

DE EXPERIMENTEELE MORPHOLOGIE IN DE PLANTKUNDE.

DOOR

S. J. RONNER.

In aansluiting met de rede van Dr. SLUITER over het experiment in dienst der morphologie, wil ik in dit opstel iets mededeelen van de toepassing en de resultaten, die ook op botanisch-morphologisch gebied het experiment thans vindt en bereikt. Te meer zal dit velen interesseeren, daar de meeste proeven gemakkelijk zijn na te doen. Er is vaak niet anders voor noodig, dan: «Eine Pflanze, ein Topf mit Erde und eine Fragestellung», zooals GOEBEL in de voorrede van z'n boek: *Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen*, zegt.

De ontwikkeling van ieder organisme, dus ook van iedere plant, begint met de bevruchting der eicel. Na de bevruchting gaat deze zich deelen; eerst ontstaan er 2, daarna 4, vervolgens 8 cellen en zoo gaat het voort, tot een kogelvormig celklompje is ontstaan, de kiem of het embryo. Meestal is dit voorzien van een steel, een z.g. kiemdrager, die al voortgroeïend het embryo schuift te midden van het voedingsweefsel van het zaad. Nu treden er in het kiemkogeltje veranderingen op; er ontstaan aan z'n oppervlakte heuveltjes van cellen, die later zullen uitgroeïen tot worteltje, stengeltje en zaadlobben. Dit gebeurt eerst wanneer het zaad in een vochtige omgeving wordt gebracht. Dan zwelt de zaadhuid op, het worteltje komt naar buiten en dringt in den bodem. De zaadlobben ontplooïen zich en het pluimpje groeit naar omhoog.

Nu worden langzamerhand 't worteltje en 't stengeltje grooter, maar tevens worden er nieuwe organen aangelegd. De wortel gaat zich vertakken, er ontstaan dus zijwortels; aan den stengel ontwikkelen zich bladeren en in de oksels daarvan leggen zich knoppen aan, die uit kunnen groeien tot takken, ook met bladeren en okselknoppen.

Daar, waar die verschillende organen ontstaan, bevinden zich dus in de kiemplant celgroepen, die nog nieuwe cellen kunnen vormen door zich te deelen. Deze cellen zijn nog meristematisch. Zulke plaatsen heeten: vegetatiepunten. Op andere punten van de kiemplant kunnen de cellen dat niet meer; daar is het weefsel dus niet meer meristematisch. Zoo'n vegetatiepunt bevindt zich dus aan de toppen der wortels en zijwortels, der stengels en zijtakken. Daar de zijtakken ontspringen uit de oksels der bladeren, liggen hunne vegetatiepunten aanvankelijk in den bladoksel. Het vegetatiepunt aan het eind van den stengel en van de takken sluit, na de vorming der bladeren, zijn ontwikkeling af met de vorming van één of meer bloemen. In die bloemen worden weer eicellen voortgebracht, die, na bevrucht te zijn, dezelfde ontwikkelingsstadiën doorloopen. Leggen we van een plant een groot aantal zaden ter kieming onder gelijke omstandigheden, dan zien we dat van alle de ontwikkeling gelijk is. Bij de ééne komt misschien wel wat eerder het worteltje te voorschijn dan bij de andere, maar alle doorloopen toch dezelfde ontwikkelingsstadiën, in dezelfde volgorde.

Waardoor die gelijke ontwikkeling, die zelfde volgorde steeds weer? 't Was zeer verleidelijk te antwoorden, dat dit komt door innerlijke oorzaken in 't organisme zelf gelegen, dat de plant zich nu eenmaal zoo en niet anders kan ontwikkelen, dat het eene stadium noodzakelijk op het andere volgt en geen enkel stadium kan gemist worden. Maar we zien, dat wanneer zaden van dezelfde plant onder zeer verschillende omstandigheden ontkiemen, hunne ontwikkeling niet volkomen gelijk is. Op drogen grond wordt een plant vaak heel anders dan op vochtigen bodem. Hieruit blijkt reeds, dat de ontwikkelingsgang niet geheel onveranderlijk is vastgesteld in het wezen van het organisme, dat uiterlijke omstandigheden daarop wel van invloed kunnen zijn. Maar zullen dan ook niet door ingrijpende veranderingen in de omstandigheden de ontwikkelingsgang en de afzonderlijke ontwikkelingsvormen sterker kunnen worden beïnvloed en gewijzigd? Met de beantwoording van deze vraag deed ook op het gebied der botanie het experiment zijn intrede. Maar hoewel nu in de plantkunde de experimenteele morphologie reeds veel ouder is dan in de dierkunde, heeft zij hier reeds uitgebreider toepassing ge-

vonden. Proeven, zooals de zoölogen hebben genomen over kunstmatige bevruchting en verdeeling van jonge embryo's in 2 of meer stukken, heeft men bij planten nog niet gedaan. Ongetwijfeld zouden zulke proeven ook hier van groot belang zijn, maar 't is de vraag, of het ooit gelukken zal eicellen en zeer jonge kiemen van planten te isoleeren uit de moederplant, ten einde daarop dergelijke kunstbewerkingen te kunnen toepassen. Tot nog toe bepalen zich dus de experimenten tot planten in oudere ontwikkelingsstadiën.

