit 4 of 5 cellagen, welke door de beide opperhuiden bekleed zijn; één dezer cellagen, het staketselweefsel der bovenzijde, is loodrecht op de oppervlakte der bladschijf verlengd. De cellen zijn betrekkelijk groot en voeren talrijke bladgroenkorrels. De vaatbundels welke zich in de nerven bevinden zijn steeds van zeer eenvoudigen bouw en keeren hun xyleembundel (*xl*) naar de bovenzijde, hun phloëemgedeelte (*ph* Fig. 9) naar de onderzijde van de bladschijf. Boven den xyleembundel bevinden zich, afhankelijk van de dikte van de nerf waartoe de vaatbundel behoort, één of twee cellagen. De eerste aanleg der knolletjes (*km* Fig. 9) schijnt te ontstaan uit die cellaag, welke onmiddellijk aan het xyleem grenst, van daar strekt zich de celdeeling over de

tweede cellaag en eindelijk ook over de opperhuid zelve uit. De knoppen van *Nasturtium* ontstaan dus, evenals die van *Hyacinthus*, uit een celgroep en niet uit één enkele cel.

Naar het mij voorkomt is het feit dat de adventiefknoppen op de *Nasturtium*bladen, — en bij *Cardamine* is dit eveneens het geval, — in onmiddellijk contact met de houtbundels ontstaan, niet onbelangrijk, daar zij zich hierdoor aan de knoppen, welke aan stengels en wortels voor kunnen komen, nader aansluiten. In de laatstgenoemde gevallen toch vormen zich de knoppen eveneens geheel onafhankelijk van het phloëem uit schors of callusparenchym, maar verraden steeds een zekere betrekking tot het xyleem, onverschillig of dit van primairen of secundairen oorsprong is.

Een andere opmerking die de aandacht verdient, heeft betrekking op het aandeel dat de epidermis in de vorming der adventiefknoppen neemt. Hoezeer het, gelijk boven werd medegedeeld, hoogst waarschijnlijk is dat niet dáárin, maar in de cellaag welke aan 't xyleem grenst de allereerste celdeelingen optreden welke tot het ontstaan der knoppen aanleiding geven, is het toch zeker dat de epidermis een niet onaanzienlijk deel der toekomstige plant oplevert, want reeds zeer vroegtijdig worden daarin zoowel tangentielle als verticale deelwanden bemerkbaar. De plantjes op de *Nasturtium*bladen zijn dus, zooals men dit gewoonlijk noemt, van exogenen oorsprong en stemmen daarin overeen met alle, onafhankelijk van callus, uit bladen gevormde adventiefknoppen.

De uitwendige differentieering welke langzamerhand aan de grooter wordende knolletjes der *Nasturtium*bladen zichtbaar wordt, is zeer eigenaardig. Eerst ziet men twee, drie of meer kegelvormige verhevenheden op de oppervlakte ontstaan, welke groen van kleur zijn en een geruimen tijd in de richting welke zij toevallig bezitten, doorgroeien; zoodoende vormen zich eenige cilindrische staaftjes welke ruim 1 a 2 mm. lang kunnen worden (*bw* Fig. 10). Is deze lengte echter bereikt, dan treedt bij verderen groei plotseling verandering op: zij verliezen hun groene kleur, worden positief geotropisch (*bw* Fig. 11) en nemen in één woord de eigenschappen van wortels aan. In droge

kamerlucht doorgroeiend, blijft de oppervlakte dezer wortels langdûrig glad, in een vochtige atmosfeer daarentegen vormen zij talrijke wortelharen. Gelijk uit deze beschrijving duidelijk is op te maken en uit de Figuren 10 en 11 gemakkelijk is te zien, is de opperhuid dezer wortels een directe voortzetting van de opperhuid van het moederblad, er is dus niet de minste twijfel aan hun zoogenoemd exogenen oorsprong. Voor het geslacht *Cardamine* geldt volkomen hetzelfde.

Het is mij gebleken dat de bijwortels, welke zich onder normale omstandigheden in groepjes van drie tot zeven rondom en uit de zijknoppen in de oksels der bladen van *Nasturtium officinale*, *N. amphibium* en *N. sylvestre* vormen, even als die der adventiefknoppen, exogeen ontstaan. Voor zoover mij bekend is zijn dit de eenige gevallen van dien aard onder de *Dicotyledonen* ¹⁾, maar wellicht zal een bepaaldelijk daarop gericht onderzoek nog vele andere gevallen leeren kennen waarin wortels zich niet zooals gewoonlijk endogeen (tegen de vaatbundels aan) vormen en later de schors en de opperhuid openscheuren, maar waarbij ook deze meer naar buiten gelegen weefsels in de wortelvorming zelve opgaan, zooals bij *Nasturtium*. Het komt mij op grond van de onderzoekingen van Janczewsky ²⁾ waarschijnlijk voor, dat zich een lange reeks van alle mogelijke overgangen tusschen deze beide grensgevallen zal laten aanwijzen, en dat de ouderdom der weefsels, waaruit de wortelvorming plaats heeft, hierbij een hoofdrol speelt. Ik houd dit daarom voor waarschijnlijk, omdat in geheel volwassen organen de wortels steeds op betrekkelijk groote diepte onder de epidermis, uit de meristemen van *Nasturtium* en *Cardamine* daarentegen geheel exogeen ontstaan, terwijl bij de vorming van bijwortels uit andere wortels ter plaatse waar deze nog in meerdere of mindere mate in de lengte groeien, of alleen 't pericambium, of 't pericambium en de drukgrens, of ook behalve deze beide bovendien een

¹⁾ Hofmeister, Allgemeine Morphologie, 1862, pag. 426.

