

DE NIEUWSTE ONDERZOEKINGEN OVER DE BEVRUCHTING DER PLANTEN

DOOR

HUGO DE VRIES.

Het is reeds een halve eeuw geleden, dat HOFMEISTER de nauwe verwantschap tusschen de hoogere Cryptogamen en de laagste der zichtbaar bloeiende planten ontdekte. Hij toonde de overeenkomst der voortplantingsorganen tusschen de Varens en hunne verwanten aan de eene zijde, en de Naaldboomen en andere Gymnospermen aan de andere zijde aan. Bij de Vaat-cryptogamen ontkiemen de sporen op den grond of op het water; bij de bloeiplanten blijft de vrouwelijke spore in den zaadknop besloten en vertegenwoordigt het stuifmeel de mannelijke sporen. De stuifmeelbuis is een soort van voorkiem, waarin ten slotte zich twee spermatozoïden bevinden, die in functie, en dikwijls ook in vorm, met de gelijknamige deeltjes der Cryptogamen overeenkomen. Zij zijn, evenals deze, voor de bevruchting bestemd.

Veel ingewikkelder zijn de verschijnselen in de vrouwelijke organen. Hier gaat de vergelijking uit van de ontdekking, dat de embryo-zak of kiemzak analoog is aan de spore (macrospore). Uit de vrouwelijke sporen ontwikkelt zich de voorkiem, het prothallium, dat bij de paardestaarten (*Equisetum*) nog een groen plantje is, bij de Wolfsklauwen en anderen echter slechts een kleurlooze of bijna kleurlooze weefselmassa, die meest slechts weinig uit de spore te voorschijn treedt. Op die groene of in die kleurlooze voorkiem ontstaan de archegoniën, wier eicel bevrucht moet worden, om zich tot de nieuwe plant te ontwikkelen.

Bij de dennen en sparren ontstaat in den kiemzak juist zulk een voorkiem, die eveneens archegoniën voortbrengt. De overeenkomst met de vaatcryptogamen is hier zóó groot, dat men bijna kan zeggen, dat het niet uitstrooien der sporen (kiemzakken) het eenige essentiële verschil is. Vroeger noemde men dit prothallium kiemwit of endosperm, daar men meende dat het met dit deel der eigenlijke bloemplanten overeenkwam. Doch deze meening was onjuist, gelijk men ook uit het volgende zien zal.

Bij de hoogere planten ontstaat zulk een veelcellige, den geheelen kiemzak vullende voorkiem niet. In de plaats daarvan ziet men vóór de bevruchting twee kleine groepen van cellen, n. l. drie eicellen (één normale en twee rudimentaire) en de drie antipoden. Eerst na de bevruchting ontstaat het kiemwit, dat dus niet met de voorkiem der Naaldboomen overeenkomt.

Wat de normale eicel is, is duidelijk genoeg. Zij komt overeen met de eicel van een der archegoniën van de voorkiem der dennen, sparren, Vaat-cryptogamen, enz. Wat echter de beide rudimentaire eicellen zijn, wat de antipoden en wat de groote, overblijvende tweekernige cel in den embryozak beteekent, dat zijn vragen, waarop het antwoord niet gemakkelijk te geven is.

Echter zijn er in den laatsten tijd een aantal feiten bekend geworden, die hierop een meer of minder helder licht werpen. Ik wil trachten deze zoo overzichtelijk mogelijk samen te vatten. Vooraf echter de voornaamste richtingen, waarin men een verklaring zoekt. De meest algemeene opvatting beschouwt de antipoden als een overblijfsel van de voorkiem en de drie eicellen als zoodanig; zij had tot voor korten tijd voor de overblijvende embryozakcel geen verklaring. Thans echter, nu wij weten dat ook deze cel bevrucht pleegt te worden, mogen wij haar voor analoog aan de eicellen houden. De andere meening, vooral door DANGEARD verdedigd, houdt ook de antipoden voor eicellen en stelt dus, dat in den kiemzak geen voorkiem, maar alleen een zeker aantal eicellen ontstaan. Twee daarvan kunnen bevrucht worden, daar elke stuifmeelbuis slechts twee spermatozoïden bevat, de overige blijven, of zonder, of met geringe ontwikkeling, steriel.