Campanula rotundifolia is een algemeen bekende inlandsche plant. Haar naam draagt ze naar de wortelbladeren, die rond en langgesteeld zijn, terwijl de bladeren hooger aan den stengel lijnvormig en zittend zijn. Bij de ontwikkeling komen dus eerst alleen ronde bladeren te voorschijn, later treden de lijnvormige op en de ronde niet meer. Als de plant volwassen is zijn deze laatste dikwijls geheel weer verdwenen. Volgt nu op het stadium met ronde bladeren noodzakelijk een met lijnvormige?

Kweeken we een kiemplant van *Campanula* bij zwakke belichting dan volgen op de ronde gesteelde bladeren van de wortelrozet ook hooger aan den stengel alleen ronde, gesteelde bladeren. De lijnvormige blijven eerst geheel weg. Bij voortzetting der proef gedurende langen tijd, komen eindelijk ook lijnvormige te voorschijn. Verandert men echter de belichting, dan gaat de plant met enkel ronde bladeren bloemen vormen. Het stadium der lange bladeren is dan dus geheel uitgeschakeld.

Hetzelfde resultaat wordt bereikt als men de planten kweekt in sterk verwarmde aarde (b.v. bij een gelijkmatige bodemtemperatuur van 22°C.). De belichting behoeft dan niet verzwakt te worden, alleen moet men zorgen, dat geen direct zonlicht de planten kan treffen. Ook dan ontstaan planten met alleen ronde bladeren. De gewone ontwikkelingsgang dezer plant is dus door die abnormale omstandigheden geheel gewijzigd. Hier is een ontwikkelingsstadium overgeslagen; omgekeerd gelukt het ons ook, de plant te laten terugkeeren. Kweeken we een *Campanula*, die reeds lijnvormige bladeren heeft gevormd, weer onder zwakke belichting, dan ontstaan zijtakken met ronde bladeren. Ook een tak met lange bladeren, als stek gebruikt, brengt eerst alleen zijtakken met ronde bladeren voort, terwijl men hem kweekt bij goede belichting.

In al deze proeven hebben we door de verandering der omstandigheden invloed uitgeoefend op de stofwisseling der plant. Door zwakke belichting vermindert de assimilatie, dus de vorming en ophooping van koolhydraten. Door kweeken in een warmen bodem,

wordt de opname van water en daarin opgeloste anorganische stoffen bevorderd. Hierin ligt nu waarschijnlijk, volgens GOEBEL, KLEBS en vele andere onderzoekers, ook de verklaring dezer verschijnselen. Zij stellen zich voor, dat ieder ontwikkelingsstadium afhankelijk is van de aanwezigheid van bepaalde bouwstoffen in bepaalde hoeveelheid. Zijn deze er niet, dan treedt ook de daarvan afhankelijke vorm niet op. Daar verminderde assimilatie en vermeerderde wateropname denzelfden invloed hebben, zal het volgens KLEBS de verhouding zijn tusschen de concentratie der koolhydraten en die der anorganische stoffen, welke de ontwikkeling bepaalt. Bij onze *Campanula* is voor de vorming der lange bladeren een zekere concentratie der assimilatie-producten noodig. Heeft de kiemplant weinig kunnen assimileren, dan wordt deze concentratie niet bereikt. Werd er wel goed geassimileerd, maar door verhoogde bodemtemperatuur te veel water opgenomen, dan ontstaat ook niet de voor de vorming der lange bladeren juiste verhouding tusschen de concentraties der koolhydraten en der zouten, en de lange bladeren blijven weg.

Zeer zeker zijn het niet de uiterlijke omstandigheden zelf, die de vormveranderingen veroorzaken, wat reeds blijkt uit b.g. proeven, waar onder verschillende uiterlijke omstandigheden een zelfde resultaat werd bereikt. Maar in hoeverre de hypothese juist is, dat de veranderingen door de uiterlijke omstandigheden in de cellen te weeg gebracht van quantitatieven aard zijn en het deze quantitatieve verschillen zijn, waarop de plant reageert, moeten verdere onderzoekingen leeren. Ik wil er dan ook niet verder op ingaan, maar liever iets mededeelen van de proefnemingen zelf.