²⁾ Recherches sur le développement des radicules dans les Phanérogames, Annal. d. sc. nat. Bot., 1874, pag. 208.

veranderlijk aantal cellagen van de schors betrokken zijn. Het is niet onmogelijk dat er tusschen deze verschillende gevallen en den afstand waarop de bijwortels van het in den snelsten lengtegroei verkeerende deel van den moederwortel ontspringen een zeker verband bestaat, in dier voege dat de wortelschors des te minder in de bijwortelvorming is begrepen, naarmate dit proces verder van den streek der snelste lengtestrekking plaats vindt ¹⁾).

Korten tijd nadat de groengekleurde organen, welke later als wortels doorgroeien, zich uit de knolletjes beginnen te verheffen, wordt aan deze laatste het eerste blaadje zichtbaar. De bladschijf daarvan bestaat nog slechts uit één enkelvoudig deel, dat aan den top van den bladsteel naar beneden hangt. Gewoonlijk bezit reeds het tweede blad dat zich uit de knolletjes ontwikkelt (Fig. 8), een paar onder het eindblaadje bevestigde zijblaadjes. Vervolgt men den ontwikkelingsgang der later gevormde, eenvoudig gevinde bladen, zoo blijkt deze basipetaal te zijn, tengevolge waarvan de laagste blaadjes het jongste zijn.

Bij het ontstaan van het eerste enkelvoudige blad is er nog geen eigenlijk vegetatiepunt aanwezig, dit ontstaat eerst later aan den voet van het blaadje; iets overeenkomstigs neemt men waar bij het ontstaan der cotyledonen van de *Phanerogamen* en *Vaatcryptogamen*. Onderzoekt men de structuur van de twee eerste door het knolletje voortgebrachte bladen bij sterke vergrooting, zoo vindt men aan den voet hunner bladstelen twee kleine kleurloze steunblaadjes (*st* Fig. 11 en 12). Aan den voet van het eerste blad, tusschen de twee steunblaadjes verborgen, heeft het weefsel het karakter van een vegetatiepunt (*vp* Fig. 11) aangenomen, dat op regelmatige wijze nieuwe bladen gaat vormen, zoodat dientengevolge een bebladerd stengelorgaan ontstaat.

¹⁾ De in de lucht gevormde wortels van *Nasturtium* zijn tengevolge van hun doorschijnendheid buitengewoon fraaie demonstratieobjecten voor de vorming van het wortelkapje uit de opperhuid van den wortel (*wk* Fig. 11).

Aan de bladen welke onder gewone omstandigheden aan de stengels van *Nasturtium officinale* ontstaan, treft men de zooeven beschreven steunbladen niet of slechts in rudimentairen toestand aan, daarentegen zijn zij bij *Nasturtium amphibium* en *Nasturtium sylvestre* steeds duidelijk ontwikkeld; daar zij echter bij de laatstgenoemde soorten op de binnenzijde der bladscheede staan, kunnen zij met de *squamulae intravaginales* van sommige *Monocotylen* vergeleken worden; door hun plaatsing ontsnappen zij aan oppervlakkige waarneming en worden in systematische beschrijvingen, voor zoo ver mij bekend is, niet genoemd.

Het vaatbundelverloop der jonge, op de *Nasturtium*bladen gevormde, plantjes is aanvankelijk zeer eenvoudig. De vaatbundel van het eerste blaadje sluit zich aan dien van den meest nabij geplaatsten wortel aan, en deze staat in verbinding met den vaatbundel van het moederblad (Fig. 11). Ook de later gevormde bladen der kleine plantjes zenden slechts één vaatbundel naar beneden die door niet meer dan één lid neërdaalt; indien nu, zooals dit bij *Nasturtium* vaak voorkomt, het stengellid (l_1 Fig. 8) dat beneden b_1 is gelegen zich verlengt, dan vindt men daarin slechts twee vaatbundels (v_1 en v_2 Fig. 12), welke in het benedendeel van het lid tot één versmelten.

Aan 't eind mijner beschrijving van de reproductieverschijnselen op de bladen van *Nasturtium* gekomen zijnde, is 't misschien niet overbodig de hoofdresultaten kort te herhalen.

Door planten van *Nasturtium officinale* in het bloeien tegen te werken, gelukt het op de blaadjes een zeer groot aantal adventiefknoppen te doen ontstaan. Eerst zijn dit kleine verdiepingen, later knobbeltjes op de bovenzijde van de bladschijf. Het grootste aantal knoppen bevindt zich nabij den top der blaadjes, de krachtigste staan daarentegen op den bladvoet, gewoonlijk komen alleen deze laatste tot verdere ontwikkeling. Zonder uitzondering zijn de adventiefknoppen der bladen op de punten van vertakking der nerven bevestigd, en op volwassen bladen staat de mate van hun ontwikkeling in verband met de dikte van de in de nerven aanwezige xyleem-

bundels. Dat de knop aan den voet van het eindblaadje de grootste kans heeft zich tot een plantje te ontwikkelen, is naar 't schijnt verklaarbaar uit de bijzonder aanzienlijke dikte welke de xyleembundel daar ter plaatse bereikt. Langs het geheele gevinde blad neemt 't aantal knoppen af van boven naar beneden, zoodat het eindblaadje daaraan in 't algemeen het rijkste is de laagste zijblaadjes 't armste zijn; echter evenaren de middelste bladjukken in dit opzicht niet zelden 't eindblaadje. De bladontwikkeling van *Nasturtium* is basipetaal en de adventieffknoppen ontstaan reeds vroegtijdig gedurende den groei van het blad. Bij de ontwikkeling der knolletjes tot nieuwe plantjes vormen zich in de eerste plaats daaruit één of meer wortels, welke van exogenen oorsprong zijn, maar hierin stemmen zij overeen met de onder gewone omstandigheden in de oksels der bladen gevormde bijwortels van *Nasturtium officinale*, *N. amphibium* en *sylvestre*. Het eerste blaadje dat daarna ontstaat, bezit een enkelvoudigen bladschijf en twee steunblaadjes, welke aan de interpetiolaire steunbladen van *Nasturtium amphibium* en *N. sylvestre* herinneren. Aan den voet van het eerste blaadje ontwikkelt zich het vegetatiepunt uit 't meristematische weefsel van het knolletje. De eerste ontwikkeling der adventieffknoppen gaat uit van de cellagen, welke aan de bovenzijde der bladen tegen de xyleembundels gelegen zijn, ter plaatse waar deze zich vertakken; ook de opperhuid is in de nieuwvorming begrepen; de adventieffknoppen ontstaan, dus niet uit ééne cel, maar uit een celgroep. Wortelvorming uit de *Nasturtium*- en *Cardamine*bladen onafhankelijk van de adventieffknoppen is nimmer waargenomen.