Overgangen zijn tot nu toe weinig bekend. Deze zijn *Gnetum*, een indische heester of boom, tot een afzonderlijke familie der naaktzadigen behoorend, en *Peperomia*, sierplanten onzer kassen die met den gewonen peper (*Piper nigrum*) nauw verwant zijn. In den kiem-

zak van *Gnetum* ontstaat onderin een prothallium, bovenin echter, schijnbaar hiervan onafhankelijk, een vrij groot aantal naakte eicellen. Van deze kunnen verscheidene bevrucht worden, ofschoon slechts één tot een kiem kan uitgroeien. De *Peperomia* is zeker een der allerlaagste bloemplanten, tot de groep der katjesdragenden behoorend. Hier ontstaan in den embryozak geen prothallium, maar zestien kernen, die zich in het protoplasma verspreiden en waarvan er één tot eicel wordt. Uit de overige kernen ontstaat het kiemwit. Hier zouden dus alle kernen en cellen in den kiemzak in beginsel aan elkander gelijk zijn.

Daarvoor pleit ook het feit, dat bij hoogere planten het verschil tusschen de antipoden en de overige cellen somwijlen niet zoo scherp is als gewoonlijk. Zoo b. v. bij de tulpen, waar de antipoden hun naam niet verdienen, daar zij verspreid in den kiemzak ontstaan en niet aan het uiteinde, dat aan de eicellen tegenovergesteld is. Iets dergelijks ziet men ook bij *Casuarina*, bij den hazelaar, enz.

De drie antipoden-cellen blijven meestal zonder verdere ontwikkeling, en evenzoo gedragen zich de beide rudimentaire eicellen of synergiden. Maar er komen op dezen regel uitzonderingen voor: Zoo deelen zich de antipoden bij vele Composieten, Grassen en Aronskelken meer of minder sterk; bij den egelskop, *Sparganium simplex*, zelfs zóó dikwijls, dat zij een groep van ruim 150 cellen vormen. Bij een wilde ui, *Allium odorum*, nemen zij daarbij den vorm van echte kiemen aan, zonder echter, zooals deze, te kunnen ontkiemen. De synergiden veranderen in celgroepen, o. a. bij de Krullelie (*Lilium Martagon*), bij *Iris* en bij sommige soorten van *Mimosa*. Daarnaast staat het bekende feit dat ook het rondom den kiemzak liggende weefsel in dezen kan uitgroeien en hier echte adventieve knoppen kan maken, die later tot plantjes worden. En dit somwijlen alleen na de bevruchting en tegelijk met de eicel (*Funkia*, *Citrus*) of ook zonder dat bevruchting is ingetreden (*Coeleboggyne*).

Bijna nooit groeit de eicel tot een kiembaar zaad uit, zonder bevrucht te zijn. Toch komt dit voor en wel bij een Noorsch alpenplantje, *Antennaria alpina*, dat een soort van *Gnaphalium* is, nauw verwant met het *Edelweiss* en met de *Gnaphalium dioicum* (of *Antennaria dioica*) onzer heidevelden. In dit merkwaardige geval ontstaat ook het kiemwit zonder bevruchting.