Iets dergelijks als bij *Campanula* doet zich ook bij andere planten voor. *Agave americana*, de 100-jarige Aloë, brengt aan het eind van haar leven één grooten bloemtros voort en sterft dan af. Aan de basis der plant ontstaan echter zijtakken, die gewoonlijk eerst na vele jaren zooveel bladeren hebben voortgebracht, dat ook zij kunnen gaan bloeien. Soms gebeurt het nu echter, dat zoo'n zijtak gaat bloeien, zonder dat er één gewoon blad is gevormd. Slechts schubvormige bladeren omgeven den stengel, die eindigt in een kleinen armbloemige tros. De gewone bladvorming is hier dus geheel overgesprongen.

Proeven, waaruit duidelijk de afhankelijkheid van den bladvorm van bepaalde voedingsverhoudingen blijkt, kan men nemen met aardappelknollen. Legt men een geheelen aardappel in den grond, dan loopen de knoppen in de ooggen van het vooreinde uit tot stengels,

die beginnen met eenige kleine enkelvoudige blaadjes, maar al heel spoedig overgaan tot de vorming van gevinde bladeren. Geheel anders is de ontwikkeling van knoppen, die men, slechts met een klein stukje van den knol er aan, isoleert. Zelfs onder goede cultuurvoorwaarden gaan ze langen tijd voort met de vorming van kleine enkelvoudige bladeren. Het gevinde blad treedt pas veel later op. Bedraagt bijvoorbeeld het aantal der enkelvoudige bladeren in normale gevallen niet meer dan 3, aan stengels, uit geïsoleerde knoppen ontstaan, is het 6 à 7, en bij minder gunstige omstandigheden wel 30.

We zien dus, dat ook in normale gevallen een aardappelplant twee-erlei soort bladeren voortbrengt, dus heterophyllie vertoont. Bij de aardappelplant bestaat er tusschen de twee soorten bladeren slechts weinig verschil, maar andere planten bezitten deze eigenschap in veel sterkere mate. Vooral duidelijk is het bij vele waterplanten, o.a. de watteranonkels (*Batrachium* sp.). Vele soorten hiervan hebben onder water zeer fijn verdeelde bladeren en handvormige, gaafrandige, drijvende bladeren. Nog aardiger is het bij 't pijlkruid, *Sagittaria sagittifolia*. Dit heeft onder water dunne lintvormige bladeren, op 't water pijlvormige drijvende bladeren met de huidmondjes aan de bovenzijde en in de lucht ook pijlvormige bladeren, waarbij de huidmondjes zich v.n.l. aan de onderzijde bevinden. Ook is de pijlvorm van het drijvende blad niet precies dezelfde als die van het luchtblad, n.l. lang niet zoo spits en in verhouding veel breeder. Zoo zouden er nog vele planten te noemen zijn, maar liever sta ik nog even stil bij een groep, waar zich de heterophyllie in een eenigszins anderen vorm voordoet, n.l. bij de z.g. amphibische planten, d.w.z. zulke, die zoowel op 't land als in 't water kunnen leven. In 't water vertoonen zij echter een geheel andere gedaante dan op 't land; zij hebben m.a.w. een water- en een landvorm. Een bekend voorbeeld hiervan is de roode veenwortel, *Polygonum amphibium*. In 't water groeiend vormt zij horizontale, drijvende stengels met breede, glanzende, onbehaarde drijvende bladeren, terwijl de landvorm omhooggroeiende stengels en smallere, behaarde bladeren heeft. Deze hebben aan beide zijden huidmondjes, de drijvende bladen van den watervorm slechts aan de bovenzijde. De watervorm bloeit meest rijkelijk met mooie donker-rose bloeiaren, de landvorm wordt zelden bloeiend aangetroffen. Duidelijk verschillende water- en landvormen vertoont ons ook de lidsteng, *Hippuris vulgaris*. Deze plant groeit vrij algemeen in en langs slooten en vaarten. Lange, onvertakte stengels, rondom bezet met lijnvormige blaadjes, niet langer dan

2 à 3 c.M. bij 2 à 3 m.M. breedte, kenmerken den landvorm. De watervorm heeft slappe stengels met veel langere bladeren, tot 7 à 8 c.M. bij een breedte van 4 m.M.; de geheele plant is veel lichter van kleur, dan de op 't land groeiende.

Als derde vertegenwoordiger der amphibische planten noem ik nog de soorten van duizendblad, waarvan er één (*Myriophyllum spicatum*) algemeen in onze slooten te vinden is. Dit is eigenlijk een echte waterplant. Ze heeft langs den stengel op regelmatige afstanden kransen van vier of vijf zeer fijn verdeelde vinvormige bladeren. Bijna dezelfde gedaante heeft de watervorm van *Myriophyllum verticillatum*. Van deze heb ik dikwijls landvormen gevonden. Dan zijn de bladeren veel minder diep ingesneden, zoodat 'ze meer gelijken op de schutblaadjes der steeds boven 't water uitstekende bloemen van den watervorm. In deze groep behooren verder, met vele andere, nog de waterviolier, (*Hottonia palustris*) vele soorten van fonteinkruid, (*Potamogeton*) en 't moerasscherf (*Helosciadium*).