§ 8. *Droseracëen.*

Een andere plantengroep, waarin herhaaldelijk adventieffknopvorming op de bladen is waargenomen, is de familie der *Droseracëen*. Naudin en St. Hilaire ¹⁾ zagen dit bij *Dro-*

¹⁾ Annales des sciences naturelles 1840, pag. 14.

sera intermedia, Nitschke ¹⁾ en ik zelf bij *D. rotundifolia*. Aan een plant, welke ik gedurende een ganschen zomer in een koel vertrek tegen het noorden bewaard, en daardoor het bloeien verhinderd had, bleef een der bladen buitengewoon lang groen en in den laten herfst ontstonden op het midden der bovenzijde in de oksels van krachtige nerven twee knoppen, welke langzamerhand tot bladrozetjes uitgroeiden; daar deze aan hun basis geen wortels droegen, gingen zij later te gronde. Dit zelfde was het geval met de takjes welke Naudin op de bladen van *Drosera intermedia* zag ontstaan. Ik twijfel echter niet of het zal bij uitgebreidere proefneming gelukken de genoemde soorten op deze wijze te vermeerderen, gelijk dit met *Dionaea muscipula* herhaaldelijk is geschied.

§ 9. *Leerachtige bladen.*

Aangaande de propagatie door middel van leerachtige bladen welke geen eigenlijk callus maken, zijn mij slechts onvolledige opgaven bekend, hoezeer verschillende soorten zooals *Ficus elastica* en *Aucuba japonica* in de praktijk van den tuinbouw veelvuldig op deze wijze vermeerderd zijn geworden.

De adventiefknoppen van zulke bladen ontstaan bij voorkeur op de middelnerf, en de meest bevoorrechte plaats is in dit opzicht de bladvoet. Snijdt men de hoofdnerf hier dan daar door, zonder overigens de bladschijf te beschadigen, dan vormt zich in de oksel van de eerste dikke zijnerf, welke boven de verwonding ligt, op de bovenzijde van het blad de adventiefknop, zoodat ook hier de verspreiding der nieuwe knoppen naar het schijnt aan dezelfde regels onderworpen is als bij de vroeger beschouwde planten. Legt men zulke bladen omgekeerd op den grond, dan ontstaan niettemin uit de natuurlijke bovenzijde, welke dan onder ligt, de adventiefknoppen.

¹⁾ Botanische Zeitung 1860, No. 7.

§ 10. *Theophrasta*, *Gesneriaceën*, *Peperomia*.

Hoezeer bij de *Begonia*'s in vele gevallen in de nabijheid der verwondingen ter plaatse waar de adventiefknoppen later ontstaan, eerst een eigenaardige weefselwoekering tot stand komt, kan men toch niet zeggen dat hun knoppen uit callus gevormd worden. Dit is echter bij de bladstekken van *Theophrasta*, *Peperomia* en de *Gesneriaceën* wel het geval, zoodat deze planten in een bijzonder geval verkeeren, dat met de tot nu toe beschouwde, waarbij de knoppen steeds onmiddellijk uit het bladweefsel ontstonden, slechts gedeeltelijk overeenstemt.

Snijdt men de bladen van *Theophrasta* ¹⁾ loodrecht op de middennerf in tweeën, zoo vormt zich op twee plaatsen een callus: bij het onderste stuk aan den voet van den bladsteel, bij het bovenste aan het verwonde ondereinde van de middennerf; uit de ondervlakte van dit callus ontspringen wortels en uit de bovenslakte daarvan een adventiefknoop. Waarschijnlijk ontstaan uit de basis van dezen knop de wortels welke het nieuwe individu moeten voeden, terwijl de uit de callus gevormde wortels afsterven. Geheel hetzelfde geschiedt met de gestekte *Gloxiniabladen*, waar het callus somtijds in de gedaante van een grooten knol gedurende een geheel winter blijft rusten, welke lang nadat het blad volledig is afgestorven, een adventiefknoop uit zijn bovenste vlakte, wortels uit zijn ondervlak voortbrengt.

Bij *Peperomia* ²⁾ waarvan de bladen kromnervig zijn, ontstaat zoowel aan het ondereinde van den bladsteel van geheele bladen, als aan de basale wonden van de hoofd- en bijnerfen van gestekte stukken der bladschijf, een callus, en hieruit een adventiefknoop. Beinling wijst aan dat de wortels der *Peperomiabladen* onafhankelijk van het callus uit het vaatbundelphloeem ontstaan en dat de adventiefknoppen welke nieuwe planten opleveren, uit hun eigen basis de daarvoor

¹⁾ Neumann's Kunst der Pflanzenvermehrung, Weimar 1877, pag. 92.

²⁾ E. Beinling in Cohn's „Beiträge zur Biologie der Pflanzen“, Bd. III, pag. 25.

Ned. Kruidk. Archief. III.

noodzakelijke wortels produceeren. Hij beschouwt de adventiefknop als een exogene vorming van het callus, dit is echter niet volkomen juist daar de adventiefknop een kurklaagje moet doorboren om naar buiten te komen. Zulke uit callus gevormde knoppen staan niet in onmiddellijke betrekking tot de vaatbundels, maar eerst later differentieert zich in het meristematische weefsel een vaatbundelverbinding met het moederblad. Wat hun anatomischen bouw aangaat, stemmen de *Peperomia*-bladen in vele opzichten overeen met die van *Begonia*; zij bezitten namelijk in hun bladstelen en dikkere nerven een vaatbundelring, welke uit collaterale vaatbundels bestaat die hun phloëm naar buiten keeren.

