— N 4° 200

Phys. 6 Febr 1891

a 4° I 7

J. VAN BREDA DE HAAN.

ANATOMIE VAN HET GESLACHT MELOCACTUS.

ACADEMISCH PROEFSCHRIFT.

A. qu.
200

ANATOMIE VAN HET GESLACHT MELOCACTUS.

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN

DOCTOR IN DE PLANT- EN DIERKUNDE

AAN DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE LEIDEN

OP GEZAG VAN DEN RECTOR MAGNIFICUS

Dr. C. K. HOFFMANN,

HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE,

VOOR DE FACULTEIT TE VERDEDIGEN

op **Vrijdag 6 Februari 1891, des namiddags te 3 uren**

DOOR

JACOB VAN BREDA DE HAAN,

GEBOREN TE HAARLEM.



HAARLEM — JOH. ENSCHEDÉ EN ZONEN — 1891.

Aan mijne Ouders.

Aan het einde van mijne akademische loopbaan gekomen, en terugziende op den afgelegden weg, is het mij eene behoefte, mijnen hartelijken dank te brengen aan U allen, die mij liefde tot de wetenschap hebt weten in te prenten en te ontwikkelen.

In de eerste plaats U, Hoogleeraren der Wis- en Natuurkundige faculteit te Leiden, mijn dank voor het onderricht en de welwillendheid, steeds van U genoten.

Meer in het bizonder echter, breng ik U mijnen dank, Hooggeleerde Heeren W. F. R. Suringar en K. Martin.

Nauwelijks had ik mijne studiën aan de Hoogeschool aangevangen, toen Gij mij vergundet, U te vergezellen op de Ned. W. Indische Expeditie, door U ondernomen in 1885. Onder uwe welwillende voorlichting werd mij vergund, kennis te nemen van de schatten, welke de natuur onder de tropen huisvest; uwe leiding en leering waren mij daarbij van onberekenbaar nut.

Uw hooggewaardeerde vriendschappelijke omgang, ook na onze terugkomst in het vaderland, gaf mij nog dikwerf gelegenheid, dien genoeglijken en leerrijken tijd, toen in Uw gezelschap doorgebracht, te bespreken en voor oogen terug te roepen.

Moge deze arbeid U het bewijs leveren, dat West-Indië ook voor mij een vruchtbaar veld van studie heeft opgeleverd.

INHOUD.

	Bldz.
VOORBERICHT	1
LITTERATUUR	3
HISTORISCH OVERZICHT	5
BOUW VAN DEN WORTEL	9
BOUW VAN DEN STAM	17
Epidermis	17
Parenchijm	30
BOUW EN VERLOOP DER VAATBUNDELS	45
BOUW EN INPLANTING DER DORENS	50
AANLEG DER RIBBEN EN DORENS	61
MORPHOLOGISCHE BETEEKENIS DER RIBBEN EN DORENS	68
BOUW VAN HET CEPHALIUM	78
BLOEM	94
VRUCHT EN ZAAD	104
KIEMINGSGESCHIEDENIS	109
SLOTBESCHOUWINGEN	112
VERKLARING DER PLATEN	117

VOORBERICHT.

Door LINNAEUS nog als *Cactus Melocactus* en dus als soort beschouwd, werd door DECANDOLLE het geslacht *Melocactus* in zijn tegenwoordige beteekenis opgesteld. Na hem werden, door nieuw ingevoerde exemplaren, onderscheidene nieuwe soorten bekend en beschreven. MIQUEL vatte de door hem en anderen bekend geworden soorten samen in zijn bekende Monographie. Hierna trad een lange periode van stilstand in, gedurende welke, deels uit gebrek aan voldoend vergelijkingsmateriaal, deels door de groote overeenkomst welke de verschillende vormen op het eerste gezicht vertoonen, zelfs de bepaling der van tijd tot tijd nog ingevoerde voorwerpen te wenschen overliet.

Eerst in den laatsten tijd vond Prof. SURINGAR, door de reis naar de *Nederlandsche West-Indische* eilanden, aanleiding en gelegenheid, dit geslacht op nieuw ter hand te nemen. Een aantal nieuwe soorten werd beschreven, de synonymie van sommige herzien, de morphologie in verband met de betrekkelijke waarde der kenmerken nagegaan, en een natuurlijke groepeering der soorten voorgesteld, waarbij een verband tusschen de verscheidenheid der vormen en de geographische verspreiding aan het licht kwam.