Wat is nu de oorzaak dezer heterophyllie? Oogenschijnlijk is 't de directe invloed van het medium, die de verschillende vormen in 't leven roept. Laat men een tak van den landvorm van *Polygonum amphibium* in 't water groeien, dan ontwikkelen zich uit de knoppen takken met den habitus van den watervorm. 't Zelfde kan men doen met al de b.g. planten. Na 't overbrengen van water in lucht ontstaat steeds de landvorm, omgekeerd steeds de watervorm. Zulk een plant, waaraan zich uit de bladoksels takken van geheel ander uiterlijk ontwikkelen, levert natuurlijk een zeer merkwaardig gezicht op. Toch kan men experimenteel bewijzen, dat 't niet de invloed van 't water of de lucht als zoodanig is, die de vormen der amphibische planten veroorzaakt, maar andere factoren, die samengaan met het groeien in water of lucht, die men ook wel zonder die voorwaarde kan in 't leven roepen.

Zooals bekend is, overwintert het pijlkruid door middel van knolletjes, die in den herfst ontstaan aan het eind van uitloopers der plant. De verbinding tusschen deze knolletjes en de oude plant verdwijnt langzamerhand en in 't voorjaar loopen de knolletjes uit. Eerst worden dan een aantal lintvormige bladeren voortgebracht en daarna ontwikkelen zich de drijvende bladeren. We zien hierbij in de eerste plaats reeds, dat deze onder water worden aangelegd, dat eerst langzamerhand, door 't groeien van den bladsteel 't blad op 't water wordt gebracht. Zoo ontstaat ook het latere luchtblad in 't water.

Kweekt men nu jonge *Sagittaria's* met nog alleen lintvormige

bladeren op gewone diepte onder water, maar bij zeer slechte belichting, dan ontstaan er verder niets dan lintbladeren, de pijlvormige bladeren treden niet op. Ook gelukt het jonge *Sagittaria's* te kweken in de lucht, mits de omgeving zeer vochtig is. Indien men dan door zwakke belichting of beschadiging der wortels de voeding der plant benadeelt, treden ook bij deze op 't land groeiende plant geen andere dan lintbladeren op. De bladvorm is dus meer afhankelijk van de voeding, dan van het medium. Hier kan weer dezelfde verklaring gegeven worden als bij de proef met *Campanula*. Door de assimilatie der eerste lintbladeren moet het materiaal voor de pijlvormige bladeren gevormd worden. Indien deze assimilatie wordt verminderd, kunnen er geen drijvende- en landbladeren ontstaan. Of nu voor andere amphibische planten hetzelfde geldt, zullen verdere proeven moeten leeren. Niet alleen water- en moerasplanten vertoonen een tweeslachtig karakter, ook in ruimeren zin kan men van amphibische planten spreken en daaronder verstaan alle planten, die afhankelijk van de omgeving waarin ze groeien, een verschillenden bouw bezitten. Hiertoe behooren o.a. de xerophiele planten, zooals de woestijngewassen, en ook onze duin- en heiplanten. Ze kenmerken zich door een uiterlijk, geheel verschillend van dat der waterplanten. Meest hebben zij een krachtig ontwikkeld diep groeiend wortelstelsel en stevige, gedrongen stengels, terwijl bladeren geheel ontbreken of althans weinig ontwikkeld zijn. Verder bezitten zij vaak nog andere inrichtingen, die sterke verdamping kunnen tegengaan, b.v. dichte beharing, samengevouwen bladeren, bedekking met een waslaagje, enz. Ook de anatomische bouw vertoont eigenaardigheden, waarvan wel 't meest in 't oog valt de geringe ontwikkeling der intercellulaire ruimten en de krachtige ontwikkeling van het steunweefsel, n.l. de bastbundels. Mooie voorbeelden van zulke planten zijn: vele bremsoorten, de heideachtige planten, de gaspeldoorn, vele grassen, waaronder wel 't meest bekend: de helm *Ammophila arenaria*.

Vele van deze planten leenen zich weer uitstekend tot 't nemen van proeven, in hoeverre vorm en bouw afhankelijk zijn van de uiterlijke omstandigheden.

Festuca ovina var glauca is een xerophiel gras, dat op waterarme kalkgebergten groeit. 't Heeft borstelvormige bladeren, doordat deze langs de middennerf zijn samengevouwen, met den onderkant naar buiten. De opperhuidscellen van de onderzijde hebben een zeer dikke cuticula en onder de opperhuid liggen stevige bastbundels. Huidmondjes ontbreken op de naar buiten gekeerde zijde volkomen, op de bovenzijde liggen ze in vier in de lengte loopende groeven van

het blad. In die groeven liggen ook dunwandige cellen, die het ontvouwen van het blad kunnen bewerken.