§ 11. *Gevolgtrekkingen.*

Ik zal thans trachten om op grond van de tot nu toe besproken gevallen van adventiefknopvorming op bladen, tot een algemeen geldige karakteristiek van dit proces te geraken. Voor ik verder ga stel ik op den voorgrond — zooals ik dit ook reeds in het begin van dit hoofdstuk gedaan heb, — dat de propagatie door middel van bladen uitgaat van één enkele celgroep van het blad; deze celgroep brengt den knop en daarmee het gansche nieuwe individu voort, dat de noodige wortels zelve aan zijn basis vormen moet; de wortels welke op andere punten, en dus uit andere celgroepen van het blad ontstaan, al is het ook in de onmiddellijke nabijheid van den knop, gaan later met het blad te gronde en zijn dus voor het nieuwe individu nutteloos. In hoever deze regel bij de leerachtige bladen misschien een uitzondering toelaat, werd boven reeds overwogen en zal bij de behandeling der wortelvorming uit bladen nog kort ter sprake gebracht worden.

Het is noodzakelijk vier verschillende factoren, welke alle op de knopvorming van grooten invloed kunnen zijn, scherp van elkander te onderscheiden. *Ten eerste*, de algemeene dispositie der plant voor knopvorming; deze is niet alleen in verschillende soorten geheel verschillend, maar ook in de organen derzelfde plant niet overal gelijk, en zeer afhankelijk van bijzondere con-

dities waaronder de betrokken plant verkeerd heeft; zoo schijnt bij *Nasturtium* en *Cardamine* verandering van den bloei der plant, deze dispositie in de bladen te vergrooten, terwijl een gedeeltelijk verwelken ditzelfde gevolg heeft voor de bladen der *Crassulaceën* en de bolrokken der *Liliaceën*. Het is duidelijk dat deze dispositie de plaatsing der knoppen wel in het algemeen, maar niet in bijzonderheden regelen kan; zoo zal zij in het parenchym van een *Nasturtium*blad wel overal dezelfde wezen en kan dus niet als de oorzaak beschouwd worden waardoor de knoppen juist in de oksels der nerven ontstaan. *Ten tweede*, de bijzondere dispositie der plant tot knopvorming op bepaalde organen; daar de propagatieverschijnselen aan bladen, indien zij onder gewone omstandigheden optreden, zooals bij de mossen en de varens, voor de plant van groot voordeel moeten wezen, mag men niet uit het oog verliezen dat zich dientengevolge bij de vorming der adventiefknoppen adaptatieverschijnselen kunnen voordoen tengevolge waarvan deze knoppen juist dáár ontstaan waar dit voor de plant het voordeeligst is; natuurlijk zal deze invloed zich niet doen gevoelen in die gevallen waar de vermeerdering der betrokken plant door adventiefknoppen alleen met behulp van kunstmiddelen gelukt. Verder is het duidelijk dat zulke adaptatiën wel in het algemeen, maar niet in kleine bijzonderheden de plaatsing der knoppen op de bladen kunnen regelen. *Ten derde*, de verwonding; niet alleen in die gevallen waar een callus tot het ontstaan der adventiefknoppen aanleiding geeft zooals bij de *Gesneriaceën*, maar ook dáár waar dit niet het geval is zooals bij de bolrokken van hyacinthen en lelies en bij de bladen der *Begonia*'s, begunstigt de verwonding blijkbaar in meerdere of mindere mate het ontstaan van knoppen uit de beschadigde weefsels; ook de vorming van takken uit reeds aanwezige knoppen wordt door het maken van een insnijding in het blad beneden den betrokken knop, niet zelden bevorderd, gelijk *Vöchting* dit voor *Cardamine* heeft bewezen. *Ten vierde*, de bijzondere dispositie van bepaalde punten van het blad of van andere organen tot knopvorming; het vinden van dezen factor was het hoofddoel van al het voorafgaande, en het is thans gemakkelijk daarvan een nauw-

keurige omschrijving te geven. Voor vele *Monocotylen* en *Varens* en voor bijna alle *Dicotylen* welke nauwkeurig onderzocht zijn, geldt de volgende regel: *Op bladen wier xylembundels naar de bovenzijde der bladschijven gekeerd zijn staan de adventieffknoppen steeds op deze bovenzijde; zij zijn in de oksels der nerven geplaatst, dat is, boven de punten waar twee vaatbundels samen komen, en zij zijn meestal des te krachtiger naarmate deze vaatbundels dikker zijn.* Zij beantwoorden door deze plaatsing, en hierop is reeds herhaaldelijk door verschillende plantenkundigen gewezen, aan den okselknop van het blad, welke aan den stengel bevestigd is ter plaatse waar de geheele vaatbundel van het blad zich afbuigt. Dat de reproductievervalsels aan de bladachtige cladodiën welke door *Vöchtling* onderzocht zijn, met de voor bladen vastgestelde verhoudingen overeenkomen, was op grond van de hier gegeven voorstelling te verwachten: zij bezitten namelijk een nerfverloop overeenkomstig met dat van gewone bladen, en juist dit nerfverloop regelt de plaatsen voor het ontstaan der knoppen.

Daar de adventieffknoppen der bladen later dan de vaatbundels van het blad optreden, is de tegenwerping dat de vorming der adventieffknoppen de oorzaak zou kunnen wezen van het ontstaan van de daarmede verbonden vaatbundels, natuurlijk ongegrond.

