

Bijdrage tot de kennis van de zaadknopontwikkeling der Saxifragaceën

<https://hdl.handle.net/1874/255546>

A 40192

Phys. 9 Dec 1909

BIJDRAGE TOT DE KENNIS VAN
DE ZAADKNOPONTWIKKELING
:: DER SAXIFRAGACEËN. ::

P. VAN DER ELST.

Bijdrage tot de kennis
van de Zaadknopontwikkeling der
Saxifragaceën.

Uitdragen tot de kennis
van de kerkelijke wetgeving der
Nederlandsche Kerk

Diss. Utrecht 1909

Bijdrage tot de kennis van de Zaadknopontwikkeling der Saxifragaceën.

PROEFSCHRIFT TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD
VAN DOCTOR IN DE PLANT- EN DIERKUNDE AAN DE
RIJKS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT, OP GEZAG VAN DEN
RECTOR-MAGNIFICUS DR. H. ZWAARDEMAKER, HOOG-
LEERAAR IN DE FACULTEIT DER GENEESKUNDE,
VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAAT DER UNIVERSI-
TEIT TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT
DER WIS- EN NATUURKUNDE TE VERDEDIGEN OP
DONDERDAG 9 DECEMBER 1909, DES NAMIDDAGS TE
1 UUR, DOOR PAULUS VAN DER ELST, GEBOREN TE
SCHIEDAM. * * * * *



P. DEN BOER
Senatus Veteranorum Typographus et Librorum Editor
UTRECHT — 1909.

Aan mijn Vader en
de nagedachtenis mijner Moeder.



Bij het afscheid aan de periode van het student-zijn en het ingaan in de maatschappij rijst de herinnering aan hen, die tot hiertoe mijn gidsen zijn geweest.

U allen, Hoogleeraren in de Faculteit der Wis- en Natuurkunde, ben ik erkentelijk voor uw voorlichting gedurende de eerste jaren van mijn studie. Niet minder ook U, Zeergeleerde NIERSTRASZ, PULLE en IHLE voor de wijze, waarop Gij U steeds ter beschikking stelt van hen, die uw steun vragen.

Hooggeleerde WICHMANN, uw colleges en uw groote bereidwilligheid in het geven van raad en inlichtingen zullen mij steeds bijblijven.

Van U, Hooggeleerde HUBRECHT, bewonderde ik steeds het meest de ruimte van blik, die ons inzicht zoozeer verdiept en waardoor uw colleges en betoogen zoo groote waarde voor ons hebben.

Verreweg het meest voel ik echter mijn verplichting jegens U, Hooggeleerde WENT, Hooggeachte Promotor. Uw colleges zijn aanleiding geweest, dat ik de medische studie voor die der plantkunde verwisselde, en de keuze van dit vak heeft mij nooit berouwd.

Uw voortdurende leiding van onzen arbeid op het

—

laboratorium en uw privatissimum en refereer-uren maken ons tot zelfstandig onderzoek bekwaam. Ten slotte hebt Gij mij in het bijzonder door uw vertrouwen en uw bereidwilligheid in staat gesteld tot het schrijven van dit proefschrift, waartoe mij anders de gelegenheid zeker ontbroken zou hebben. Het is mij een behoefte, U daarvoor hier nogmaals mijn diepgevoelden dank te brengen.

INLEIDING.

Bij de meeste Angiospermen ontwikkelt zich de zaadknop, tenminste in groote lijnen, op dezelfde wijze: zijn eerste optreden en groei, het ontstaan van funiculus, nucellus en integumenten, de subepidermale aanleg van het archesporium en de ontwikkeling hieruit van de embryozakmoedercel en den embryozak, gedeeltelijk ten koste van den nucellus, zijn bij de overgroote meerderheid analoog. Slechts bij sommige, ook in andere opzichten gereduceerde vormen als de Loranthaceën en de Balanophoraceën is dit geheele proces zoo sterk gereduceerd, dat het haast onkenbaar geworden is.

Over het algemeen kan men een streven tot vereenvoudiging opmerken en geringe reducties, zooals van den omvang van het archesporium en van het aantal megasporen, komen zeer veelvuldig en zeer verspreid voor en wel binnen verreweg de meeste grootere groepen, zoodat soorten van hetzelfde geslacht, ja individuen van dezelfde soort, op bepaalde punten van elkaar afwijken, doch overeenkomen met vormen, waarmee ze niet de minste verwantschap hebben.

Tusschen bovengenoemde twee groepen van verschillen

in staan echter dergelijke als in het laatste hoofdstuk nader besproken zullen worden, en die naar mijn meening wèl van systematisch belang zijn; een voorbeeld hiervan leveren de Podostemaceën, een familie van Angiospermen, die niet alleen, in verband met haar voorkomen in watervallen en stroomversnellingen, in haar vegetatieve deelen somtijds tot den vorm van mossen en algen is gereduceerd en gespecialiseerd, maar ook wat den bouw van haar bloem betreft, met inbegrip van de 't minst gewijzigde geslachten, Weddellina en Lawia, den systematici een puzzle is. TULASNE ¹⁾ wees ze een plaats bij de Geraniaceën, BAILLON ²⁾ bij de Caryophyllaceën, WARMING ³⁾, waarschijnlijk met meer recht, bij de Saxifragaceën, HOOKER ⁴⁾ beschouwde ze als gereduceerde Scrophularineën of Lentibularineën. Waar nu bij alle door WENT ⁵⁾ onderzochte Podostemaceën de zaadknop, wat de ontwikkeling van nucellus, integumenten en embryozak betreft, zoo eenvormig afwijkt van de typische (in het laatste hoofdstuk wordt dit nog nader besproken), kan

¹⁾ L. R. TULASNE. Archif du muséum d'hist. nat. 1852 en Flora Brasiliensis 1852—'63.

²⁾ H. BAILLON. Histoire des Plantes IX 1888.

³⁾ E. WARMING. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter 6 R. IV. B. p. 483 1888.

⁴⁾ J. D. HOOKER. Flora of British India V p. 62 1890.

⁵⁾ F. A. F. C. WENT. De ontwikkeling van zaadknop, embryozak en eikel bij de Podostemaceae. Zittingsverslag van de Kon. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam p. 858, 1908.

F. A. F. C. WENT. The development of the ovule, embryo-sac and egg in Podostemaceae. Recueil des Travaux Botaniques Neerlandais vol. V kvr. 1 p. 1. Pl. I 1903.

misschien het onderzoek van de zaadknoppen van vermoedelijk-verwante families omtrent de systematische plaats licht geven.

De Saxifragaceën, volgens de begrenzing van ENGLER¹⁾, komen het eerst in aanmerking, omdat ze op dit oogenblik wel als de naaste familieleden beschouwd worden en verder omdat ze zelf een groep vormen, waarin maar zeer weinig eenheid is: is dus de overeenkomst bij één onderfamilie niet te vinden, zoo is ze bij de andere nog zelfs niet onwaarschijnlijk gemaakt.

Ook wanneer geen der onderzochte soorten ten opzichte van zijn zaadknop een overeenkomst met de Podostemaceën blijkt te vertoonen, is toch om den lossen samenhang der groepen, die de Engler'sche familie der Saxifragaceën uitmaken, een overzicht over de zaadknopontwikkeling bij de familie gewenscht. Ook omtrent de systematische waarde van den bouw van den zaadknop, die door sommigen zeer gering geacht, door anderen overschat wordt, kan een dergelijke samenvatting licht geven.

Oorspronkelijk was het ook de bedoeling eenige Crassulaceën te onderzoeken en werd daartoe ook materiaal verzameld,

1°. omdat de Crassulaceën in hun generatieve deelen bij groote overeenkomst met de Saxifragaceën meer primitieve kenmerken hebben behouden, zoodat er ook

¹⁾ ENGLER und PRANTL. Die natürlichen Pflanzenfamilien. III. 2a. p. 41. 1891.

kans is, dat de Podostemaceën met hen verwant zijn en de grondvorm hunner bloemen eerder van die der Crassulaceën af te leiden is, desnoods gedeeltelijk parallel met de Saxifragaceën;

2°. omdat VON WETTSTEIN¹⁾ in een voordracht: „Ueber Entwicklung der Samenanlagen und Befruchtung der Podostemaceën” heeft gesproken van een overeenkomstige ontwikkeling der zaadknoppen bij eenige Crassulaceën. Deze overeenkomst zou vooral bestaan in het omhoogheffen van het eiapparaat. Een schriftelijke publicatie van zijn onderzoekingen is tot nog toe echter niet verschenen, en, ook met het oog op belangrijke verschillen tusschen de voorloopige mededeeling van WENT en het referaat van v. WETTSTEIN's voordracht, zou een onderzoek van verschillende Crassulaceën zeer gewenscht zijn.

Een te Buitenzorg wachtende betrekking heeft me echter genoodzaakt het onderzoek aanmerkelijk te beperken, en ik heb me dus tot de Saxifragaceën bepaald *); ook van dezen heb ik ten slotte slechts vier soorten kunnen onderzoeken; twee ervan, die in alle belangrijke punten met reeds door anderen behandelde Saxifragaceën overeenkomen, worden om dezelfde reden slechts kort beschreven.

¹⁾ Referaat in de Berichte aus den naturwiss. Abt^{en}. der 78. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Stuttgart 1906.

*) Het onderzoek der Crassulaceën zal intusschen van andere zijde worden voortgezet.

Het overzicht wordt, dunkt me, het duidelijkst, wanneer de verschillende soorten, zoowel de reeds door anderen als de door mij onderzochte, op de tot nu toe het meest gangbare wijze, die van ENGLER, systematisch besproken worden. Zijn indeeling wordt dus hier gevolgd.

DE ZAADKNOPONTWIKKELING

BIJ DE VERSCHILLENDE GROEPEN

DER SAXIFRAGACEËN.

De oudere systematische handboeken geven hier en daar afbeeldingen van vruchtbeginsels met zaadknoppen en opgave van het aantal integumenten, maar, zooals WARMING ¹⁾ in 1878 opmerkte en v. TIEGHEM ²⁾ in 1898 bevestigde, zijn deze meestal onbetrouwbaar; dit bleek ook mij o. a. bij het geslacht *Hydrangea*, waarvoor BAILLON ³⁾ twee integumenten aangeeft, terwijl zeker slechts één aanwezig is. Ik meende deze werken dus bij de bespreking buiten beschouwing te kunnen laten, tenzij blijkt, dat werkelijk een nauwkeurig onderzoek heeft plaats gehad.

I. Saxifragoideae.

1. Saxifrageae.

De zaadknoppen der geslachten *Saxifraga*, *Chrysosplenium*, *Astilbe* en *Heuchera* bezitten volgens VAN

¹⁾ E. WARMING. De l'ovule. Ann. d. sc. nat. 6^e. Sér. Bot. V, 1878 p. 244.

²⁾ Ph. v. TIEGHEM. Structure de quelques ovules. Journ. de Bot. XII p. 197 1898.

³⁾ H. BAILLON. Histoire des plantes III p. 344 1872.

TIEGHEM ¹⁾ een goed ontwikkelden, persisterenden nucellus, die omgeven is door twee integumenten, welke beide uit twee lagen bestaan en van epidermalen oorsprong zijn; het buitenste is langer dan het binnenste en is aan de micropyle verdikt.

a. *Astilbinae.*

Astilbe.