De geheele inrichting is zoo, dat de verdamping belangrijk wordt tegengegaan. Wordt nu ditzelfde gras gekweekt in vochtige omgeving, b.v. onder een glazen stolp, dan treden belangrijke veranderingen op. De bladeren worden veel langer en zijn veel minder dicht toegevouwen; terwijl de blauwgroene kleur wijkt voor een gewone groene tint. Ook de fijnere bouw van het blad is gewijzigd. De cuticula der epidermiscellen van de onderzijde is niet verdikt en de bastbundels ontbreken bijna geheel. Daarentegen zijn de cellen, die het ontvouwen der bladeren bewerken, veel grooter geworden.

Hier staan we weer voor dezelfde vraag als bij de waterplanten, n.l. hoe is deze heterophyllie te verklaren?

Volgens DE VRIES zijn dit allemaal gevallen van dubbeleadoptatie. Deze planten zijn, doordat ze twee ontwikkelingsmogelijkheden bezitten, aan twee verschillende toestanden aangepast. De beide ontwikkelingsrichtingen sluiten elkaar uit, terwijl het van de uiterlijke omstandigheden afhangt, in welke richting de plant zich ontwikkelt. We kunnen dan echter nog vragen welke factor in de uiterlijke omstandigheden hierbij den meesten invloed heeft.

Evenals in de vroeger besproken gevallen zijn het ook in deze proef met *Festuca* de veranderingen in de stofwisseling, die de ontwikkelingsrichting bepalen. In droge omgeving is de transpiratie sterk, de assimilatie ook. Bij weinig water ontstaat er dan in de plant een hoeveelheid assimilatie-producten, die voor 't verdikken der cuticula en den opbouw der bastbundels verbruikt worden. In vochtige lucht, bij geringe verdamping, is de hoeveelheid water in de plant grooter en wordt het meeste materiaal verbruikt voor meerderen lengtegroei. Volgens GOEBEL is deze verandering in de stofwisseling voldoende om 't heele verschijnsel te verklaren; van dubbele aanpassing wil hij hier niet spreken. Naar zijne meening wordt een plant in bepaalde omstandigheden zoo, als zij in dat geval worden moet. Iedere wijziging in de omstandigheden kan een verandering der plant in 't leven roepen en men zou zelfs vormen kunnen maken, zooals zij in de natuur nooit optreden. Hij moet echter toegeven, dat lang niet alle planten even »plastisch« zijn. Sommige reageeren in 't geheel niet op veranderde omstandigheden, ze blijven zooals ze zijn of gaan te gronde onder abnormale levensverhoudingen. Dit pleit voor de opvatting van Prof. DE VRIES, dat slechts die planten welke twee of meer ontwikkelingsmogelijkheden in zich hebben, door verandering in de voeding haar vorm en bouw wijzigen, zij 't

dan ook niet actief, zooals men vroeger meende, maar gedwongen door 't ontbreken of door verandering der bouwstoffen.

Xerophile planten, die duidelijk dit verschil in plasticiteit vertoonen, zijn aan den eenen kant de Nieuw-Zeelandsche »*whipcord*« *Veronica's*, aan den anderen kant de *Casuarina*- en de *Cactussoorten*.

»*Whipcord*« *Veronica's* lijken veel op *Cupressus*soorten. Evenals deze hebben ze tegenoverstaande schubvormige bladeren. De gelijkennis met naaldboomen is zoo sprekend, dat eene soort *Veronica tetra-sticha* aanvankelijk werd beschreven als *Podocarpus dieffenbachii*. Wordt nu deze plant in vochtige lucht gekweekt, dan ontstaan er bladeren met een goed ontwikkelde bladschijf met getanden rand en korten steel. GOEBEL vermoedde, dat deze bladeren een terugslag waren op den jeugdvorm. Later bleek dat dit werkelijk het geval was. Bij de ontkieming dezer *Veronica's* treden eerst alleen zulke normale bladeren op; en houdt men de kiemplanten voortdurend in vochtige omgeving, dan gaan zij voort met gesteelde bladeren, de *Cupressus*vorm komt niet te voorschijn. Tweeërlei soort bladeren zijn deze plant dus eigen; en nu gelukt het, ook in 't latere leven, den jeugdvorm terug te roepen. Tracht men echter bij *Casuarina* en vele *Cactus*-soorten door kweken in vochtige omgeving de ook hier sterk gereduceerde bladeren weer tot normale vormen terug te brengen, dan gelukt dit niet. Maar de *Casuarina* en de *Cactussoorten* vertoonen ook niet in haren normalen ontwikkelingsgang heterophyllie.

De experimenteele morphologie houdt zich niet alleen bezig met de vormen der bladeren, een belangrijke plaats in de rij der onderzoekingen bekleeden de proeven over de verhouding van hoofdas en zijassen.