Afwijkingen van den gegeven regel kunnen verwacht worden bij bladen wier vaatbundels nergens xyleem naar buiten keeren, hetzij doordat zij een concentrischen bouw bezitten met peripherisch phloem zooals in de dikkere nerven van de bladschijven der varens, of ook doordat zij een ringvormige plaatsing innemen met naar binnengekeerd xyleem gelijk in de bladstelen van *Begonia*; werkelijk wordt dan ook bij deze planten niet zelden knopvorming op de onderzijde der bladen waargenomen. Bij het nauwe verband dat er dus blijkbaar bestaat tusschen de plaatsing der adventieffknoppen op de bladen en de ligging der xylembundels is het nauwelijks twijfelachtig dat de belangrijkste functie van deze, namelijk de geleiding van den waterstroom met zekere daarin opgeloste stoffen, hierbij een hoofdrol speelt; en er is grond om de

stelling der oudere physiologen Duhamel, Knight, de Candolle en Mohl, »dat de plaatsen waarheen de opstijgende sapstroom gericht is, of door verandering van richting wordt opgehouden, het gunstigst zijn voor de ontwikkeling van knoppen», ook op de knopvorming uit bladen toe te passen. Dat in de punten waar de vaatbundels zich vertakken »oponthoud», of in het algemeen verandering in den voortgang van den waterstroom moet ontstaan, is niet onwaarschijnlijk; vroeger werd dit algemeen aangenomen, en is tot nu toe nimmer volledig weêrlegd. Volgens deze beschouwingswijze moet men zich dus voorstellen dat een wijziging van den waterstroom in het xyleem, zekere verandering in de naast aangrenzende cellen veroorzaakt, en in deze verandering moet men den prikkel zoeken, welke tot het ontstaan der nieuwvorming den aanstoot geeft.

Wanneer men bedenkt hoe uiterst groot het aantal feiten is, die door deze stelling onder een gemeenschappelijk gezichtspunt gebracht worden, dan gevoelt men zich gedrongen de juistheid van het gevoelen der bovengenoemde mannen te erkennen, te meer omdat daardoor het verschijnsel van knopvorming op bladen slechts een bijzonder geval van een algemeen regel blijkt te zijn die ook voor het ontstaan van knoppen op stengels en wortels geldig is.

HOOFDSTUK III.

WORTELVORMING UIT BLADEN EN BESLUIT.

De feiten welke ik hier heb te bespreken zijn, na de aan het eind van het vorige hoofdstuk gegeven uiteenzettingen, van eenvoudigen aard; zij komen in hoofdzaak hierop neer dat de zaadlobben evenzeer als de gewone bladen van een groot aantal planten na afgesneden en in een vochtige omgeving gebracht te zijn, het vermogen bezitten om uit hun ondereinde, dat is dus uit het naar den stengel toegekeerde gedeelte, wortels te vormen, die later met het blad afsterven, en dus met de vermenigvuldiging der betrokken plant, welke steeds op adventiefknopvorming berust, in geenerlei direct verband staan. Ook de deelen van loodrecht op de richting van de middennerf of de dikkere zijnnerven in stukken gesneden bladen, brengen niet zelden aan hun basis, in de nabijheid van de verwonding, bijwortels voort; het gemakkelijkst geschiedt dit echter aan de bladstelen.

Het is een bekende ervaring dat de wortelvorming uit bladen over het algemeen veel gemakkelijker tot stand komt dan de knopvorming, zoo leest men bijv. in »Le nouveau Jardinier” ¹⁾; »Nous avons conservé pendant trois ans une feuille de *Ficus elastica*, qui s’était enracinée dès le premier mois; cette bouture fut repotée successivement à mesure du besoin, et la troisième année les racines remplissaient un pot de 15 cm. de diamètre, sans que la feuille fût aucunement altérée, et cependant sans aucune apparence de bourgeon.”

De wortels zijn meestal aan de onderzijde der bladen vast-

¹⁾ Année 1882, pag. 102.

gehecht; onderzoekt men de punten waar zij ontspringen, dan bevindt men dat dit steeds tegen of uit de phloeëmgedeelten der vaatbundels plaats heeft, zelfs geldt dit voor zulke gevallen, bij welke aan de wortelvorming callusvorming voorafgaat. Zeer gemakkelijk te verkrijgen voorwerpen tot het waarnemen van den oorsprong der bijwortels uit het vaatbundelphloeëm zijn de afgesneden bolrokken der lelies (Fig. 2), welke na in vochtig zand gestekt te zijn, gelijk wij boven zagen, gemakkelijk uit hun bovenzijde nabij den rand en dicht bij de basale verwonding, een adventieffknop (*ak*) vormen, die boven het xyleem van één of meer vaatbundels geplaatst is (*ak* Fig. 3); vlak daaronder ontstaat uit het phloeëm van diezelfde vaatbundels een adventiewortel (*aw* Fig. 2, 3) welke de dikke parenchymlaag van het blad verscheuren moet om naar buiten te treden. De samenhang der wortels met het phloeëm der vaatbundels geeft een ongedwongen verklaring van het feit dat de cilindrische bladstelen van *Begonia*, welke een ring van vaatbundels bezitten met naar buiten gekeerd phloeëm, naar alle richtingen even gemakkelijk adventieffwortels (*aw* Fig. 5) uitzenden. Op de doorsnede van de meeste overige bladstelen daarentegen, ziet men dat de kromme lijn waarin de vaatbundels liggen evenwijdig loopt met de rugzijde van den steel, het xyleem der vaatbundels ligt dan steeds op de concave bovenzijde en het phloeëm op de convexe onderzijde der kromming, dientengevolge moeten ook de adventieffwortels van zulke stelen aan de onderzijde daaruit ontspringen. Bij de beschouwing der knopvorming uit bladen is het gebleken dat de adventieffknoppen wier optreden met de plaatsing van het xyleem samenhangt aan de bovenzijde der bladen gebonden zijn. Aan A. P. de Candolle kon dit verschil tusschen de aanhechting van wortels en knoppen niet ontgaan; sprekende van de adventieffknoppen op de bladen van *Cardamine pratensis* zegt hij ¹⁾: »Plusieurs plantes grasses produisent le même phénomène; mais il ne faut pas confondre ce qui se passe dans le tissu parenchymateux, avec

1) Physiologie végétale, Tome II, Paris 1832, pag. 672 en pag. 678.

ce qui a lieu le long de certains pétioles, qui, mis en terre poussent des racines et sont de véritables boutures. Ce sont donc les deux phénomènes inverses l'un de l'autre: l'un se passe à la face supérieure de la feuille, et l'autre à la face inférieure du pétiole." En later bij het vermelden van de mogelijkheid om *Ficus elastica*, *Aucuba* en *Citrus* door bladstekken te vermeerderen: »Dans cette opération les racines poussent toujours par la face inférieure le long du pétiole, ou très rarement le long de la nervure principale. Nous avons dit au contraire, que, lorsqu'il s'agit de jets ascendants produits par le parenchyme, ils naissent à la face supérieure. Ces résultats ont lieu même quand la feuille est retournée."