Onder den naam *Spiraea japonica* is *A. japonica* onderzocht door WEBB ²⁾: In den nog zeer jongen zaadknop ontstaat aan den top hypodermaal een archesporium van 2 à 4 cellen. Deze deelen zich door pericline wanden en vormen zoo naar binnen een groep megasporenmoedercellen, naar buiten een wandlaag, die zich op dezelfde wijze herhaaldelijk deelt en zeer in dikte toeneemt, zoodat een dergelijk sterk ontwikkeld tapetum ontstaat als STRASBURGER ³⁾ voor *Rosa livida* afbeeldt. Terwijl de zaadknop zich ombuigt en de nucellus door de beide integumenten gelijktijdig omgroeid wordt, ontwikkelt zich van de moedercellen de centrale en doet een rij van 4 megasporen ontstaan, van welke gewoonlijk de onderste *) de andere verdringt en op

¹⁾ PH. v. TIEGHEM. Structure de quelques ovules p. 216.

²⁾ J. E. WEBB. A morphological study of the flower and embryo of *Spiraea*. Bot. Gaz. XXXIII p. 451 1902.

³⁾ E. STRASBURGER. Die Angiospermen und die Gymnospermen 1879 Pl. IV fig. 49 en 50.

*) Met onderst of basaal bedoel ik steeds in den zaadknop wat vóór de om buiging basaal was.

normale wijze een embryozak vormt. In de aan de megaspore grenzende streek van de chalaza treedt daarbij reeds vroeg een vergrooting en verdichting van cellen op en dit proces breidt zich uit tot het de geheele laag van het integument, die tegen den nucellus aangelegen is, omvat „and at an early stage there occurs a thickening of cells in the chalazal region adjacent to the megaspore, and this spreads until it includes the whole of the layer of integument adjacent to the nucellus” ¹⁾).

Volgens COULTER and CHAMBERLAIN ²⁾ zou uit dit stuk van WEBB blijken, dat niet alleen het nucellusweefsel door den zich vergrootenden embryozak wordt vernietigd, maar ook het integument wordt aangetast; ik kon in het geheele stukje geen zin of afbeelding vinden, die daarop wijst.

b. *Leptarrheninae*.

Over deze groep, waartoe slechts twee geslachten behoren, zijn geen opgaven te vinden.

c. *Saxifraginae*.

Saxifraga.

Van ongeveer 200 soorten zijn er 9 min of meer uitvoerig onderzocht.

¹⁾ l. c. p. 459.

²⁾ Morphology of Angiosperms II by J. M. COULTER and CH. J. CHAMBERLAIN 1904.

Van *S. crassifolia* vermeldt WARMING ¹⁾, dat in den zaadknop 4 door dikke wanden gescheiden megasporen gevormd worden.

S. sarmentosa is onderzocht door VESQUE ²⁾: een subepidermale cel van den zaadknop deelt zich door een periclinen wand: de onderste dochtercel is de megasporemoedercel, die 4 megasporen vormt.

S. ornata en *S. ligulata* zijn eveneens onderzocht door VESQUE ³⁾ (welke soorten hij hiermede bedoelt, is niet duidelijk); voor het onderzoek der latere stadiën werd *S. palmata* gebruikt, daar de beide andere soorten geen zaad voortbrachten. De archesporecel scheidt ook hier een wandcel af, waaruit zich een tapetum van 3 of 4 lagen dikte ontwikkelt. Het buitenste integument breekt iets vroeger op dan het binnenste. Er vormen zich 4 megasporen. De embryozak verdringt gaandeweg al het weefsel van den zaadknop, zelfs van de integumenten, tot de epidermis toe.

De ontwikkeling van den embryozak heeft hij in verband met zijn onjuiste voorstelling van dat proces, ook voor deze vormen verkeerd beschreven.

Het grootste deel van de ontwikkeling van den zaadknop van *S. umbrosa* kennen we door JÖNSSON ⁴⁾: er

¹⁾ De l'ovule p. 221.

²⁾ J. VESQUE. Développement du sac embryonnaire des Phanérogames Angiospermes. Ann. d. Sc. nat. 6^e sér. Bot. VI. 1878 p. 266.

³⁾ J. VESQUE. Nouvelles recherches sur le dév. d. sac embr. d. Phan. Ang. Ann. d. sc. nat. 6 Bot. VIII 1879. p. 343 e.v.

⁴⁾ B. JÖNSSON. Om embryosäckens utvecklar hos Angiospermerna Lunds Univ. Årsskrift 16 1879—'80. p. 45 Pl. VI fig. 23—29.

ontstaat volgens hem een overlangsche rij van 2 dekcellen en 3 megasporen; van deze laatsten wordt de onderste tot embryozak en ontwikkelt zich tot het 2-cellig stadium normaal; in een door hem gegeven afbeelding van dezen toestand bezit de nucellus onder de epidermis slechts één laag van cellen; (hetgeen doet vermoeden, dat de overlangsche rij van cellen uit één deksel en vier megasporen bestaat); een tapetum is dus niet ontwikkeld, daar de embryozak nog te klein is om dit te hebben kunnen verdringen. In een der figuren is even een stukje van een uit 2 lagen bestaand integument zichtbaar: hieruit en uit de stilzwijgendheid, waarmee dit punt wordt voorbijgegaan, maak ik op, dat er twee integumenten zijn.

Van *S. aizoides* beeldt hij zonder commentaar een volkomen normalen volwassen embryozak af.

GUIGNARD ¹⁾ vermeldt, dat de zaadknoppen van *S. Huetti* (waarschijnlijk = *Huetiana*) den normalen ontwikkelingsgang volgen.

De laatst onderzochte soort is *S. granulata*: over de ontwikkelingsgeschiedenis van deze plant publiceerde JUEL ²⁾ uitvoerige, door mikro-photographiën en teekeningen verduidelijkte studiën. Voor dit overzicht is 't volgende van belang: de embryozakmoedercel is op een bepaald oogenblik omgeven door een nucellus, die aan den top twee, aan de zijanten drie cellagen dik

¹⁾ M. L. GUIGNARD. Recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames Angiospermes Ann. d. sc. nat. 6^e sér. Bot. XIII 1882. p. 158—159.

²⁾ O. JUEL. Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Saxifraga granulata*. Nova acta reg. soc. scient. upsaliensis ser. IV. vol. I N. 9 1907.

is (waarschijnlijk is hier dus een deksel afgescheiden; een versterking van de deklaag heeft echter niet plaats), de beide integumenten bestaan ieder uit twee cellagen en zijn dus geheel van epidermalen oorsprong; ze zijn ongeveer gelijktijdig opgetreden, het buitenste groeit echter sneller en sluit zich eerder. Beide verdikken zich aan de mikropyle sterk. Uit de megasporenmoedercel ontstaat een rij van 4 cellen; de onderste twee zijn daarbij veel grooter dan het bovenste paar; de basale wordt tot embryozak, de overigen worden tot het bekende kapje. Gedurende de ontwikkeling van den embryozak, die normaal verloopt, groeit de nucellus mee; 't bovendeel vooral door celstrekking in de lengterichting, het benedenste gedeelte onder sterke vermeerdering der cellen ook in radiale richting, waardoor de nucellus een eivormige gedaante krijgt. Dit onderste gedeelte van den nucellus fungeert gedurende de ontwikkeling van den embryozak en vooral van het endosperm als een bewaarplaats van voedsel, waarom JUEL van „transitorisches Perisperm” spreekt. In den embryozak vereenigen zich de poolkernen tot den secundairen embryozakkern, die zich in de basale helft van den embryozak begeeft; de antipoden zijn vrij klein en hun kernen kleuren zich diffuus (gedurende de ontwikkeling van het centrale endosperm en van het embryo neemt het basale endosperm hun plaats in).

Heuchera.

H. himalayensis gedraagt zich volgens VESQUE (1879) over-

eenkomstig de door hem onderzochte *Saxifraga*-soorten.

Een zaadknop van *H. cylindrica* wordt door PAYER ¹⁾ goed vergroot afgebeeld met twee integumenten.

Tellima.

Van dit geslacht onderzocht ik *T. grandiflora* (Pursh) R. Br. Evenals van de overige soorten had de fixatie van deze plant plaats met JUEL's of FLEMMING's fixeervloeistof; JUEL's mengsel voldeed hierbij minder goed, het veroorzaakte, vooral in oudere zaadknoppen, veelal contractie van den celinhoud. Vervolgens werd ingebet in paraffine en gesneden tot een dikte van $7\frac{1}{2}$ of $10\ \mu$; de kleuring geschiedde meest met haematoxyline, soms met safranine.

De jongste onderzochte zaadknoppen waren rechte of slechts iets gebogen verhevenheden, $1\frac{1}{2}$ à 2 maal zoo lang als dik en bestaande uit regelmatige, overlansche rijen van embryonale cellen, onder welke geen enkele differentiatie was waar te nemen.

Terwijl de zaadknoppen zich, de bovenste naar boven, de middelste zijwaarts en de onderste naar beneden, beginnen om te buigen, treden flauwe aanduidingen van integumentvorming op, gelijktijdig van 't binnenste en van 't buitenste, en vergroot zich de aan den top gelegen sub-epidermale cel tot archesporium. Deze verlengt zich onder afsnoering van een wandcel (een tapetum ontwikkelt zich verder niet) en voert de beide opvolgende deelingen

¹⁾ J. B. PAYER. Organogénie comparée de la Fleur II 1857. Pl. 82 fig. 19.

der tetradendeeling snel achtereen uit (dit is op te maken uit het feit, dat er in verscheiden vruchtbeginsels, die een groot aantal zaadknoppen met de megasporemoeder-cel en eveneens vele met 4 megasporen bevatten, geene met tusschenstadiën gevonden werden): er ontstaat de gewone rij van vier megasporen, waarvan de beide apicale kleiner en dikwijls door een schuinen wand van elkaar gescheiden zijn. Terwijl de definitieve embryozak de bovenliggende megasporen verdringt, volbrengt de zaadknop zijn ombuiging en omsluiten de integumenten, die beide uit een dubbele laag van cellen bestaan, den nucellus; het buitenste is daarbij het binnenste iets voor, en zijn buitenlaag neemt sterk toe door wateropname van haar cellen, die reeds nu een groote centrale vacuole met wandstandig protoplasma en dikke celwanden bezitten. De nucellus heeft zich in dien tusschentijd krachtig ontwikkeld; werd de embryozakmoedercel oorspronkelijk slechts door een enkele subepidermale cellaag omgeven, later deelde deze zich sterk in radiale richting, zoodat de éénkernige embryozak 4 à 5 lagen diep ligt.

De embryozakkern deelt zich in de lengterichting van den zaadknop en, terwijl de degenereerende megasporen nog een tijd als kapje zichtbaar blijven, deelen zich ook de beide dochterkernen, de chalazale in overlangsche, de micropylaire in dwarse richting, en worden de beide kernparen van elkaar verwijderd, doordat de embryozak onder uitzetting van de centrale vacuole sterk in de lengte groeit. De binnenste laag van den nucellus wordt hierbij plat gedrukt, ze kleurt zich zeer intensief. Het

overige deel van den nucellus en ook de integumenten nemen eenigszins aan den groei deel.

Vervolgens moeten alle vier kernen zich nogmaals deelen, want op een gegeven oogenblik bevinden zich aan de micropylaire pool de twee synergiden, aan de binnenzijde er tegenaan de eicel (alle drie naakte protoplasten, voor zoover ik zien kon), nog iets verder de micropylaire poolkern, in de andere helft de chalazale poolkern en tegen de chalaza de antipoden. Iets later liggen de poolkernen tegen elkaar en vereenigen ze zich tot den secundairen embryozakkern, die zich daarna van het midden naar de chalazale helft van de embryozak begeeft. De antipoden dringen tegelijkertijd binnen in het uiteinde van de chalaza, dat even in de embryozakholte uitsteekt, daar het door de zich vergrootende embryozak 't langst intact gelaten wordt. De antipoden worden steeds kleiner en de geheele zaadknop vertoont groote gelijkenis met het overeenkomstig stadium bij *Saxifraga granulata* ¹⁾, waar slechts de door JUEL afgebeelde pollenbuis behoeft weggedacht te worden. Trouwens de geheele ontwikkeling van den zaadknop doet sterk aan die van *S. granulata* denken en ook dergelijke beelden als in JUEL's figg. 1—5 van Plaat I komen bij *Tellima* veel voor. Hier verdwijnen echter reeds vóór de bevruchting de antipoden geheel en komt de secundaire embryozakkern in onmiddellijke aanraking met de chalaza.