In aansluiting met deze onderzoekingen zullen wij ons bezig houden met den anatomischen bouw en de ontwikkelingsgeschiedenis. Achtereenvolgens zullen wij daartoe den bouw nagaan der verschillende organen in volwassen toestand, benevens hunne ontwikkelingsgeschiedenis en trachten, op deze wijze niet alleen den bouw duidelijk te maken, maar tevens de doelmatige aanpassing aan uitwendige omstandigheden, welke bij dit geslacht tot zulke ingrijpende morphologische modificaties hebben geleid.

LITTERATUUR.

A. P. Decandolle. Revue de la famille des *Cactées*. (Mém. d. Musée d'Hist. Natur. 1828.)

R. Brown. Supplementary Observations, in Verm. Schriften ed. Nees ad Esenbeek Tom V p. 451—452.

Meijen. Ueber die neuesten Fortschritte der Anat. u Phys. der Gewächse. (Harlem 1836 p. 172).

J. G. Zuccarini. Plantarum novarum vel minus cognitarum quae in Horto Botanico Herbarioque regio monacensi servantur. Fasc III *Cacteae*. (Abh. d. Münchener Akadem. math. phys. kl. Bd. II).

L. Pfeiffer. Ueber die Blüten einiger mexikanischen *Echinocacten* nebst Bemerkungen ueber die Keimung mehrer *Cacteen*. (Nova acta Leop. Carol. Vol. XIX 1837.)

A. Brongniart. Observations sur la structure intérieure du *Sigillaria elegans*, comparée à celle des *Lepidodendrons* et des *Stigmaria* et à celle des végétaux vivants. (Archives du Muséum d'Hist. nat 1839. Tôme I p. 405)

Miquel. Monographia *Melocacti* (Acta Acad. Caes. Leop. Carol. nat. Cur. Vol XVIII Suppl.)

Schleiden. Beiträge zur Anatomie der *Cacteen*. (Mémoires des savants étrangers. Tom IV. Mém. d. l. Acad. d. Sc. de St. Pétersbourg Série VI Tom IV).

P. Harting. Bijdrage tot de Anatomie der *Cacteën*. (Tijdschrift voor Natuurlijke Geschiedenis en Physiologie 9e Deel 1842.)

Miquel. Anatomische Bemerkungen ueber den Bau der *Melocacten*. Linnaea 1842.

G. Engelmann. *Cactaceae* of the Boundary. (United States and Mexican Boundary-Survey Washington 1858).

N. Kauffmann. Zur Entwickelungsgeschichte der *Cacteen*-stacheln. (Bulletin de la Société impériale des naturalistes de Moscou 1859).

C. Delbrouck. Die Pflanzen-Stacheln. (Haustein's Botanische Abhandlungen Bd. II 1875).

H. Caspari. Beiträge zur Kenntniss des Hautgewebes der *Cacteen*. (Inaug.-dissertation 1883).

Guignard. Observations sur les Ovules et la fécondation des *Cactées*. (Bulletin de la Soc. Botan. de France Tôme VIII).

M. Moebius. Sphaerokrystallen von Kalkoxalat bei *Cacteen*. (Berichte d. Deutschen Bot. Ges. Bd. III 1885).

W. F. R. Suringar. *Melocacti* novi ex insulis Archip. Ind. occid. Neerl. *Curaçao*, *Aruba*, *Bonaire*. (Verslagen en Meded. d. Kon. Akad. v. Wetenschappen, Afd. Nat. 3de reeks Deel II, 1885).

W. F. R. Suringar. Nederlandsche West-Indische Expeditie. Verslag en reisverhaal. V. Het geslacht Melocactus. (Tijdschrift v. h. Nederlandsch Aardrijkskundig genootschap. Serie II, dl. 3. Afd. Verslagen, Aardrijksk. mededeelingen, pag. 364 e. v. 1886).

R. Mittmann. Beiträge zur Kenntniss der Anatomie der Pflanzenstacheln. Inaug-dissert. 1888.

C. Lauterbach. Untersuchungen ueber Bau und Entwickelung der Secretbehälter bei den *Cacteen*. Inaug-dissert. 1889.

X. Wetterwald. Blatt u Sprossbildung bei *Euphorbien* u. *Cacteen*. (Nova acta d. Ksl. Leop.-Carol. Akad. d. Naturf. Bd. LIII 1889).

W. F. R. Suringar. Nieuwe Bijdragen tot de kennis der *Melocacti* van West-Indië. (Versl. en Meded. d. Kon. Ak. v. Wetensch. Afd. Nat. 3de Reeks, Deel VI. 1889).

K. Goebel. Pflanzenbiologische Schilderungen (I Teil 1889).

HISTORISCH OVERZICHT.