Uit deze citaten volgt dat de Candolle het verschil in oorsprong tusschen de adventiefknoppen en de adventiefwortels der bladen duidelijk bespeurd heeft, ofschoon de samenhang der knoppen met de xyleembundels hem ontging. Maar tevens ziet men hoezeer hij overtuigd was dat de wortel- en knopvorming uit bladen van elkander geheel onafhankelijke processen zijn.

Merkwaardig is het dat het verschil in plaatsing tusschen de wortels en de knoppen reeds aan Knight met juistheid bekend was, en dat hij ten volle het gewicht van dit feit inzag. Hij zegt dienaangaande het volgende ¹⁾. »In a former communication I have given an account of some experiments which induced me to conclude that the buds of trees invariably spring from their alburnum, to which they are always connected by central vessels of greater or less length; and in the course of much subsequent experience I have not found any reason to change the opinion that I have there given ²⁾. The object of the present communication is to shew that the roots of trees are always generated by the vessels which pass from the cotyledons of the seed and from the leaves through the leafstalks and the bark, and that they never under any circumstances spring immediately from the alburnum."

¹⁾ On the Origin and Formation of roots, Philosophical Transactions 1809, pag. 169.

²⁾ Philosophical Transactions 1805, pag. 103.

De groote anatoom H u g o M o h l die dertig jaren later over hetzelfde onderwerp schreef, bleef met deze belangrijke ontdekking onbekend, en zelfs nu nog is het niet overbodig de aandacht der plantenkundigen daarop te vestigen. Later is door H a n s t e i n aangetoond dat, — gelijk dit op grond van het door K n i g h t gevonden verband wel te verwachten was, — »die Cambiform und ähnliche Stränge nothwendig mitwirken müssen wenn es darauf ankommt, die ganze Nährsubstanz für den Aufbau der Wurzeln hinabzuleiten.” ¹⁾

Door het maken van een aantal insnijdingen in de middelnerven van daartoe geschikte bladen, kan men het ontstaan van wortels veroorzaken aan het ondereind van elk boven zulk een verwonding gelegen gedeelte, zoodat het duidelijk is dat men binnen zekere grenzen op elk willekeurig punt van bladsteel of middelnerf de neiging tot wortelvorming kan doen toenemen; het microscopisch onderzoek leert dat men hierbij niet te doen heeft met het uitgroeien van een reeds aanwezigen aanleg, maar dat de wortels nog geheel nieuw moeten gevormd worden. Opmerkelijk is het dat de punten waar dit geschiedt niet zoo duidelijk in verband staan met de vaatbundelvertakking van het blad, als dit gebleken is het geval te zijn met de celgroepen welke in adventiefknoppen veranderen. Ook nog in een ander opzicht vertoonen de adventiefwortels der bladen een tamelijk groote vrijheid in de plaats waar zij kunnen ontspringen, hoezeer zij namelijk wel in het algemeen aan de nabijheid der gemaakte verwondingen gebonden zijn, worden zij toch niet zelden tot op aanzienlijken afstand vandaar aangetroffen.

De onafhankelijkheid tusschen het proces der wortelvorming en het ontstaan van adventiefknoppen waarop de vermenigvuldiging der planten door bladstekken berust, maken het verklaarbaar waarom de vastgewortelde bladen die geen knoppen voortbreen, later geheel te gronde gaan. V a n T i e g h e m e n V ö c h t i n g zagen dit bij de zaadlobben van erwten welke vooraf van het kiemstengeltje waren afgesneden en nabij de

¹⁾ S a c h s, Experimentalphysiologie 1865, pag. 323.

basale verwonding wortels dreven; zelfs aan de stukken van in tweeën verdeelde zaadlobben van *Helianthus annuus* heeft van Tieghem ¹⁾ dit verschijnsel waargenomen. Sachs en van Tieghem zagen wortelvorming uit de zaadlobben van *Cucurbita* en de laatst genoemde waarnemer bovendien bij *Phaseolus multiflorus* en *Mirabilis jalapa*. Meer bekend dan deze op zaadlobben betrekking hebbende gevallen, is de wortelvorming aan de gewone bladen van *Phaseolus multiflorus* ²⁾, *Humulus lupulus* en vele andere planten zooals *Impatiens grandiflora*, *I. parviflora*, *Pereskia bleo* die in volwassen toestand bij toereikende warmte en vochtigheid, gemakkelijk uit het phloëem hunner vaatbundels wortel schieten zonder evenwel adventieffknoppen te vormen. Vöchting geeft van dit proces een nadere beschrijving voor de bladen van de *Melastomaceae* *Heterocentron diversifolium* ³⁾.