¹⁾ l. c. Pl. I fig. 6.

Chrysosplenium.

In 't kort beschreef reeds JÖNSSON¹⁾ den zaadknop van *Chr. alternifolium* en dien van *Chr. oppositifolium*, van welke laatste soort hij ook eenige afbeeldingen gaf: de zaadknop draagt twee integumenten, die gelijktijdig zijn opgetreden. Uit de figuur blijkt, dat een deksel wordt afgezonderd; de megasporemoedercel vormt de viercellenrij. De onderste megaspore verdringt de andere en ontwikkelt zich op normale wijze tot embryozak. De poolkernen vereenigen zich tot secundairen embryozakkern.

Een onderzoek van EICHINGER²⁾ aan *Chr. alternifolium* vermeldt verder en beeldt af de sterke ontwikkeling van de deklaag (JÖNSSON gaf hierover niets op), waardoor zich de megasporemoedercel diep in den nucellus bevindt vóór de tetradendeeling tot stand komt. Een opvallende overeenkomst wordt opgemerkt met de door WARMING en VESQUE beschreven soorten van *Saxifraga*, *Heuchera* en *Ribes*.

Van de integumenten, die beide uit twee lagen bestaan, treedt volgens E. het binnenste iets eerder op.

De nucellus wordt gedurende de ontwikkeling van den embryozak langzamerhand verdrongen, het laatst aan de beide uiteinden, die volgens E. het voedsel zouden bezorgen; speciaal zouden hiertoe de groote synergiden

¹⁾ l. c. p. 45 en Pl. VI figg. 21—26.

²⁾ A. EICHINGER. Vergleichende Entwicklungsgeschichte von *Adoxa* und *Chrysosplenium* Mitth. d. bayr. bot. Ges. II. Bd. n. 5 en 6 p. 83. Pl. II en III.

meewerken, die na de bevruchting nog een tijd blijven bestaan; de endospermvorming begint dan in hun nabijheid *).

d. *Vahliinae*.

De groep bestaat uit één geslacht, dat niet onderzocht is.

2. *Eremosyneae*.

Hiertoe behoort slechts *Eremosyne pectinata* Endl., die niet onderzocht is. De ééne rechtopstaande zaadknop in elk vruchtbeginselhok vertoont een van de andere Saxifrageae afwijkenden vorm ¹⁾. Een onderzoek is daarom niet ongewenscht, maar de plant was niet ter beschikking.

3. *Parnassieae*.

Parnassia.

Ontwikkeling van zaadknop en embryozak, bevruchting en ontwikkeling van de kiem van *P. palustris* zijn afgebeeld door CHODAT ²⁾ en beschreven door EICHINGER ³⁾. Beide onderzoekers geven ongeveer dezelfde voorstelling:

*) JÖNSSON en EICHINGER beschrijven ook den zaadknop van *Adoxa Moschatellina*, die geheel het type vertoont, dat bij de Sympetalen algemeen is. Wegens de onzekerheid van haar systematische plaats wordt deze plant, daar haar zaadknop niet met die der Saxifragaceën overeenkomt, hier niet verder behandeld.

¹⁾ ENGLER—PRANTL l. c. p. 66 fig. 32.

²⁾ R. CHODAT. Principes de Botanique (figg. 660—666, 675—680).

³⁾ A. EICHINGER. Beitrag zur Kenntnis und systematischen Stellung der Gattung *Parnassia*. Beih. z. Bot. Centr. XXIII. B. 2 Abt. 3. Heft 1908 p. 313.

Het archespoor ontstaat subepidermaal en geeft geen wandcellen af. Bij de tetradendeeling vormt zich een rij van 3 cellen, waarvan volgens E. de bovenste zich nog door een overlangschen wand deelt, terwijl CHODAT slechts 3 cellen op een rij afbeeldt. Van de beide integumenten ontstaat het binnenste 't eerst. „Evenals bij vele *Sympetalen*” verdringt de eivormige embryozak, die zich overigens normaal ontwikkelt, den nucellus, die slechts uit één laag cellen bestaat, op 't chalazale uiteinde na en wordt dan bijna geheel door het binnenste integument omsloten. „Dat de binnenste cellaag van dit integument hier ook tot een tapetum wordt, kan men” volgens E. „niet zeggen: ze onderscheidt zich niet belangrijk van de overige cellen”.

CHODAT denkt hierover anders ¹⁾; hij beschrijft deze binnenste laag als een epitheel, waarvan de cellen het karakter van fermentatieve cellen vertoonen, met hun aan chromatine zeer rijke kernen en hun dicht protoplasma zonder zetmeelkorrels en vacuolen. In contact met deze digestieve laag ledigen zich de naburige cellen van het integument en worden ten slotte geresorbeerd. In de figg. 662 en 665 is deze laag duidelijk afgebeeld, ze bereikt echter gewoonlijk niet de dikte, die ze bij vele *Sympetalen* heeft.

4. Donatieae.

Over de zaadknopontwikkeling bij het geslacht *Donatia* wordt niets aangegeven.

¹⁾ l. c. p. 607.

II. Francoideae.

Een persisterenden nucellus en dubbel integument geeft v. TIEGHEM ¹⁾ aan voor de beide, hiertoe behorende geslachten *Francoa* en *Tetilla*.

Francoa.

Onderzocht werd *F. appendiculata* Cav. Evenals bij *Tellima* is de nog rechte zaadknop ten slotte tweemaal zoo lang als breed en afgestompt, en bestaat uit ongeveer zes overlangsche rijen van gelijke, embryonale cellen. Ook hier buigen zich de zaadknoppen, die in elk der vier hokken van het vruchtbeginsel in 2 à 4 rijen aan centrale zaadlijsten zitten, in verschillende richtingen: de onderste omlaag, de bovenste omhoog, wegens de groote uitgestrektheid der placenten echter 't groote middenste deel zij-, en aan elke zaadlijst buitenwaarts: steeds dus daarheen, waar de meeste ruimte beschikbaar is. In het volgende onderzochte stadium heeft een ombuiging van 120° plaats gehad en omgeven de beide integumenten, die uitsluitend epidermaal zijn, tweederden van den nucellus; hier is reeds een embryozakmoedercel aanwezig, die niet onmiddellijk hypodermaal ligt, maar door één laag van cellen van de epidermis gescheiden is. Er is dus een wandcel afgescheiden. Nog later omgeeft de nucellus de moedercel, die zich belangrijk vergroot heeft, met een drievoudige laag. Het buitenste integument is, vooral door

¹⁾ v. TIEGHEM. Structure de quelques ovules p. 216.

celvergrooting, het binnenste voorbijgegroeid; daar het op 't vorig stadium nog gelijke lengte had, was het vermoedelijk iets later aangelegd. De moedercelkern vertoont nu de verschillende voorstadiën der reductiedeeling, die zich overigens snel afspeelt en een rij van vier cellen doet ontstaan, van welke de basale zich ontwikkelt en de bovengelegene verdringt. In het tweekernige stadium van den nog kleinen embryozak was de nucellus krachtig ontwikkeld, vooral in de streek van de chalaza, waardoor hij een ovalen vorm had gekregen, met de spitse punt naar de mikropyle; om deze laatste hadden de beide integumenten, die overigens uit twee lagen waren blijven bestaan, zich verdikt. Ten slotte werd nog de volwassen zaadknop bestudeerd: de integumenten zijn beide uit twee lagen blijven bestaan, behalve om de mikropyle, die geheel door het daar 't sterkst ontwikkeld binnenste integument omgeven wordt. Het buitenste bestaat uit groote, dikwandige cellen, waarvan de inhoud zich met FLEMMING'S fixeermengsel sterk bruin kleurt. Van het binnenste vormt de binnenlaag een niet dik, maar toch duidelijk epitheel, uit plasmarijke cellen samengesteld. De nucellus is buitengewoon dik en omgeeft met wel 7 à 8 lagen den kleinen embryozak, waarin zich eiapparaat, secundaire embryozakkern en antipoden (vooral de laatste zijn klein) op hun gewone plaats bevinden.

III. Hydrangeoideae.

Van deze onderfamilie zijn slechts enkele leden zeer oppervlakkig onderzocht. PAYER¹⁾ beeldt voor *Philadelphus coronarius* een voldoende vergrooten zaadknop met één dik integument af en zegt nooit meer dan één integument te hebben kunnen vinden; in dit geval heeft hij den toestand dus werkelijk onderzocht.

BAILLON²⁾ geeft dan voor het geslacht *Hydrangea* twee integumenten aan, heeft echter zelf geen voldoende onderzoek ingesteld. Vervolgens beschrijft VAN TIEGHEM³⁾ in het kort den zaadknop van de geslachten *Philadelphus*, *Hydrangea* en *Deutzia*: alle drie geslachten bezitten een zaadknop met een dik integument om een zeer kleinen nucellus, die in zijn bovenste gedeelte wordt verteerd, maar aan de basis blijft bestaan en daar verhout. De in- en uitwendige epidermis van het integument hebben grootere cellen; die van de inwendige zijn transversaal, die van de uitwendige longitudinaal verlengd.

Het scheen niet ongewenscht uit beide groepen van deze onderfamilie een soort nader te bestudeeren. Gekozen werden *Philadelphus coronarius* en ter vergelijking *Hydrangea acuminata*.

¹⁾ l. c. p. 378 en Pl. 83 figg. 27 en 28.

²⁾ BAILLON: Histoire des plantes III p. 342, 1872.

³⁾ l. c. p. 205.

1. Philadelphaeae.

Philadelphus.

Het vruchtbeginsel van *Ph. coronarius* is volkomen vierhokkig, de placenten zijn centraal, maar tot een iets boven het midden van het vruchtbeginsel gelegen zône beperkt en daar sterk verdikt, terwijl de zaadknoppen in verband daarmee hangend en zeer langwerpig zijn en de hogere de lagere dakpansgewijze bedekken. Ze krommen zich alle epitroop.

In de jongste onderzochte stadiën is de zaadknop slechts weinig meer lang dan breed, tamelijk spits toeloozend en even gebogen; in het weefsel ervan is reeds eenige differentiatie, daar de geheele subepidermale celgroep aan den top rijker aan protoplasma is dan de overige cellen; ofschoon ik nooit meer dan één dier cellen zich heb zien vergrooten, meen ik hier toch met een meercellig archesporium te doen te hebben (fig. 1). De kromming van den zaadknop ligt iets lager, en juist op die plaats zijn de hypodermale lagen van de buitenzijde, vooral in de lengterichting, reeds belangrijk sterker ontwikkeld dan van de binnenzijde: terwijl de top met de sporogene celgroep van nu af maar zeer weinig in omvang toeneemt, groeit deze buitenzijde krachtig, waardoor zich tusschen die beide deelen een insnoering vertoont: het eenige integument is alzoo aangelegd (fig. 2); het eerste ontstaan ervan is gevolg van dezelfde subepidermale celwoekering, die de kromming van den zaadknop veroorzaakt (fig. 1).

Het integument heeft aan de buitenzijde reeds de halve hoogte van den nucellus bereikt, als in de sporogene celgroep zich de apicale cel zonder eenige afsnoering van wandcellen tot megasporemoeder cel heeft vergroot; deze is dus slechts door de epidermis van den nucellus omgeven, daar de naast haar gelegen sporogene cellen snel platgedrukt worden en verdwijnen; dit is zichtbaar in de figg. 2 en 3 (in fig. 2 zijn slechts twee sporogene cellen gedeeltelijk afgebeeld; de andere bevonden zich in een aangrenzende doorsnede).