Dikwijls komt het voor, dat de hoofdas eener plant anders gebouwd is dan de zijassen. Fraaie voorbeelden hiervan zijn de *Spar* en het algemeen bekende kamerdennetje, *Araucaria excelsa*. Terwijl bij de Spar de naalden aan de hoofdas spiraalsgewijze zijn geplaatst, staan ze langs de zijassen in twee rijen. Bij *Araucaria* staan de naalden zoowel aan de hoofdas als aan de zijassen in spiralen, maar de hoofdas heeft een alzijdige vertakking, de zijassen dragen slechts takken naar twee kanten. De hoofdas is dus min of meer radiaal, de zijassen zijn dorsiventraal. Dit verschijnsel duidt men aan met den naam lateraliteit. Is nu deze lateraliteit iets wat onveranderlijk eigen is aan 't wezen der plant, is zij m.a.w. stabiel, of is zij veranderlijk, dus labiel? Kan bijv. een zijas van een Spar onder bepaalde omstandigheden den habitus der hoofdas aannemen? Zoo ja, waardoor wordt het verschil der assen dan bepaald? De proeven, die op deze vragen

het antwoord moeten geven, leeren, dat niet alle planten zich, wat dit punt betreft, gelijk gedragen. Men ziet wel vaak dat bij Sparren de top der hoofdas is afgebroken. Dikwijls geschiedt dit door vogels. Onder den top staat een krans van knoppen, die in normale omstandigheden zouden uitgroeien tot zijassen. Is echter de hoofdtop verdwenen, dan groeien één of meer der zijknoppen uit tot takken, die zich omhoog buigen en niet als de gewone zijtakken dorsiventraal, maar, als de oorspronkelijke hoofdas, radiaal gebouwd zijn. Ook bij jonge dennen kan men dit dikwijls waarnemen, waar 't meest wordt veroorzaakt door konijnen, die de jonge dennetoppen afvreten.

De lateraliteit is hier dus labiel. Slechts bij aanwezigheid van den hoofdtop worden de zijknoppen zoo geïnduceerd, dat zij tot dorsiventraalgebouwde takken uitgroeien.

Er bestaat dus tusschen de hoofdas en de zijassen een zekere correlatie. Ook zegt men wel, dat de hoofdas de zijassen in hare ontwikkeling belemmert. Waarin bestaat nu deze belemmerende invloed, uitgaande van de hoofdas? Volgens ERRERA scheidt het weefsel der hoofdas stoffen af, die op de zijknoppen bovenbeschreven invloed hebben. Men kan ook weer met GOEBEL denken aan verschil in voeding van hoofd- en zijassen. Volgens hem wordt het vegetatiepunt van de hoofdas beter gevoed dan de groeitoppen der zijassen. Bij verwijdering van den hoofdtop komt de meerdere voeding de zijknoppen ten goede en kunnen deze uitgroeien tot takken met de eigenschappen van de hoofdas. Er is dus geen sprake van een geheimzinnige zucht der plant om de verloren hoofdas weer te herstellen; dit geschiedt enkel passief door veranderde voeding.

Dat werkelijk de voeding hier een rol speelt, blijkt ook uit de volgende waarneming. Soms vinden we op een horizontaal groeienden tak eener Spar een heksenbezem, veroorzaakt door een parasietische schimmel. Zooals bekend is, ontstaan de heksenbezems door overmatige voeding van het deel der plant, waar de schimmeldraden zich bevinden. Merkwaardig is het nu, dat deze heksenbezems, hoewel ontstaan uit zijknoppen, verticaal omhoog groeien en radiaal gebouwd zijn.

Dikwijls komt het voor, dat de onderste zijtakken van naaldboomen zich gaan bewortelen, bijv. bij *Picea excelsa* e. a.. Deze bewortelde zijtakken gaan nu vaak, ook wanneer zij nog met den hoofdstam verbonden zijn, in een radiaal gebouwd, opgericht stammetje over. Ook hier kan de door de wortelvorming veranderde voeding de oorzaak zijn.

Uit al deze waarnemingen blijkt dat de zijassen van *Picea* slechts labiel geïnduceerd zijn.

Berooft men *Araucaria* van haar hoofdtop, dan blijven de zijtakken gewoon doorgroeien. Zij krommen zich noch omhoog, noch veranderen hare wijze van vertakking. Wel wordt de verloren gegane hoofdtop geregenereerd, maar door 't uitloopen van een slapenden knop. *Araucaria* geeft ons dus een voorbeeld van stabiele lateraliteit.

Voor ik overga tot de beschrijving der verschijnselen, die zich aan onderaardsche stengeldeelen voordoen, wil ik nog even wijzen op 't gebruik dat men bij 't kweken maakt van de labiele lateraliteit. Sommige vrij zeldzame *Coniferen*, zooals b.v. de zilverspar (*Picea pungens var argentea*), kunnen vermeerderd worden door de zijtakken te stekken. Deze worden dan tot radiaal gebouwde stammetjes, dus tot normale zilversparren.