De wortelvorming aan *leerachtige* bladen verdient hier nog een korte afzonderlijke bespreking. Boven heb ik reeds het weinige dat mij aangaande de knopvorming op deze bladen bekend is medegedeeld en daarbij is het gebleken dat de adventieffknoppen, evenals bij andere bladen, het gemakkelijkst op de bovenzijde van den bladvoet, dat is daar waar de steel in de schijf overgaat, ontstaan. De wortels ontspringen uit afgesneden maar overigens onbeschadigde bladen, beneden aan den bladsteel uit de rugzijde en uit de wondvlakte zelve. Nu is er grond om te vermoeden dat de stelen van zulke leerachtige bladen niet met het blad zelve afsterven, maar zelfs een deel van het nieuwe individu kunnen uitmaken en door secundairen diktegroei inwendig verhouten en naar buiten secundairen schors verkrijgen, in een woord zich als ware stengels gedragen, die na gestekt te zijn aan hun basis wortels en aan hun top knoppen voortbrengen ⁴⁾. Mocht het zich bevestigen dat dit

¹⁾ Recherches sur la germination, Annales des sciences naturelles, Botanique, 1873, pag. 208.

²⁾ Sachs, Lehrbuch der Botanik, 4e Aufl. 1874, pag. 167.

³⁾ Organbildung, pag. 103.

⁴⁾ Bulletin de la société botanique de France 1879 No. 1.

werkelijk het geval kan zijn, dan zoude daardoor het bestaan van een op zich zelf staand geval van propagatie door bladen zijn bewezen, dat van alle vroeger beschouwde gevallen verschillend is; in deze laatste toch waren de wortels van het nieuwe individu steeds het product van de adventiefknop zelve en niet van het blad.

Sommige bolrokken en enkele andere bladen, waar de adventiefwortels juist onder de adventiefknoppen ontstaan (*aw* Fig. 3), zijn voor een zeer klein gedeelte in de vorming van het nieuwe individu betrokken, zonder daarbij vooraf den toestand van meristeem te hebben doorloopen; maar dit verschijnsel is in zulke gevallen slechts van voorbijgaanden aard, daar de uit het blad gevormde wortels zwak blijven en de adventiefknop weldra zelve tot wortelvorming (*bw* Fig. 2, 4) overgaat.

Door *Vöchtig* is het belangrijke verschil in plaatsing tusschen de wortels die onmiddellijk uit het moederblad, en de wortels die uit de adventiefknoppen zelve ontstaan, onopgemerkt gebleven; diensgevolge is hem eveneens het verband ontgaan, dat ik heb aangewezen, eenerzijds tusschen de adventiefknoppen met het xyleem, anderzijds van de wortels met het phloem van de vaatbundels van het moederblad.

Besluit.

Onder de talrijke omstandigheden welke op het ontstaan van adventiefknoppen en adventiefwortels, of op de ontwikkeling van reeds in aanleg of in rustenden toestand verkeerende knoppen en wortels, van invloed kunnen wezen, spelen de beide belangrijkste sapstroomen, die zich in hoogere planten meer of minder onafhankelijk van elkander bewegen, een hoofdrol. De krachten waardoor deze stroomrichtingen in stand worden gehouden zijn uiterst zwak; geringe invloeden kunnen daarin wijziging brengen zooals bijvoorbeeld de werking van de zwaartekracht en het licht (in voor deze krachten gevoelige organen), de zuigkracht van groeiende op of andere wijze stoffen verbruikende deelen en de gevolgen van verwondingen, — menigmaal heb ik dan ook uit het callus aan de *ondereinden* van

wortelstukken van *Taraxacum officinale* die omgekeerd geplant waren, krachtige adventiefknoppen zien komen, terwijl daaruit volgens de theorie wortels hadden moeten ontstaan.

Knoppen. Zoowel aan bladen als aan stengels en wortels (alleen door diktegroei veranderde wortels zijn nader onderzocht) is er in zeer vele gevallen een onmiskenbaar verband tusschen de plaatsing van het xyleem en de stelling der knoppen, en wel in dien zin dat de knoppen dáár voorkomen waar de werking van de »opstijgende strooming», die voornamelijk het xyleem volgt, zich bijzonder krachtig op het omringende weefsel kan doen gevoelen, bijvoorbeeld aan het »boveneind» van stukken van stengels en wortels, in de oksels der bladen en in de punten van vertakking der bladnerven. Verder staan de adventiefknoppen in het algemeen op de bovenzijde der bladen in overeenstemming met het evenzeer naar bovengekeerde xyleem der vaatbundels. Snijdt men een stuk uit een blad of maakt men daarin eene verwonding dan kan men dus dáár waar de krachtigste nerven en dientengevolge ook de dikste xyleembundels voorkomen, dat is aan het zoogenoemde »ondereinde», het ontstaan van knoppen verwachten; de ervaring is hiermede in overeenstemming.

Bij samengestelde bladen met basipetalen ontwikkelingsgang, zooals bij *Cardamine* en *Nasturtium*, zijn de krachtigste knoppen aan den voet van het eindblaadje geplaatst, dat grooter is dan ieder der zijblaadjes; zooals zich in dit geval liet vermoeden, is de xyleembundel die in het eindblaadje treedt, ongeveer even krachtig als die aan het onderende van den algemeenen bladsteel.

De adventiefknoppen der bladen die niet in een callus ontstaan, zijn van exogenen oorsprong; bij de *Phanerogamen* vormen zij zich uit een zeer aanzienlijk aantal cellen gelijktijdig; de opperhuid der moederplant neemt een belangrijk aandeel in hun vorming.

Indien eene plant zich door middel van adventiefknoppen welke uit hare bladen ontstaan kan vermenigvuldigen, dan vormen in het algemeen deze adventiefknoppen zelve uit hun knopas de daarvoor noodzakelijke bijwortels; deze zijn dus blijk-

baar van geheel anderen oorsprong dan de adventiefwortels der bladen.

Wortels. Het sap dat zich uit de bladen der hogere planten naar den stengel en de wortels begeeft, beweegt zich gemakkelijker in *deze* richting dan in de hieraan tegengestelde; dit is de »neêrdalende sapstroom» der oudere physiologen, waarvan zich een belangrijk gedeelte langs het phloeem en 'cambiform der vaatbundels verplaatst. Nieuwe wortels ontstaan — en dit geldt evenzeer voor de wortelvorming uit stengels en andere wortels als uit bladen — uit de buitenste cellagen van de genoemde weefselgroepen of uit de onmiddellijk daaraan grenzende cellagen van het parenchym. Daar het phloeem van de vaatbundels der bladen meestal naar beneden gekeerd is, ontspringen de wortels dientengevolge uit de onderzijde der bladen.