Het integument streeft nu den nucellus voorbij, terwijl de zaadknop zijn opwaartsche kromming ten einde brengt (fig. 3) en omgeeft hem ten slotte geheel; het is nu ongeveer zeven cellagen dik en de binnenste laag, bestaande uit een rij van nauw aansluitende cellen, is duidelijk vervolgbaar tot onder aan den nucellus (fig. 4); deze en de micropyle zijn zoodoende geheel met een epitheel bekleed; gewoonlijk is dit om den nucellus aanmerkelijk dikker dan 't in fig. 4 afgebeelde en in allen gevalle zijn de cellen grooter dan in de daarop volgende lagen van het integument, op de uitwendige epidermis na, die uit zeer groote en dikwandige cellen is samengesteld.

Als in 't vervolg dat deel van den zaadknop, dat de mikropyle omgeeft, een krachtigen lengtegroei vertoont, neemt genoemd epitheel hieraan door celdeeling ijverig deel en het blijft gedurende de geheele ontwikkeling van den embryozak duidelijk te onderscheiden; de mikropyle is daardoor, zelfs zoolang ze over haar geheele

lengte gesloten is, steeds gemakkelijk te vinden (fig. 5).

Het andere uiteinde van den zaadknop groeit veel minder sterk en neemt een verschillenden, maar meestal toegespitsten, vorm aan, die veroorzaakt wordt door den druk der omgevende zaadknoppen en van den wand van het vruchtbeginsel (figg. 3—6).

Als men fig. 2 vergelijkt met fig. 5, in welke laatste de nucellus zijn definitieve lengte bereikt heeft, blijkt deze maar uiterst weinig gegroeid, vooral in vergelijking met de omgevende deelen. Hij is blijven bestaan uit een enkele laag om de generatieve cel en basaal daarvan de laatste enkele overgebleven sporogene cellen, waarvan in fig. 4 slechts de meest apicaal gelegene te zien zijn; dezen nemen aan den geringen groei geen deel, krijgen een langen, platten vorm en worden gedurende de ontwikkeling van den embryozak, evenals de epidermis van den nucellus, verdrongen. Zodoende is de embryozak ten slotte het eenige, wat van den nucellus overblijft, en wordt dan onmiddellijk door het bovenbeschreven epitheel omgeven; dit neemt wel zeer waarschijnlijk de voeding van den embryozak op zich; in verband met den langgerekten vorm van dezen en van den zaadknop schijnt dit tenminste veel logischer dan een dergelijke functie van de chalaza, die zich dan ook volstrekt niet ontwikkelt; de richting der chalazacellen is ook parallel aan die van den zaadknop, een krachtiger groei en celdeeling in schuinsbuitenwaartsche richting als bij *Saxifraga granulata* of *Tellima* heeft hier niet plaats.

We verlieten de embryozakmoedercel op het oogenblik van haar ontstaan (fig. 2); ze blijft gedurende de omgroeiing van den nucellus door het integument ongeveer in denzelfden toestand; na afloop hiervan vertoont de kern de verschillende voorstadiën van de reductiedeeling; zoo bevindt hij zich in fig. 4 in 't stadium der synapsis, wat echter in de figuur door de zwakke vergrooting niet duidelijk uitkomt. Gedurende de volgende deelingsprocessen strekt zich de cel in de lengterichting van den zaadknop, de twee groepen van halfgedeelde chromosomen verwijderen zich van elkaar en begeven zich (de chromosomen worden tijdelijk onzichtbaar) ieder naar één uiteinde van wat nu tot embryozak is geworden; daar komen de chromosomen weer te voorschijn en heeft vervolgens de homoiotypische kerndeeling plaats. De embryozakmoedercel wordt dus direct tot embryozak, de reductie van het aantal chromosomen heeft plaats bij de twee eerste kerndeelingen in den embryozak zelf. Van twee kernen, die zich in het diakinese-stadium van de heterotypische kerndeeling bevonden, werd het aantal dubbele chromosomen geteld; dit geschiedde ook bij de, in de homoiotypische deeling uiteenwijkende kleindochterkernen. In de beide kernen van het eerste stadium vond ik bij veelmalige telling tien chromosomen; in de twee kernen van het eene kleindochterpaar weer tien, in elke kern van het andere paar telde ik in twee doorsneden samen dertien lichaampjes, waarvan eenige zeker geen geheele chromosomen waren. Het gereduceerde aantal chromosomen is dus waarschijnlijk tien.

Dat der vegetatieve kerndeeling is zeker meer dan zestien; ik schat het, ook in verband met het gereduceerde aantal, op twintig.

De beide polairgelegen kernen van dit vierkernig stadium kunnen in elke der drie dimensies van den zaadknop georiënteerd zijn; ook is de deelingsrichting wel eens scheef.

De nu volgende deeling heb ik helaas niet kunnen waarnemen; het eerste, wat ik hierna vond, was een achtkernig stadium, waarin de drie antipoden en het eiapparaat op hun gewone plaats gelegen waren, de poolkernen al iets tot het midden waren genaderd. Deze laatsten versmelten nu met hun protoplasma, de nucleoli blijven echter tot den bloeitijd afzonderlijk zichtbaar (fig. 6 s.e.k.).

De embryozak is hiermee volstrekt nog niet voor de bevruchting gereed, integendeel ontwikkelt tenminste een deel ervan een buitengewone activiteit: met groote snelheid (in hetzelfde vruchtbeginsel kon ik alle stadiën van dit proces waarnemen) dringt hij, met de synergiden vooraan en de eicel er onmiddellijk achter, de mikropyle niet alleen binnen, maar breekt haar in haar volle lengte tot het eind toe open. Het eiapparaat doorgroeit de mikropyle geheel en komt eerst buiten den zaadknop, tusschen dezen en de placenta, op zijn definitieve plaats (fig. 6 e. a.), waar klaarblijkelijk de bevruchting wordt afgewacht; het bestaat daar steeds uit drie groote cellen zonder wand.

De embryozak heeft dezen snellen groei niet kunnen

volgen; de resten ervan zijn nog in de verwijde mikropyle terug te vinden. De secundaire embryozakcel is eveneens slechts een klein eind gevolgd; ze bevindt zich in den rijpen zaadknop altijd op de grens van de oorspronkelijke embryozakholte en de mikropyle (fig. 6 s.e.k.)

Het antipodale uiteinde van den embryozak blijft op zijn plaats en behoudt zijn smallen vorm; de antipoden zijn nog korten tijd als goed kleurbare cellen zichtbaar (fig. 7 a.), verliezen dan hun structuur en worden nog vóór de bevruchting sterk gereduceerd.

Bevruchting en ontwikkeling van endosperm en embryo heb ik niet vervolgd, daar bij het gebrek aan tijd alles, wat buiten het bestek van het proefschrift ligt, weggelaten moest worden; ze zullen zeker een verder onderzoek waard zijn, als men de plaats van het eiapparaat en van de secundaire embryozakcel in aanmerking neemt, en ik zal ze zoo spoedig mogelijk ter hand nemen.

2. Hydrangeae.

Hydrangea.

Van *H. acuminata* waren alleen bijna en geheel rijpe zaadknoppen tot mijn beschikking; ze waren onmiddellijk te herkennen als overeenkomstig aan die van *Philadelphus coronarius*: de vorm van den (hier heel wat kleineren) zaadknop was eveneens langwerpig, slechts wat minder gerekt dan daar en meestal toegespitst; hij werd hier echter nog meer bepaald door den wederzijdschen druk

van de zaadknoppen, die het vruchtbeginselhok geheel opvullen.

Hetzelfde dikke integument omgeeft den smallen nucellus, die, op het basale gedeelte na, in verreweg de meeste gevallen reeds door den embryozak verdrongen was en uit één cellaag bestaan had.

De embryozak zelf bevond zich dikwijls nog geheel of bijna op zijn plaats, overigens constateerde ik hetzelfde uitgroeien en de eindelijke ligging van het eiapparaat aan het uiteinde van de mikropyle, dat tot een bolvormige holte verwijd is. Den zaadknop geheel verlaten, zooals bij *Philadelphus*, doet het eiapparaat hier niet.

Afgebeeld is een toestand (fig. 8), waarin de uitgroeijing gefixeerd is (de vernauwing in het midden geeft de grens van embryozakholte en mikropyle aan): het eiapparaat, bestaande uit de wigvormige synergiden en de ellipsoïde eicel, is nog door de membraan van den embryozak omgeven; de secundaire embryozakcel, die hier slechts één nucleolus vertoont, is verder in de mikropyle doorgedrongen dan ze bij *Philadelphus* doet; haar afstand tot het eiapparaat is hier, ook in verband met de geringere lengte van de mikropyle, veel kleiner. De onbelangrijke antipoden liggen onderin.

Afgaande op haar plaats en vorm en op het feit, dat de embryozak het eiapparaat slechts een eindweegs volgt, meen ik de actieve rol bij het dóórdringen van het eiapparaat door de mikropyle aan de synergiden te mogen toeschrijven.

De binnenste laag van het integument is hier nog duidelijker tot een epitheel ontwikkeld dan bij *Philadelphus* (fig. 9). De buitenste laag bestaat uit weinige, buitengewoon lange cellen.

IV. *Pterostemonioideae*.

Over den zaadknop van het hiertoe behorende geslacht *Pterostemon* is niets gepubliceerd.

V. *Escallonioideae*.

VAN TIEGHEM¹⁾ vindt bij de geslachten *Escallonia*, *Valdivia*, *Forgesia*, *Phyllonoma*, *Carpodetus* en *Argophyllum* een kleinen nucellus, door een enkel integument omgeven; van *Escallonia* speciaal vermeldt hij, dat de nucellus vroeg geresorbeerd wordt met uitzondering van zijn basis, die houtachtig wordt, en dat de epidermis van het integument uit zeer groote, in de lengterichting verlengde cellen bestaat.

Escallonia.

WARMING²⁾ noemt *Escallonia* onder de choripetalen met een typische „ovule monochlamydée”, en JÖNSSON³⁾ beeldt van *E. micrantha* een jongen zaadknop af met een nucellus, slechts bestaande uit epidermis, embryozak-

¹⁾ l. c. p. 207.

²⁾ De l'ovule p. 244.

³⁾ l. c. p. 57. Tab. IV figg. 33—35.

moedercel en eenige basale cellen, en een reeds vier lagen dik éézijdig integument, dat eerst het midden van den nucellus bereikt heeft. Deze figuur komt in alle belangrijke punten overeen met fig. 2 van dit proefschrift, die betrekking heeft op *Philadelphus coronarius*. De embryozak, die uitgaat van de onderste der vier cellen, waartoe zich de moedercel deelt, verdringt den nucellus en ontwikkelt zich tot een buitengewone lengte, terwijl hij ver in de mikropyle doordringt en zich zelfs tot aan het andere einde daarvan uitstrekt. De synergiden zijn lang en vullen bijna het geheele bovendeele van den smallen pool, de eicel is niet in aanraking met den zijwand en de antipoden worden gereduceerd tot een slijmerige massa op den bodem van den embryozak.

Itea.

Dit geslacht wijkt volgens v. TIEGHEM ¹⁾ belangrijk af van *Escallonia*: de zaadknoppen vertoonen een dikken nucellus, waarvan het bovenste deel behouden blijft, en twee integumenten van epidermale herkomst, en uit twee of drie lagen bestaande.

Brexia.