Overal elders is echter daartoe bevruchting noodig. Van de beide spermatozoiden uit de stuifmeelbuis vereenigt zich het eene met de kern der eicel, het andere met de beide kernen van de grootste

cel van den embryozak. Dit merkwaardige feit, door NAWASCHIN en door GUIGNARD eerst voor korten tijd ontdekt, en sedert door STRASBURGER en verschillende andere onderzoekers bevestigd, doet in de bedoelde cel even goed een eicel zien; als in haar kleinere zuster, die dien naam gewoonlijk draagt. En is zij een eicel, dan moet men het kiemwit, dat door haar bevruchting gevormd wordt, beschouwen als een kiemplantje, als een tweeling van de eigenlijke kiemplant, gelijk LE MONNIER het reeds lang te voren genoemd had. Alleen het is een tweeling, die zich voor haar zuster opoffert, en aan deze al het voedsel ter beschikking stelt, dat haar zelve werd toegevoerd.

Om het bestaan eener bevruchting te bewijzen heeft, lange tijden geleden, KOELREUTER voor het eerst bastaarden gemaakt; alleen daardoor kon alle twijfel, die toen bestond, worden overwonnen. Evenzoo heeft men ook bastaard-kiemwitten gemaakt, om de bevruchting van deze proefondervindelijk te bewijzen. Dit gelukt vooral bij de Maïs, waarvan verschillende soorten, bij kruising, kolven geven, waarop de zaden met bastaard-endospermen reeds op het oog gemakkelijk van niet gekruiste zaden te onderscheiden zijn.

Het is algemeen bekend, dat het kiemwit, nu eens vroeger, dan weer later, door de kiem wordt uitgezogen. Nu eens geschiedt dit vóór dat het zaad rijp wordt, dan weer eerst tijdens de ontkieming. Bijna altijd ontstaat het, doch soms gaat het reeds zeer vroeg te gronde. Ook daarin vindt men alle overgangen.

Het sterkst gereduceerd zijn de Orchideeën; trouwens zij zijn de hoogst ontwikkelde Monocotylen. Bij vele tropische soorten wordt de moedercel van het kiemwit niet bevrucht en ontstaat er dan ook geen spoor van dit tweeling-plantje. Bij andere, vooral bij inlandsche soorten van deze familie, vindt men wel een bevruchting, die echter door geen groei of deeling wordt gevolgd, en dus ook geen beteekenis heeft (*Orchis maculata*, *O. latifolia*). Bij een paar inlandsche waterplanten van eenvoudigen bouw, *Najas* en *Zannichellia*, volgen op de bevruchting slechts een paar kerndeelingen, doch ontstaan geen cellen. Evenzoo bij *Lemna*, het eendenkroos. Bij de Vlinderbloemigen volgen tal van kerndeelingen en verspreiden de kernen zich door den geheelen kiemzak, maar ook zonder tot celdeelingen aanleiding te geven. Bij de gewone *Canna's* gebeurt hetzelfde, maar er ontstaan rudimentaire celdeelingen, die niet tot een weefsel voeren. Bij den Waterweegbree (*Alisma Plantago*) ziet men een kiemwit uit slechts enkele cellen gevormd, en van voorbijgaanden

aard; bij den Egelskop (*Sparganium simplex*) gebeurt hetzelfde, maar blijven tusschen enkele kernen de celwanden achterwege. Van deze gevallen tot het kiemwit onzer granen zijn de overgangen te bekend, om ze hier aan te voeren.

Zien wij op al deze feiten terug, dan staat zooveel vast, dat de eigenlijke eicel en de moedercel van het kiemwit bevrucht moeten worden, om zich verder te ontwikkelen. De eenige bekende uitzondering is de genoemde *Antennaria*. Deze beide cellen moeten dus als analoog aan de eicellen in de archegoniën der dennen en vaatcryptogamen beschouwd worden. De synergiden en antipoden daarentegen worden niet bevrucht en ontwikkelen zich gewoonlijk ook niet; meestal beschouwt men de eerste, daar zij naakte cellen zijn, als rudimentaire eicellen en de laatste, die met een celwand omkleed zijn, als een eveneens rudimentair prothallium. Maar wil men ook deze als eicellen beschouwen, zoo bestaat daartegen, bij onze tegenwoordige kennis, weinig bezwaar.