Die plaatsen aan een plant waarheen de »neêrdalende stroom» gericht is, zijn voor de wortelvorming bijzonder gunstig; hiermede in overeenstemming ontstaan de adventiefwortels het gemakkelijkst aan de zoogenoemde »ondereinden» van de afgesneden stukken van bladen, of aan de bovenranden van in bladen aangebrachte verwondingen.

Hoezeer de door Vöchting uitgesproken regel dat de bladen aan hun basis zoowel knoppen als wortels vormen voorzeker juist is, schijnt het niet noodig te zijn met hem te besluiten tot het bestaan van een geheimzinnige »inwendige kracht», waardoor dit verschijnsel moet worden verklaard, maar evenals in stengels en wortels zijn voedingsprikkels in vele gevallen de naaste aanleiding tot het ontstaan der genoemde nieuwvormingen. Deze voedingsprikkels welke teruggebracht kunnen worden op den »opstijgenden» en den »neêrdalenden sapstroom», werken tengevolge van den bijzonderen bouw der bladen veelal in dezelfde punten samen.

De werking dezer beide stroomingen schijnt veeleer afhankelijk te zijn van de *richting* waarin zij zich door het voor knop- of wortelvorming geschikte weefsel bewegen, dan van hun *intensiteit*.

VERKLARING DER FIGUREN OP PLAAT III EN IV.

Fig. 1. Schema van het regeneratievermogen der hoogere planten. Tusschen haakjes zijn de namen der adventievormingen geplaatst die aan de uiteinden der betrokken organen of aan de daarvan afgesneden stukken kunnen ontstaan.

Fig. 2. Bolschub van *Lilium tigrinum* van de binnenzijde gezien. De adventieffknop *ak* ontstaat aan het »ondereinde» even boven de snijvlakte nabij den rand uit de boven- of buikzijde der schub, *bw* is de eerste bijwortel van *ak*. De adventief wortels *aw* die uit de bolschub ontstaan, ontspringen uit de onderzijde van deze, juist onder den adventieffknop.

Fig. 3. Doorsnede ontleend aan een overeenkomstig, maar jonger object als in Fig. 2 is afgebeeld. Bij *vp* ligt het vegetatiepunt van den adventieffknop *ak*, deze is boven het xyleem *xl* van twee vaatbundels geplaatst uit wier phloem *ph* de adventieffwortels *aw* ontspringen.

Fig. 4. Bolrok van *Hyacinthus orientalis*, half van achteren en terzijde gezien. Nabij het »ondereinde» staan de knoppen *wk* welke zich aan afgesneden bolrokken op de rugzijde even boven de verwonding vormen, een daarvan bezit reeds een bijwortel *bw*. Aan den rand staan de knoppen *ak* welke bij natuurlijke progagatie, dus terwijl de bolrok nog op de bolschijf vastzit, somtijds optreden; de hoogst geplaatste van laatstgenoemde knoppen is het oudste en heeft reeds een bijwortel *bw* voortgebracht. De vaatbundels dezer bolrokken liggen nabij de binnen- of buikzijde van de bolrok zoodat de knoppen *wk* daarvan zoover mogelijk verwijderd ontstaan.

Fig. 5. Schema van de regeneratieverschijnselen aan het Begoniablاد gecopieerd naar F. Regel. Aan den steel ziet

men adventieffknoppen *ak* en adventieffwortels *aw*, op de blad-schijf adventieffknoppen *ak* in de oksels der nerven.

Fig. 6. Blad van *Cardamine pratensis* waarop door stippen de adventieffknoppen *ak* zijn aangewezen, welke in de oksels der nerven geplaatst zijn.

Fig. 7. Eindblaadje van *Nasturtium officinale* met talrijke daarover verspreide adventieffknoppen *ak*; de krachtigste daarvan zit aan den voet van het blaadje en heeft reeds bijwortels *bw* gevormd, *b*₁ is daarvan het eerste blad; de overige adventieffknoppen zijn in de oksels der nerven geplaatst.

Fig. 8. Een blad van *Nasturtium officinale* met adventieffknoppen *ak*; de aan den voet van het eindblaadje geplaatste knop is in een plantje veranderd, waarvan *bw* de bijwortels, *l*₁ het eerste (verlengde) stengellid, *b*₁ en *b*₂ de beide eerste bladen zijn.

Fig. 9. Doorsnede van een blad van *Nasturtium officinale* ter plaatse waar zich het meristeem *km* van een adventieffknop heeft gevormd; dit ligt in onmiddellijk contact met het xyleem *xl* van een vaatbundel, waarvan het phloeem *ph* naar beneden is gekeerd.

Fig. 10. Stukje van een algemeen bladsteel van *Nasturtium officinale* met een jong daaruit ontstaan plantje van terzijde gezien; *bw* een bijwortel, *wk* een wortelkapje.

Fig. 11. Doorsnede van de vorige figuur. Rondom het vegetatiepunt *vp* bevinden zich twee bladen *b*₁ en *b*₂ en een steunblad *st*. Het wortelkapje *wk* van den bijwortel *bw* is blijkbaar een voortzetting van de opperhuid van het moederblad.

Fig. 12. De eindknop met het blaadje *b*₂ van Fig. 8 doorschijnend gemaakt en sterker vergroot; *st*₁ steunbladen van *b*₁, *st*₂ steunbladen van *b*₂, door het stengellid *l*₁ verlopen twee vaatbundels welke uit de bladen *b*₁ en *b*₂ neerdalen. Men ziet het vegetatiepunt tusschen de twee steunbladen *st*₂. De ontwikkeling der bladen is centripetaal, beneden het eindblaadje van *b*₂ treedt het hoogste paar zijblaadjes op.