In dit geslacht zijn, volgens opgave van v. TIEGHEM ²⁾, de vijf centrale placenten ieder bezet met 2 rijen van

¹⁾ l. c. p. 216.

²⁾ l. c. p. 211.

horizontale, naar elkaar toe gebogen zaadknoppen en bezitten deze een smallen nucellus, die gedurende het opengaan van de bloem wordt verteerd, met uitzondering van zijn basis, die een verhout napje vormt. Om den nucellus bevinden zich twee integumenten, waarvan het binnenste, dat dikker is dan het buitenste, zich aan de mikropyle niet zoo ver uitstrekt.

Ixerba.

De zaadknop is op dezelfde wijze samengesteld als die van *Brexia*.

VI. Ribesioideae.

Als eigenschappen van den zaadknop bij deze onderfamilie noemt v. TIEGHEM ¹⁾ een dikken nucellus met twee integumenten, waarvan het buitenste uit vier, het binnenste uit twee lagen bestaat.

Ribes.

Reeds door HOFMEISTER ²⁾ werd een korte beschrijving gegeven van embryozak, bevruchting en embryo van *R. Grossularia*. De in het binnenste van den „eikern” (nucellus) gelegen bolvormige embryozak wordt volgens hem bijna opgevuld door twee kiemblaasjes en meest slechts ééne antipode. Wanneer we in aanmerking nemen,

¹⁾ l. c. p. 216.

²⁾ W. HOFMEISTER. Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. Jahrb. f. wiss. Bot. I, 1858 p. 108.

dat *H.* de ontwikkeling van den embryozak niet heeft nagegaan, en dat bij de andere onderzochte *Ribes*-soorten de primaire endospermkern op de plaats der antipoden gelegen is en deze zich zelf als kleine, halfgedegenereerde lichaampjes in de chalaza bevinden, mogen we aannemen, dat de toestand bij *R. Grossularia* niet anders is.

Van *Ribes nigrum* beschreef WARMING de ontwikkeling van den nucellus ¹⁾: de anderhalf maal zoo lang als dikke zaadknop kromt zich terwijl eerst het binnenste, iets later het buitenste integument zich vertoonen, en een apicale cel (soms twee) onder de epidermis tot archespore wordt en een wandcel afscheidt, die zich daarna een paar maal deelt. De deklaag wordt niet dikker dan het overige nucellusweefsel, dat de embryozakmoedercel met een ongeveer drie lagen dikke bekleeding omgeeft: ten slotte beeldt W. een nucellus met een rij van drie megasporen af, waarvan de onderste verreweg 't grootst is.

R. aureum en *R. sanguineum*. Eerstgenoemde soort beschreef FISCHER ²⁾: er kunnen meerdere archesporen ontstaan; de twee afgescheiden wandcellen vormen een ongeveer viercel-dikke laag. Van de vier megasporen wordt de onderste tot embryozak. *R. sanguineum* werd eerst onderzocht door VESQUE ³⁾, daarna door GUIGNARD ⁴⁾, die V.'s voorstelling verbeterde, en onlangs

¹⁾ De l'ovule p. 201—203. pl. 7 figg. 6—14.

²⁾ A. FISCHER. Zur Kenntniss der Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. XIV. Band p. 117, 1880, Pl. IV en V figg. 35—41.

³⁾ VESQUE. 1878 p. 265 en 1879 p. 346.

⁴⁾ Ann. d. sc. nat. 6^e sér. Bot. XIII 1882 p. 158.

door TISCHLER ¹⁾, die de toestanden bij beide genoemde soorten als overeenkomstig verklaart en de beschrijving van FISCHER aldus aanvult: de beide integumenten bestaan oorspronkelijk uit twee lagen, later vormt het buitenste er meer; aan het micropylaire einde verdikken beide zich sterk.

Aan de chalaza ontstaat een sterk kleurbaar voedingsweefsel, vanwaar een streng van vrij langgerekte cellen zich uitstrekt tot een ander voedingsweefsel, dat zich door deelingen in den nucellus om de archesporcel heen vormt (TISCHLER fig. 1). Van dit laatste weefsel wordt gedurende de ontwikkeling van den embryozak het apicale gedeelte geheel opgebruikt, het onderste deel blijft langer intact en bezorgt in ieder geval den toevoer der voedingsstoffen. De embryozak ontwikkelt zich normaal: de poolkernen versmelten zeer snel, en de primaire endospermkern ligt in de nabijheid der antipoden; deze zijn geheel in het voedingsweefsel ingebet (l.c. fig. 3). Na de bevruchting verdwijnen de antipoden geheel, en de laatste rest van het celweefsel wordt van lieverlede verteerd.

VII. Baueroideae.

De zaadknop-ontwikkeling van het hiertoe behoorend geslacht *Bauera* is niet bekend.

¹⁾ G. TISCHLER. Ueber Embryosack-Obliteration bei Bastardpflanzen. Beih. z. bot. Centr. XV p. 411, Taf. 5. 1903.

Over den zaadknop als systematischen factor en
de indeeling der Saxifragaceën.

Welke gevolgtrekkingen mogen we uit de in het vorige hoofdstuk vermelde gegevens maken? Vooreerst, dat de tot nu toe onderzochte Saxifragaceën geen van alle in den bouw van den zaadknop overeenkomstige eigenaardigheden vertoonen als de Podostemaceën; noch een later optreden van het binnenste integument, noch de eigenaardige groeiwijze hiervan en het daarmee gepaard gaande optreden van den „pseudo-embryozak”, noch de reductie van den eigenlijken embryozak, welke daarmee wellicht in verband staat, komen bij één der onderzochte species der Saxifragaceën voor.

't Spreekt vanzelf, dat het geheel kunstmatig zou zijn aan den zaadknop een zoo overwegenden invloed toe te schrijven, dat met verwaarloozing van andere belangrijke kenmerken daarop alleen een systeem op te bouwen zou zijn. Dit zou een teruggang zijn tot den tijd van LINNAEUS. Tegen een zoo overwegend belang van den zaadknop pleiten ook de talrijke kleinere reducties, die binnen zeer vele families plaats hebben en waarvan in de inleiding reeds werd gesproken; ze zijn te weinig gefixeerd om voor de systematiek van meer dan uiterst geringe beteekenis te zijn.

Dit mag echter geen reden zijn aan den bouw van den zaadknop alle systematische belangrijkheid te ont-

zeggen. Welke deelen van de plant, vooral van de hoogere plant, zijn constanter dan de voortplantingsorganen, welke deelen van deze zijn belangrijker dan de zaadknoppen, die immers soms geheel alleen, zonder medewerking van eenig ander bloemdeel, de voortplantingstaak vervullen. Daarbij komt, dat zij in de bloem het minst onderhevig zijn aan uitwendige invloeden. Voor andere bloemdeelen belangrijke factoren als het licht, de bestuiving en de groepeerings der bloemen, hebben voor de zaadknoppen weinig of geen beteekenis; wèl worden hun ombuigingsrichting en uitwendige vorm gedeeltelijk bepaald door de ruimteverhoudingen in het vruchtbeginsel, die weer veelal afhangen van den graad van vergroeiing der carpellen, de plaats en den vorm van de placenten. Indirect wordt de inwendige bouw misschien nog beïnvloed door dien van de zaden zelf. Zoo zou men zich kunnen voorstellen, dat de hoeveelheid endosperm, die zich ontwikkelt, op den vorm en de grootte van den embryozak der nakomelingen invloed heeft; dat bij planten met geringe endosperm-ontwikkeling de embryozak van den beginne af aan klein is, eenigszins zooals b.v. een gereduceerd orgaan dikwijls later wordt aangelegd. Daarentegen zal de grootste invloed zich in de meeste gevallen in tegengestelde richting, van zaadknop op zaad, hebben doen gelden, daar deze richting de ontogenetische is.

In de meeste wijzigingen echter in den bouw van den zaadknop, die voor het groote meerendeel vereenvoudigingen zijn, hebben we slechts zeer weinig inzicht;

men kan vermoeden, dat door de combinatie der beide generaties, die bij de meeste Pteridophyten nog gescheiden zijn, een ingewikkelde toestand was ontstaan, die zich naar gelang der omstandigheden minder of meer vereenvoudigd heeft. Het is nu zaak, in de wijze waarop deze vereenvoudiging binnen de grootere en binnen de kleinere groepen plaats heeft, meer inzicht te verkrijgen.

De systematische belangrijkheid van den zaadknop mag dus op theoretische gronden niet onderschat worden en door zeer vele feiten wordt deze veronderstelling bevestigd; reeds door de verschillende tropiën der zaadknoppen, die in de meeste verwante groepen overeenkomstig zijn: Atropie komt voor bij eenige onderling verwante primitieve Dicotylenfamilies en bij de drie tot dezelfde orde behorende Monocotylenfamilies Restiaceën, Eriocaulaceën en Xyridaceën, terwijl bij de met hen verwante Commelinaceën soms atropie voorkomt, evenals bij enkele Araceën. Dezen vormen den overgang tot anatropie. De genoemde groepen van Dicotylen en Monocotylen vertoonen hier intusschen ongetwijfeld parallelisme, wat ook 't geval zal zijn bij de campylotropie der Gramineën en Scitamineën onderling, van dezen en de campylotrope dicotylen en tusschen de beide groote groepen der laatsten (Curvembryae en Cruciferen-Capparidaceën-Resedaceën). De systematische waarde van deze eigenschap der zaadknoppen is dus betrekkelijk, maar bestaat en doet zich vooral gelden binnen nauwere kringen van verwantschap.

Een tweede voorbeeld vinden we in 't archesporium.

Veelcellig is dit bij alle onderzochte Rosaceën en ook nog bij de verwante Saxifragacee Astilbe en eenige Ranunculaceën, hoewel hier gereduceerd. Eveneens veelcellig is het bij zeer vele Amentiferen, hoewel Betula en Alnus er slechts één hebben. Bij de Sympetalen en bij de Monocotylen daarentegen is het bijna zonder uitzondering eencellig.

De wandlaag in den nucellus is weer sterk ontwikkeld in de geheele familie der Rosaceën; in de verwante groepen der Saxifragaceën en Leguminosen zien we slechts hier en daar een belangrijke wandlaag, maar gewoonlijk wordt toch een wandcel afgezonderd. Terwijl deze laatste verder bij de Araliaceën bijna altijd nog voorkomt, hebben sommige Araliaceën, en het eenige onderzochte Umbelliferengeslacht Sium, haar reeds verloren; bij de meeste groepen van Sympetalen en van Choripetalen, die eenzelfde type van zaadknop bezitten, is van een wandcel geen spoor te vinden.

Ten slotte zijn er eenige belangrijke eigenschappen, die we beter te samen bespreken, al moet in 't oog gehouden worden, dat ze wel veelal, maar niet steeds in onderling verband zijn. Bedoeld worden hier de grootte, die de nucellus bereikt, en de graad van zijn persistentie, de grootte van den embryozak en de onderlinge verhouding van beiden; verder het aantal der integumenten en hun grootte-verhouding tot nucellus en embryozak.

Deze genoemde factoren zijn, volgens VAN TIEGHEM¹⁾ zoo gewichtig, dat hij gemeend heeft er een natuurlijk systeem op te kunnen grondvesten, en men behoeft bijv. voor het aantal integumenten maar te letten op het algemeen voorkomen van twee integumenten bij alle Monocotylen (uitgezonderd Crinum), van één integument bij haast alle groote Sympetalen-groepen (al zijn deze onderling waarschijnlijk niet verwant, zoo is toch binnen de groepen zelf de eenheid onbetwifelaar), en van enkele der hoogstontwikkelde groepen van Choripetalen (Umbelliferen), die ongetwijfeld met Sympetalen verwant zijn.