A. P. Decandolle (Revue de la famille des *Cactées*) is de eerste geweest, die, ofschoon zeer oppervlakkig, zich, behalve met de uitwendige gedaante, ook met den inwendigen bouw der *Melocacti* heeft beziggehouden. Hij bepaalt zich echter tot de mededeeling, dat een cellenmassa met enkele verspreide houtbundels het kegelvormige lichaam opbouwen. Verder beschrijft hij de kiemingsgeschiedenis, waarop wij later zullen terug komen.

R. Brown (Suppl. Observ.) onderzocht de structuur der wolharen van het cephalium en kwam tot het resultaat, dat deze spiraalwijze opgerolde draden zijn, waarvan de windingen nauw aaneén sluiten.

Meijen (Ueber d. neuest. Fortschr. d. Anat. u. Phys.) onderzocht deze haren nogmaals, kwam eerst tot het besluit, dat wat Brown meende gezien te hebben, een reeks platgedrukte cellen was, waaruit het haar oorspronkelijk was opgebouwd. Na afsterving van den inhoud zouden zij zijn samengevallen en spiralig opgekruld. In een latere noot herroept hij echter deze meening en zegt, dat de haren bij alle *Cacteae* in een spiraalvormigen band uiteen kunnen getrokken worden.

Waren tot nu toe, waarschijnlijk uithoofde der kostbaarheid, geene exemplaren opgeofferd aan het mes van den onderzoeker, en had zich het onderzoek slechts uitgestrekt tot die deelen (b. v. haren v. h. cephalium) welke men zonder schade kon verwijderen, weldra zoude een betere periode aanbreken en de *Cacteën* in het algemeen de aandacht tot zich trekken.

Miquel (Monographie 1838) spreekt nog over de anatomie der

Melocacti als een *campus sterilis*, en met bescheidenheid merkt hij daarbij op, dat een *ager fertilis* te maken van dit onontgonnen gebied niet in één oogwenk gelukt. Vóór hem had Zuccarini (Plant. nov. *Cacteae*) terloops eenige bizonderheden medegedeeld over de structuur der *Cacteae*; zijn werk was echter meer morphologisch en systematisch dan wel anatomisch, zoodat verscheidene zaken, die hem bij een nauwkeuriger onderzoek zekerlijk zouden zijn opgevallen, nu tot later moesten wachten om een beschrijving te vinden.

In 1839 verschenen twee verhandelingen, welke meer van nabij op ons onderwerp betrekking hebben. In het voorjaar van 1839 doet Schleiden aan de Akademie te St. Pétersburg eenige mededeelingen over de anatomie der *Cacteën* (Beiträge z. Anat. d. *Cacteen*). Ook hij werd nog door de zeldzaamheid en kostbaarheid weerhouden om zijn onderzoek tot alle geslachten uit te breiden en bepaalde zich dus hoofdzakelijk tot *Opuntia*.

De bouw van de epidermis werd echter nagegaan voor *Melocactus macroacanthus*, evenzoo de verdeeling der elementen in het inwendige van den stam; verder nog trokken de ringcellen zijn aandacht. In den winter van hetzelfde jaar vinden wij, dat Brongniart (Observ. s. l. struct. etc. Archives du Muséum) eenige opmerkingen mededeelt over den bouw van een *Melocactus*, waarvan de inwendige structuur zoo geheel afwijkend van wat men tot dusverre kende, hem bracht tot een vergelijking met den bouw van *Sigillaria*. Voornamelijk vestigt hij de aandacht op spiraal-vaten en -cellen, waar hij een onderscheid maakt tusschen de ringcellen en de ware vaten met spiraalband. Verder beschrijft hij nog den algemeenen bouw van het houtgedeelte en het uittreden van vaatbundels naar de dorengroepen.

Harting, (Bijdrage tot de Anat. d. Cact.) die omstreeks denzelfden tijd als Schleiden zich onledig had gehouden met de anatomie van *Cacteën*, publiceert in 1842 zijn onderzoekingen, hoofdzakelijk als aanvulling op hetgeen Schleiden reeds mededeelde. *Melocacti* onderzocht hij niet; zijn resultaten wijken in sommige ondergeschikte punten af van die door Schleiden verkregen, zonder evenwel veel nieuws te bevatten.

Miquel (Anat. Bemerk. ü. d. Bau d. *Mel.*) vulde daarna datgene, wat hij in zijne Monographie aangaande de anatomie der *Melocacti* had medegedeeld, nog aan door een afzonderlijk onderzoek, waartoe

exemplaren van *M. microcephalus* hem het materiaal leverden. Gelijk voor de systematiek, legde hij de grondslagen voor eene algemeene anatomie van dit geslacht.