Circaea lutetiana, het Heksenkruid is een bij ons vrij zeldzame boschplant van de familie der bastaardwederikken. Deze plant vormt aan de basis van den stengel talrijke uitloopers, die schuin naar beneden groeien, in den grond dringen en daar in horizontale richting zich verder ontwikkelen. Tegen den herfst zwellen ze aan 't eind knodsvormig op en in 't volgend voorjaar ontwikkelt zich uit den eindknop een naar omhoog groeiende bebladerde plant. Deze nieuwe plant is dus door een U-vormige lis in den bodem met de oude plant verbonden. Meer dan eenige andere plant leent het heksenkruid zich voor 't nemen van proeven. In de eerste plaats kan men gemakkelijk de uitloopers reeds in 't zelfde jaar van hun ontstaan laten uitgroeien tot bebladerde takken. Dit gelukt als men den bovenaardschen stengel boven den knop, waaruit een uitlooper zou ontstaan, verwijdert. De tak welke zich uit dien knop ontwikkelt, groeit dan wel eerst in horizontale richting (een bewijs, dat hij reeds geïnduceerd was), maar in plaats van nu verder zich omlaag te buigen, kromt hij zich omhoog en wordt tot een tak met gewone bladeren, terwijl een uitlooper slechts schubvormige bladeren bezit. Zelfs uitloopers, die reeds in den grond gedrongen zijn, kan men op deze wijze dwingen uit te groeien tot bebladerde bovenaardsche stengels. Isoleert men een uitlooper van de moederplant, dan groeit hij soms wel, maar lang niet altijd als een gewonen tak. Zet men een uitlooper rechtop, als stek, in den grond, dan kromt hij zich even onder den top met een scherpen hoek naar beneden. Uit het bovenstaande volgt, dat het niet voldoende is, de uitloopers aan den invloed van den bovenaardschen stengel te onttrekken, teneinde ze te laten uitgroeien tot bebladerde takken; ze moeten door in verbinding te blijven met de moederplant ook de bouwstoffen ontvangen, die anders de bovenaardsche stengel kreeg.

Ook hier is het dus weer de voeding die den vorm bepaalt. Omgekeerd kunnen we dus ook verwachten, dat het in bepaalde omstandigheden gelukken moet knoppen, die zouden uitgroeien tot bovenaardsche stengels, zich te laten ontwikkelen tot uitloopers.

De eerste proeven, die GOEBEL daarvoor deed, gelukten echter niet. Hij verwijderde van een plant alle uitloopers. Er ontstonden toen nieuwe uit de oksels der schubben aan de basis van den stengel, onder de reeds afgesneden uitloopers. Nu werd de plant boven de uitloopers-vormende zône afgesneden en als stek gecultiveerd; maar van een indringen der bladtakken in den bodem was geen sprake.

Deze proef werd genomen in 't voorjaar en dat was de oorzaak van het negatieve resultaat. Toen GOEBEL dezelfde proef deed in October bogen alle takken, zelfs die, welke zeer dicht bij den top ontstonden, naar beneden en drongen in den bodem, terwijl dit bij normale planten niet gebeurde. Hypothetisch kunnen we dus aannemen, dat uitloopers bij *Circaea* dan gevormd worden, als de hoeveelheid der organische stoffen, die naar het vegetatiepunt gevoerd worden, grooter is dan die der anorganische.

Zeldzamer dan het Heksenkruid is in onze bosschen het Muskusplantje, *Adoxa moschatellina*.

Dit heeft een onderaardschen, horizontaal groeienden wortelstok, waaraan zich jaarlijks één tot drie loofbladeren en een bloeiende zijtak met twee bladeren ontwikkelen. Behalve deze ontspringen uit den wortelstok talrijke uitloopers, welke echter niet, zooals bij *Circaea* kunnen worden omgevormd tot bovenaardsche stengels. Wat de uitloopers betreft, bestaat dus tusschen *Circaea* en *Adoxa* een zelfde verschil als tusschen de zijtakken van *Picea* en *Araucaria*.

Nog enkele proeven over inductie der vegetatiepunten wil ik vermelden. Gewoonlijk beëindigt het vegetatiepunt der hoofdas zijne ontwikkeling met de voortbrenging van een bloem of een bloeiwijze, of ontstaan er in de bladoksels bloeiende zijtakken. Meestal is het verschil tusschen bloeiende en niet bloeiende of vegetatieve takken zeer groot, v. n. l. bij de zaadplanten, minder bij de vaatkryptogamen, de varens, paardestaarten en wolfsklauwachtige planten.