Dat ook aan dit kenmerk weer geen te groote waarde mag gehecht worden, wordt bevestigd door uitzonderingen, die dan door VAN TIEGHEM voor „schijnbare uitzonderingen” verklaard worden. Zoo geeft hij zelf aan, hoe bij verschillende Ranunculaceën en Rosaceën tusschen den uni- en bitegminalen toestand overgangen bestaan, dat men er binnen enge verwantschapskringen (Aconitum-Delphinium, binnen de geslachten Helleborus en Spiraea) de vergroeiing der beide integumenten kan vervolgen; maar het slot (Ranunculus, Rosa) is toch slechts een „schijnbaar unitegminale” zaadknop („de manière à simuler un tégument unique”²⁾). Wat kan ons de verhouding tusschen bi- en unitegminale zaadknoppen beter doen begrijpen, dan dergelijke gevallen,

¹⁾ PH. V. TIEGHEM. L'oeuf des plantes. Ann. d. Sc. nat. 8^e Sér. Bot. XIV p. 386. 1901.

²⁾ V. TIEGHEM. 1898 p. 213.

waar we het ontstaan van den eenen toestand uit den anderen voor oogen hebben?

Slechts moeten we voorzichtig zijn met generaliseeren, voordat we ons overtuigd hebben of de wording van het enkele integument altijd op dergelijke wijze plaats heeft gehad als hier. Om dit uit te maken bezitten we een beslissenden factor in de wijze van aanleg der beide integumenten. Terwijl het buitenste gewoonlijk van subepidermalen oorsprong is, is het binnenste zuiver epidermaal; de initialen van beide integumenten zijn daardoor scherp te onderscheiden, zelfs al liggen ze in elkaars onmiddellijke nabijheid. Deze omstandigheid heeft PECHOUTRE ¹⁾ in staat gesteld bij de Rosaceën de wijze waarop 't aantal integumenten gereduceerd wordt, met zekerheid te bepalen. Bij de Pireën bevinden zich de beide initialen op den grootsten afstand, bij de Amygdaleën zijn ze elkaar meer genaderd, doch blijven duidelijk te onderscheiden; bij de geslachten *Prunus* en *Cerasus* zijn echter de integumenten zelf gedeeltelijk vergroeid; onder de Spireën kan men het geheele vergroeiingsproces vervolgen, met name in het geslacht *Spiraea*; bij *Kerria* en *Rhodotypus* heeft een gedeeltelijke vergroeiing plaats; bij de Sanguisorbeën (beh. *Alchemilla*), Roseën en Rubeën zijn de integumenten geheel vergroeid. Tegenover de groepen, die in hun geheel of één of twee integumenten bezitten, staan dus andere waarbinnen

¹⁾ F. PECHOUTRE. Contribution à l'étude du développement de l'ovule et de la graine des Rosacées. Ann. d. Sc. nat. 8^e série Bot. XVI. p. 1—158. 1902.

het vergroeiingsproces geheel te vervolgen is. Vermelding verdient verder, dat een der hoogst ontwikkelde groepen die der Pireën, geen vergroeiing vertoont; in dit opzicht staat dus de andere tak der Rosaceën hooger.

Onder de **Potentilleën** bezit *Dryas* twee integumenten; bij *Geum*, *Potentilla* en *Fragaria* is evenals bij *Alchemilla*, slechts één integument aanwezig: de initialen zijn elkaar zoozeer genaderd, dat die van het binnenste integument recht boven die van het buitenste ligt en door de subepidermale woekering van de laatste in 't geheel niet ontwikkeld wordt, maar in het buitenste wordt opgenomen; in dezen zin kan men zeggen, dat het binnenste hier geaborteerd is; het verschil met de bovenbeschreven wijze van vergroeiing is echter slechts gradueel. 't Is de laatste overgang tot het optreden van slechts één enkel subepidermaal aangelegd integument.

Bij verscheidene andere planten is nu dergelijke vergroeiing der integumenten geconstateerd als plaats heeft bij de Rosaceën, uitgezonderd de vier laatste; zoo bij de geslachten *Delphinium*, *Helleborus*, *Ranunculus* onder de Ranunculaceën, bij *Tropaeolum Lobbianum*,¹⁾ bij *Impatiëns*, bij *Hippuris* en binnen het geslacht *Lupinus*. Een ontwikkeling van het binnenste integument, met geheele abortie van het buitenste, is slechts geconstateerd bij het ook in andere opzichten sterk afwijkende geslacht *Peperomia* ²⁾.

Van welken oorsprong is nu het enkele integument

¹⁾ WARMING. De l'ovule. p. 242.

²⁾ WARMING. l. c. p. 243.

der zaadknoppen van de Umbellifloren, Hydrangeoïdeën, Escallonioïdeën, de meest Sympetalen, enz.? Volgens WARMING¹⁾ is het bij vele unitegminale zaadknoppen voor een groot deel epidermaal; hij geeft echter niet aan, of de initialen subepidermaal zijn, en dit is juist het belangrijkste, daar ook bij het buitenste integument der bitegminale zaadknoppen (voor zoover 't niet geheel epidermaal is, wat ook nogal eens voorkomt) de eerste subepidermale deelingen zeer spoedig door epidermale gevolgd worden. Bij de Araliaceën²⁾ wordt het eenig integument subepidermaal aangelegd, hetzelfde is bij *Philadelphus*, en dus wellicht ook bij *Hydrangea* en *Escallonia*, het geval.

In verband met de bovenvermelde gegevens lijkt het volstrekt niet onwaarschijnlijk, dat het integument der unitegminale zaadknoppen ontstaat uit de elkaar genaderde initialen van het binnenste en buitenste integument, waarbij dan het buitenste integument denkelijk de belangrijkste rol speelt. Deze voorstelling schijnt me toe aannemelijker te zijn dan de opvatting van oudere onderzoekers, als zou het eenig integument der unitegminale zaadknoppen homoloog zijn met het binnenste, zooals dat bij *Peperomia* inderdaad het geval is. Een onderzoek, speciaal op dit belangrijke punt gericht, zou waarschijnlijk ons inzicht zeer kunnen verbeteren.

¹⁾ l. c. p. 234.

²⁾ L. DUCAMP. Recherches sur l'embryogénie des Araliacées. Ann. d. Sc. nat. 8^e série Bot. XV. p. 311—402. 1902.

Een tweede gewichtige factor is de graad van ontwikkeling en persistentie van den nucellus. Veel meer dan ten opzichte der integumenten treden hier de overgangstoestanden op den voorgrond en het trekken van scherpe grenzen is hier dus nog veel kunstmatiger.

Wel overheerscht bij de typische unitegminale zaadknoppen de sterk gereduceerde en ephemere nucellus, bij de bitegminale de krachtig ontwikkelde en min of meer persisterende nucellus, maar er zijn talrijke groepen van overgangen.

Waar bijv. WARMING ¹⁾ zegt, dat *Aucuba japonica* o.a. een zaadknop van het bitegminale type bezit, hoewel slechts één dik integument aanwezig is, en wel, omdat de nucellus hier nog vrij krachtig ontwikkeld is (hij vertoont n.l. een eerst dikke, maar zeer ephemere wandlaag), zou 't dunkt me beter zijn slechts de negatieve opmerking te maken, dat de zaadknop niet het zuiver unitegminale type vertoont. Ook verscheidene andere Araliaceën bezitten een niet geheel gereduceerden nucellus, een wandcel wordt nog in vele gevallen afgescheiden, maar bij weer andere soorten ontbreekt ook deze en bestaat de nucellus nog slechts uit epidermis, embryozak en eenige basaal gelegen cellen. Verscheidene andere voorbeelden van overgangen worden door WARMING en vooral door VAN TIEGHEM gegeven, we zullen ons echter verder tot de Saxifragaceën beperken.

Een der laagst ontwikkelde groepen van de familie wordt

) l. c. p. 345.

waarschijnlijk gevormd door de Francoideae; hiervoor pleiten, behalve de zeer krachtige ontwikkeling van den nucellus en de aanwezigheid der beide integumenten, het voorkomen van vier carpellen, die over hun geheele lengte regelmatige rijen van zaadknoppen dragen en de volkomen bovenstandigheid van het vruchtbeginsel.

Onder de Saxifragoideae vormen de Saxifrageae zeker een geheel natuurlijke groep; ze sluiten eenerzijds aan de Rosaceën aan door Astilbe (die in zijn zaadknop door een belangrijk tapetum en een meercellig archesporium tot die familie nadert), komen anderzijds in bouw van zaadknop en vele andere belangrijke kenmerken zoozeer met de Ribesioideae overeen, dat de volkomen onderstandigheid en eenhokkigheid van het vruchtbeginsel en de afwezigheid van den eenen meeldraadkrans bij Ribes niet kunnen beletten ze in de onmiddellijke nabijheid der Saxifragoideae te plaatsen. Een geslacht als Parnassia staat zeker verder van de Saxifrageën af; ook de sterke reductie van den nucellus maakt de verwantschap van dit geslacht met de andere Saxifragoideae in ieder geval niet zekerder; zoolang echter geen betere plaats gevonden is, blijft het, dunkt me, het best in zijn voorloopige omgeving. Overigens is juist onder de Saxifragoideae en Ribesioideae de gelijdelijke reductie van het nucellusweefsel, vooral van de wandlaag, goed te vervolgen.

De Escallonioideae vormen voorzeker een afdeeling, die òf ten slotte uit elkaar zal vallen, òf juist een centrale groep met verwantschap naar vele richtingen zal blijken

te zijn. Minstens drie groepen zijn er te onderscheiden: de eerste wordt gevormd door het geslacht *Tetracarpaea*, dat met zijn vier geheel vrije carpellen en dubbelen metaaldraadkrans zeer waarschijnlijk het meest primitieve is.

In de tweede groep, met één bovenstandig vruchtbeginsel waarbij misschien nog *Quintinia* behoort, is de zaadknop, voor zoover onderzocht, minder gereduceerd dan in de derde; bij *Itea* vertoont hij 't bitegminale type, dit geslacht staat dus in dit opzicht het dichtst bij de *Saxifragoideae*. *Brexia* en *Ixerba*, door BAILLON onder den naam *Brexieae* vereenigd, hebben nog twee integumenten, maar een kleinen, smallen nucellus; hierbij behoort zeer waarschijnlijk *Roussea*. De plaats der geslachten *Anopterus*, *Cuttsia* en *Abrophyllum* zou waarschijnlijk ook door een onderzoek der zaadknoppen nader bepaald kunnen worden.

In de derde groep is het vruchtbeginsel onderstandig en de onderzochte geslachten *Escallonia*, *Valdivia*, *Forgesia*, *Phyllonoma*, *Carpodetus* en *Argophyllum* bezitten een zaadknop van het zuiver unitegminale type. De reeds door oudere schrijvers aangegeven verwantschap van deze laatste groep met de *Philadelphaeae* wordt krachtig bevestigd door de groote overeenkomst van den zaadknop, speciaal door de merkwaardige uitgroeiing van den embryozak, die zoowel bij *Escallonia* als *Philadelphus* en *Hydrangea* geconstateerd is. Bij verscheidene andere Angiospermen mag een geringe of soms wat sterkere uitgroeiing geconstateerd zijn, het afleggen

van een dergelijken afstand door het eiapparaat als vooral bij *Philadelphus*, maar toch ook bij *Hydrangea* en *Escallonia*, is voorzeker een buitengewoon verschijnsel, dat in staat is den nauwen band tusschen genoemde groepen nog meer aan te halen. Genoemde groep der *Escallonioideae* en de geheele afdeeling der *Hydrangeoideae* staan blijkbaar veel dichter bij elkaar dan bij de *Saxifragoideae*; bovendien vormt het geslacht *Pterostemon*, dat alleen de afdeeling *Pterostemonoideae* uitmaakt, volgens ENGLER tusschen beide groepen een overgang. Het zal dus op den duur moeten komen tot een splitsing van de familie der *Saxifragaceae* in twee families:

1. de *Saxifragaceae* met de afdeelingen *Saxifragoideae* en *Ribesioideae*;
2. de *Philadelphaceae* met de afdeelingen *Escallonioideae*, *Pterostemonoideae*, *Philadelphoideae*, welke laatste dan gesplitst is in *Philadelphaeae* en *Hydrangeae*, terwijl onder de *Escallonioideae* minstens twee groepen voorkomen, die er slechts een voorloopige plaats innemen; in deze twee groepen bevinden zich dan waarschijnlijk overgangen tot de *Saxifragaceae*, wat echter geen beletsel is om de twee mijns inziens vrij zelfstandige groepen als afzonderlijke families te beschouwen.