Ook dit verschil der takken zou stabiel of labiel kunnen zijn. Bij *Equisetum* is het nooit gelukt experimenteel een bloeitop over te voeren in een vegetatieve tak, zeer gemakkelijk gaat dit echter bij de soorten van Engelsch mos, b. v. *Selaginella lepidophylla*. Deze planten hebben vegetatieve takken, die zeer mooi dorsiventraal bebladerd zijn. Aan het eind der takken ontstaan recht omhoog groeiende, vierkante, radiaal gebouwde bloeiaren. Snijdt men nu een

klein takje met een jong bloeiaartje af en kweekt dit afzonderlijk verder, dan gaat de bloeitop weer over in een gewonen vegetatieven tak, waaraan zich soms zelfs een z.g. worteldrager vormt, welke anders alleen aan de onderste takken der plant ontstaan.

Uit dit voorbeeld blijkt reeds, dat er een zekere tegenstelling bestaat tusschen vegetatieven groei en bloemvorming. Voor 't vormen van bloemen zijn andere voedingsstoffen noodig dan voor vegetatieve ontwikkeling.

Deze tegenstelling tusschen de voorwaarden voor vegetatieve ontwikkeling en die voor bloeien maakt ook dat planten onder veranderde omstandigheden meer of minder bloeien dan in normale.

Middel-Europeesche planten, in de tropen gekweekt, kunnen er zich vegetatief ontwikkelen, maar bloeien er vaak in 't geheel niet. Waterplanten, als landvormen groeiend, blijven in haar vegetatieven groei bij de watervormen achter, maar brengen veel mooier en grooter bloemen voort.

Bij de gewone hondsdrif, *Glechoma hederacea*, kan men abnormaal groote planten verkrijgen, die in 't geheel niet bloeien, door haar zeer vochtig te kweeken.

Dikwijls zien we, dat planten op zeer schralen, drogen grond klein blijven, maar rijkelijk bloeien. Ieder kent wel van die dwergplantjes uit de duinen en van kale plekken langs de wegen.

Gaan we deze gevallen na, dan zien we dat over 't algemeen ruime watertoevoer den vegetatieven groei bevordert, de ontwikkeling der bloemen tegengaat. Voor dit laatste is een bepaalde hoeveelheid organische stoffen noodig. Dit blijkt ook uit een proef door ooftkweekers genomen. Om appelboomen, die zich krachtig ontwikkelden, maar niet bloeiden, tot bloem- en vruchtvorming te brengen, brachten zij op verschillende takken ringwonden aan. Daarbij wordt de schors tot op het hout verwijderd, zoodat dus de in den tak gevormde assimilatieproducten niet meer daaruit vervoerd konden worden. Deze takken nu gingen bloeien, die, welke geen ringwonden hadden, deden het niet.

Wij hebben het dus in onze macht een tak zich vegetatief te laten ontwikkelen of haar te laten bloeien. Een plant, die zich voor dit experiment uitstekend leent, is de in slooten algemeene *Veronica Beccabungi*.

Als we van deze plant één stengelknoop nemen met de daaraan zittende bladeren en dit stuk kweeken in vochtig zand onder een glasklok, dan ontstaan er aan den knoop spoedig wortels en iets later ook uit de internodiën. In de oksels der bladeren ontstaan bloeitakken, die zich in normale omstandigheden zouden ontwikkelen tot trossen

van blauwe bloempjes. Nu ontwikkelen zich de onderste bloemen ook nog wel, maar niet met de mooie kleur der normale bloemen. De daaraan volgende bloemen bereiken niet meer de gewone grootte en de bovenste komen in 't geheel niet tot ontwikkeling. De top van den bloemtros gaat nu uitgroeien tot een vegetatieven tak.

Aanvankelijk is het karakter daarvan nog gemengd. De bladeren hebben den vorm der schutblaadjes onder de bloemen en in de oksels treden nog zeer gereduceerde bloempjes op, maar naar den top neemt het normale vegetatieve karakter meer en meer toe. Daarmee is dan ook de bladstand, die aan de vegetatieve takken anders is dan in de bloemtrossen, geheel gewijzigd. Niet alleen bloeiwijzen, maar ook bloemen toonen zich afhankelijk van de voedingsverhoudingen. Vooral is dit het geval met de kleur en het aantal der bloembladen, wat zeer goed is na te gaan bij de driekleurige viooltjes.

't Spreekt vanzelf, dat de besproken gevallen slechts een klein gedeelte uitmaken van al de reeds genomen proeven. Ook op 't gebied van regeneratie en polariteit bij planten heeft de experimenteele morphologie vele belangrijke verschijnselen na te gaan.

Uit alle proeven is gebleken, dat de uiterlijke omstandigheden dikwijls zeer ingrijpende veranderingen in den ontwikkelingsgang kunnen te voorschijn roepen. Toch blijven de vormen, die daarbij optreden, steeds binnen bepaalde grenzen; grenzen, die door 't wezen der plant zijn bepaald.