Ook de plaats der *Francoideae* is nog onzeker.

Het geslacht *Bauera* vertoont volgens HOLLE¹⁾ en HAL-

¹⁾ G. HOLLE. Beiträge zur Anatomie der Saxifragaceen und deren systematische Verwerthung. Bot. Centr. LIII 1893 p. 40, 216, 222.

LIER¹⁾ een zoo groote overeenkomst met de Cunoniaceae in de kenmerken, die ze van de Saxifragaceae scheiden, dat het onder die familie moet worden ondergebracht.

Onnoodig op te merken, dat voortzetting van een nauwkeurig onderzoek der zaadknoppen, vooral in de groep der Escallonioideae, zeer gewenscht is. Wellicht blijkt dan ook of de veelcelligheid van het archesporium onder de Philadelphaceën algemeen is en voor de systematiek belangrijkheid heeft. De onderdrukking der megasporenvorming, die bij *Philadelphus coronarius* plaats heeft, zal wel niet die waarde hebben; trouwens *Escallonia* vormt het gewone viertal megasporen.

Ten slotte nog iets over den embryozak; deze vertoont bij alle Saxifragaceën hetzelfde normale ontwikkelingsverloop. Slechts merkwaardig is zijn buitengewoon sterke uitgroeiing door de mikropyle, welke bij *Escallonia*, *Philadelphus* en *Hydrangea* gevonden is en bij de *Hydrangeoideae* een hypogyne *Escallonioideae* wel algemeen zal zijn.

Een dergelijke overeenkomst in een eigenschap van den embryozak, die, overigens zeldzaam, bij drie verwante groepen optreedt, is zonder twijfel in staat den band, welke die groepen vereenigt, nauwer aan te halen. We hebben hier dus met een geval te doen, waar de

¹⁾ H. HALLIER. Ueber *Juliania*, eine *Terebinthaceen*-Gattung mit *Cupula*, und die wahren Stammeln der *Käthenblütter*. Beich. z. bot. Centr. XXIII 1908 p. 139.

embryozak voor de systematiek van eenige beteekenis is. Dit gebeurt echter slechts zelden: over het algemeen is de ontwikkeling van den embryozak zeer eenvormig en zijn de afwijkingen te schaarsch en te verspreid om inlichtingen te geven over de verwantschap. Zoo is het zeer onwaarschijnlijk, dat men de directe ontwikkeling van de embryozakmoedercel tot embryozak bij *Philadelphus coronarius* als een voor de systematiek belangrijk kenmerk kan beschouwen; niet alleen ontstaat bij *Escallonia* de gewone rij van vier megasporen, maar ook de overige gevallen, waar de reductiedeeling binnen den embryozak plaats heeft, zijn alle beperkt tot een enkele species.

Zelfs reductie van den halven embryozak kan bij een enkel geslacht van een familie (*Cypripedium*), ja een enkele soort van een geslacht (*Euphorbia procera*) afzonderlijk voorkomen, maar er zijn toch enkele gevallen, waar een bepaalde eigenaardige ontwikkelingswijze aan een geheele familie toekomt; bij de meermalen vermelde *Podostemaceën* ontwikkelt zich slechts de apicale van de beide kernen, die bij de eerste deeling in den embryozak gevormd zijn, en gaat de andere die het onderste viertal kernen had behooren te vormen, ten gronde. De *Penaeaceën* vormen omgekeerd vier viertallen kernen; ook hier komt dit 16-tal bij alle vijf onderzochte species voor. In beide gevallen kan men aannemen, dat de gemeenschappelijke voorvaderen der geheele familie het genoemde kenmerk bezeten hebben en terecht mag men daarom in naburige groepen

naar overeenkomst zoeken. Voor de Podostemaceën is deze misschien bij de Crassulaceën te vinden, in welk geval eindelijk de systematische plaats van genoemde familie met vrij groote nauwkeurigheid bepaald zou kunnen worden, zoodra de Crassulaceën zelf zorgvuldiger op hun zaadknopontwikkeling zijn onderzocht.

RESULTATEN.

1. Bij de onderzochte Saxifragaceën volgens de omgrenzing van ENGLER is geen overeenstemming gevonden met de bijzondere ontwikkelingswijze van den zaadknop, die de Podostemaceën vertoonen.
2. In de familie der Saxifragaceën bezitten de Francoideae, Saxifragoideae en Ribesioideae (voor zoover onderzocht) den typischen bitegminalen zaadknop. Slechts het geslacht Parnassia, dat een nog voorloopige plaats onder de Saxifragoideae inneemt, wijkt af door een zwak ontwikkelden nucellus.

Bij de onderzochte Hydrangeoideae en de epigyne Escallonioideae komt het zuiver unitegminale type van zaadknop voor, dat bovendien gekenmerkt is door een zeer ver uitgroeien van den embryozak door de mikropyle.

3. Op den duur zal de familie der Saxifragaceën gesplitst moeten worden in twee families: 1°. de Saxifragaceën, waartoe de Saxifragoideae en de Ribesioideae blijven behooren; 2°. de Philadelphaceën, gevormd door de Hydrangeoideae, Pterostemonoideae en in ieder geval de epigyne Escallonioideae.

De systematische plaats der Francoideae en der hypogyne Escallonioideae, waaronder de Brexieae weer een afzonderlijke groep moeten vormen, is daarbij nog onzeker; wenschelijk is daarom een onderzoek naar den bouw van den zaadknop, die bij *Itea* het zuiver bitegminale, bij *Brexia* en

Ixerba een overgangstype vertoont, maar overigens bij deze groep onbekend is.

4. De zaadknop van *Philadelphus coronarius* bezit een veelcellig archesporium; er ontwikkelt zich één dik integument om een kleinen nucellus, die, op de basis na, door den embryozak verteerd wordt. De apicale cel van het archesporium wordt zonder afsnoering van een wandcel tot megasporenmoeder-cel, deze onmiddellijk tot embryozak. De reductie van het aantal chromosomen heeft plaats gedurende de beide eerste deelingen in den embryozak. Het gereduceerde aantal chromosomen is tien, het niet-gereduceerde aantal vermoedelijk twintig. De binnenste laag van het integument vormt een duidelijk epitheel. Nadat de embryozak normaal gevormd is, dringt het eiapparaat door de zeer lange mikropyle heen en komt eindelijk tusschen zaadknop en placenta te liggen. De secundaire embryozakkern volgt slechts tot het apicale einde van de embryozakholte. De antipoden zijn ephemer. De chalaza is weinig ontwikkeld.
5. Bij *Hydrangea acuminata* vertoont de zaadknop geheel hetzelfde type als bij *Philadelphus coronarius*. Het eiapparaat verlaat er den zaadknop echter niet, maar groeit slechts door de mikropyle heen en blijft aan het uiteinde ervan in een holte liggen; de secundaire embryozakkern ligt hier bijna onmiddellijk achter het eiapparaat.

Literatuur.

- BAILLON. H. Histoire des plantes III, 1872.
BAILLON. H. Histoire des plantes IX, 1888.
CHODAT. R. Principes de Botanique, 1907.
COULTER. J. M. en CHAMBERLAIN. Ch. J. Morphology of Angiosperms II. 1904.
DUCAMP. L. Recherches sur l'Embryogénie des Araliacées. Ann. d. Sc. nat. 8e série Bot. XV, p. 311, 1902.
EICHINGER. A. Vergleichende Entwicklungsgeschichte von Adoxa und Chrysosplenium. Mitth. d. bayr. bot. Ges. II. Bd. p. 83, 1907—'08.
EICHINGER. A. Beitrag z. Kenntniss und systematischen Stellung der Gattung Parnassia. Beih. z. bot. Centr. XXIII, 2 Abth. 3 Heft, 1908.
ENGLER. A. und PRANTL. K. Die natürlichen Pflanzenfamilien III, 2a, p. 41, 1891.
FISCHER. A. Zur Kenntniss der Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. Jen. Zeitsch. f. Naturw. XIV, 1880.
GUIGNARD. M. L. Recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames Angiospermes. Ann. d. Sc. nat. 6e série Bot. VIII, 1882.
HALLIER. H. Ueber Juliania, eine Terebinthaceen-Gattung mit Cupula, und die wahren Stammeltern der Kätchenblütler. Beih. z. bot. Centr. XXIII, p. 81, 1908.
HOFMEISTER. W. Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen, Jahrb. f. Wiss. Bot. I, 1858.
HOLLE. G. Beiträge zur Anatomie der Saxifragaceen und deren systematische Verwerthung. Bot. Centr. LIII p. I 1893.
HOOKER. J. D. Flora of British India, V, p. 62, 1890.
JÖNSSON. B. Om embryosäckens utvecklar hos Angiospermerna. Lunds Univ. Arsskrift 16, 1879—'80.
JUEL. O. Studien über die Entwicklungsgeschichte von Saxifraga granulata. Nova acta reg. soc. scient. upsaliensis, ser. IV, vol. I, N. 9, 1907.

- PAYER. J. B. Organogénie comparée de la Fleur, II, 1857.
- PÉCHOUTRE. F. Contribution à l'étude du développement de l'ovule et de la graine des Rosacées. Ann. d. Sc. nat. 8e série Bot. XVI, p. 1., 1902.
- STEPHENS. E. L. The Embryo-Sac and Embryo of certain Penaeaceae. Ann. of Bot. XXIII., p. 363, 1909.
- STRASBURGER. E. Die Angiospermen und die Gymnospermen, 1879.
- TIEGHEM. PH. v. Structure de quelques ovules et parti qu'on en peut tirer pour améliorer la classification. Journ. de Bot. XII, p. 197, 1898.
- TIEGHEM. PH. v. L'oeuf des plantes considéré comme base de leur classification. Ann. d. Sc. nat. 8e série Bot., XIV, p. 213, 1901.
- TISCHLER. G. Ueber Embryosack-Obliteration bei Bastardpflanzen. Beih. z. bot. Centr. XV, p. 411, 1903.
- TULASNE. L. R. Archif du muséum d'hist. nat., 1852.
- TULASNE. L. R. Flora Brasiliensis, 1852—'63.
- VESQUE. J. Développement du sac embryonnaire des Phanérogame Angiospermes. Ann. d. Sc. nat. 6e série Bot. VI, 1878.
- VESQUE. J. Nouvelles recherches sur le dév. d. sac. embr. d. Phan. Ang. Ann. d. Sc. nat. 6e série Bot. VIII, 1879.
- WARMING. E. De l'ovule. Ann. d. Sc. nat. 6e série Bot. V, p. 177, 1878.
- WARMING. E. Rgl. Danske Vidensk. Selsv. Skrifter 6 R. IV. B., 1888.
- WEBB. J. E. A morphological study of the flower and embryo of Spiraea. Bot. Gaz. XXXIII, p. 451, 1902.
- WENT. F. A. F. C. De ontwikkeling van zaadknop, embryozak en eicel bij de Podostemaceae. Zittingsverslag van de Kon. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam, p. 858, 1908.
- WENT. F. A. F. C. The development of the ovule, embryo-sac and egg in Podostemaceae. Rec. d. Trav. Bot. Neerl., vol. V, livr. 1, 1908.

Verklaring der figuren.

Alle figuren stellen overlansche doorsneden voor van zaadknoppen; figg. 1—7 hebben betrekking op *Philadelphus coronarius*, figg. 8 en 9 op *Hydrangea acuminata*. Ze zijn alle geteekend bij een vergrooting van $\times 200$.

pl. placenta, — fun. funiculus, — a. i. aanleg van het integument, — i. integument, — r. raphe, — epd. epidermis v. h. int., — ep. epidermis v. d. zaadknop, — ept. epitheel, — e.n. epidermis v. d. nucellus, — m. micropyle, — s. w. sporogeen weefsel, — e. m. embryozakmoeder cel, — e. z. embryozak, — e.z.h. embryozakholte, — e.a. eiapparaat, — e. eicel, — syn. synergiden, — s.e.k. secundaire embryozakkern, — a. antipoden.

- Fig. 1. *Philadelphus coronarius*. Zaadknop in begin van ombuiging met sporogene celgroep en aanleg van het integument.
- Fig. 2. *Philadelphus coronarius*. Duidelijke differentiatie in nucellus en integument; de apicale sporogene cel vergroot zich tot embryozakmoeder cel.
- Fig. 3. *Philadelphus coronarius*. Het integument groeit den nucellus over het hoofd; funiculus nog kort.
- Fig. 4. *Philadelphus coronarius*. Mikropyle nagenoeg gesloten; inwendige epidermis van integument en funiculus tot epitheel ontwikkeld. Embryozakmoeder cel in het stadium der synapsis.
- Fig. 5. *Philadelphus coronarius*. Het om de mikropyle gelegen deel van integument en raphe sterk verlengd. Epidermis van den nucellus verdrongen. Embryozak in het vierkernig stadium (een der kernen van het basale einde van den embryozak bevindt zich in een aangrenzende doorsnede).

- Fig. 6. *Philadelphus coronarius*. Volwassen zaadknop met geopende mikropyle. Eiapparaat buiten den zaadknop, secundaire embryozakkern op de grens van mikropyle en embryozakholte.
- Fig. 7. *Philadelphus coronarius*. Onderste deel van den embryozak, met antipoden, van den ongeveer volwassen zaadknop. Epitheel door uitzetting van den embryozak verdrongen.
- Fig. 8. *Hydrangea acuminata*. Bijna volwassen zaadknop met in de mikropyle uitgegroeid eiapparaat en daarachter den secundairen embryozakkern.
- Fig. 9. *Hydrangea acuminata*. Gedeelte van een volwassen zaadknop met epitheel en grootcellige epidermis. De insnoering in het midden geeft de grens van embryozakholte en geopende mikropyle aan.
-

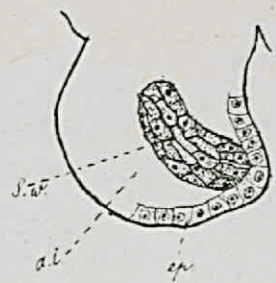


Fig. 1.

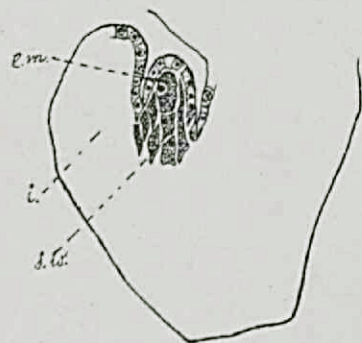


Fig. 3.

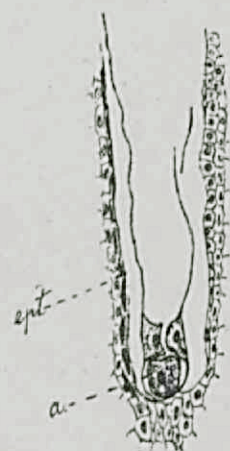


Fig. 7.

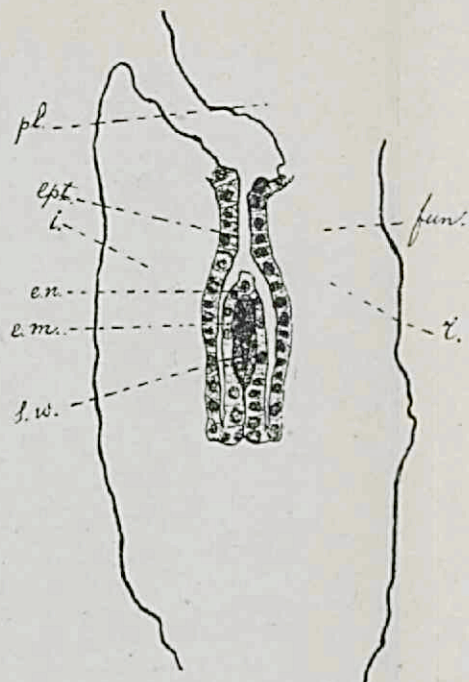


Fig. 4.

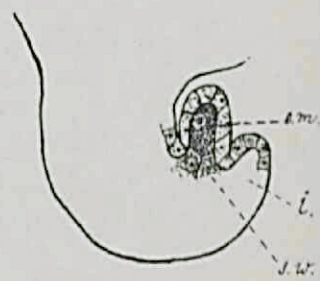


Fig. 2.

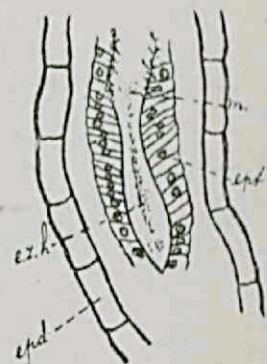


Fig. 9.

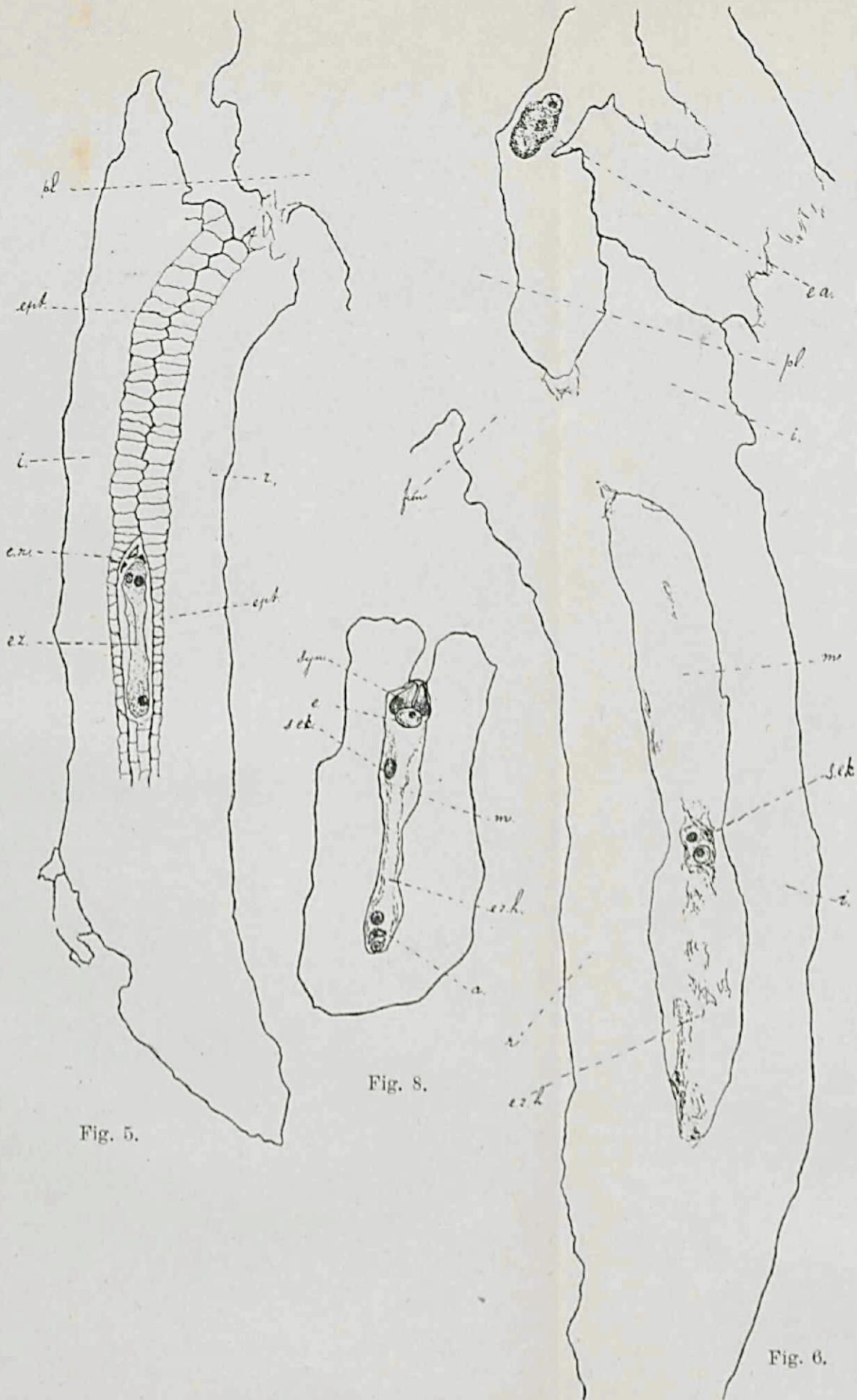


Fig. 5.

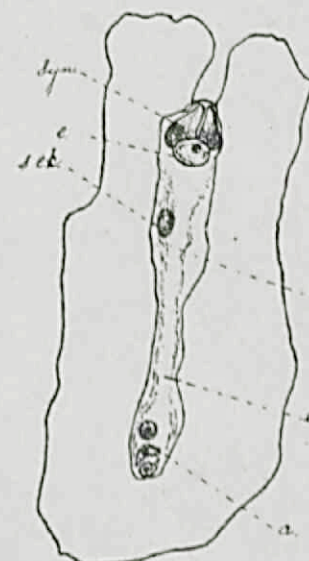


Fig. 8.

Fig. 6.

STELLINGEN.

STELLINGEN.

I.

De bouw van den zaadknop is een belangrijk kenmerk bij de beoordeeling van de systematische plaats van een plant.

II.

De Saxifragaceën, volgens de begrenzing van ENGLER, dienen te worden gesplitst in twee families.

III.

De verschillende bouw van den zaadknop bij de Saxifragaceën en de Podostemaceën maakt verwantschap tusschen beide families uiterst onwaarschijnlijk.

IV.

De „Sprossgliedlehre” van CELAKOVSKY wordt door ontogenetische en teratologische feiten bevestigd.

V.

Behalve bij infectieuze chlorose is nergens invloed van entloot op onderlaag geconstateerd.

VI.

Alkohol is geen tussenproduct bij normale ademhaling.

VII.

Er is geen phylogenetisch verband aan te toonen tusschen Bennettitaceën en Angiospermen.

VIII.

De indeeling van de Nemertinen in Dimyaria en Trimyaria is kunstmatig.

IX.

De Weber'sche beentjes brengen geluidstrillingen van de zwemblaas naar het gehoororgaan over.

X.

De bakermat der Lemuriden is Noord-Amerika.

XI.

Het dilivium tusschen Rijn en Maas benoorden de
lijn Keulen—Luik is van fluviatilen oorsprong.

XII.

Het aannemen van stoffelijke dragers van een bepaalde
eigenschap, zooals de pangenen, is verwerpelijk.

XI

XII