Van nu af aan gaat tenminste de anatomie van den stam der *Melocacti* een rustperiode in van langen duur; af en toe werd nog wel het een of ander orgaan onderzocht, maar veel van belang kon in de oudere handboeken nog niet worden opgenomen.

In 1859 begint met KAUFFMANN (Zur Ent. d. Cact. Stach.) als voorlooper een nieuwe phase van onderzoek, waarin men zich langs anatomischen weg de morphologische beteekenis der dorens en ribben bij de *Cacteën* tracht duidelijk te maken.

Tot nu toe waren ZUCCARINI's verklaringen op grond van de plaats en rangschikking der deelen, in 't algemeen door uitwendig morphologische vergelijking, als waar erkend.

KAUFFMANN's arbeid bleef echter weinig bekend. DELBROUCK (Pflanzen Stach. Inaug.-diss. 1873), eveneens door hetzelfde vraagstuk aangetrokken, komt, onbewust van KAUFFMANN's arbeid, tot éénzelfde resultaat, zooals hij later (Hanst. Bot. Abh. 1875) in een uitvoeriger bewerking van zijn onderwerp mededeelt. Verleden jaar eindelijk werd door X. WETTERWALD (Blatt. u. Sprossbld. b. Euph. u. Cact.) nogmaals dit vraagstuk ter hand genomen, waardoor hij de onderzoekingen van DELBROUCK en KAUFFMANN uitbreidde tot eenige meerdere geslachten. Voor de *Melocacti* deed dit K. GOEBEL in zijne Pflanzenbiologische Schilderungen. Onder de *Succulenten* vinden hier de *Cacteën* eene uitgebreide behandeling, ook met het oog op hun onderlinge „verwandschaftliche-Beziehungen". Schrijver zet uiteen, hoe men de dikwerf zoozeer van elkander afwijkende *Cacteën*-vormen, langs phyllogenetischen weg, wellicht tot één grondvorm kan terug brengen. Evenals het betoog van WETTERWALD zullen wij het zijne later uitvoeriger moeten bespreken.

Ten slotte moeten wij nog melding maken van eenige kleinere werken op meer zuiver anatomisch gebied, allen van den jongsten tijd.

In 1883 verscheen er van H. CASPARI eene dissertatie, (Beitr. z. Kennt. d. Hautgew. d. Cact.) waarin hij slechts de anatomie der dorens nauwkeurig nagaat. Zeer terloops behandelt hij den bouw der stomata, maar geeft berekeningen over de grootte der stomata en de verhouding tusschen het aantal en de verdampingsoppervlakte. MITT-

MANN (Beitr. z. Kennt. d. Anat. d. Pflz. Stach.) behandelt o. m. ook de dorens der *Cacteen*, doch bevestigt slechts vroegere onderzoekingen.

Belangrijker dan de beide vorigen is een derde dissertatie, van LAUTERBACH. (Unt. u. Bau u. Entw. d. Secretbeh. u. s. w. 1889). Hij behandelt vrij uitvoerig de secretieorganen en verspreidt over menig duister punt eenig zeer gewenscht licht.

BOUW VAN DEN WORTEL.

Behalve eenige kiemplanten, welke hoogstens een paar maanden oud waren, leverde een zesjarig exemplaar van een *Melocactus*-soort het noodige materiaal voor dit onderzoek. De hoofdwortel had hier reeds talrijke zijwortels gevormd, welke, zich vertakkend, een uitgebreid wortelnet vormden; waar hij uit het stamgedeelte te voorschijn kwam, was de middellijn ongeveer 5 mM., terwijl de lengte nagenoeg 90 mM. bedroeg.

In het wortelvegetatiepunt waren drie histiogenen duidelijk te herkennen, het centrum werd ingenomen door pleroom, in de langgerekte cellen vertoonde zich reeds op korten afstand van het vegetatiepunt een fijne spiraalwijze verdikking, de aanleg der spiraal-cellen en -vaten. Dit pleroom werd omgeven door een weefsel bestaande uit vrij groote cellen, welke het peribleem vormden; afzonderlijk calyptrogeen en dermatogeen waren niet te onderkennen, zoodat wij dus de buitenste laag van cylindrische cellen als een gemeenschappelijk histiogeen moeten beschouwen voor wortelmutsje en opperhuid. Het wortelmutsje zelf is slechts weinig ontwikkeld, aan den top uit slechts eenige weinige cellen bestaande, welke spoedig aan den omtrek afsterven.

Even boven den worteltop vertoont een dwars-doorsnede in het midden een kleincellig, dunwandig weefsel, waarvan de cellen rijk aan inhoud zijn; in het centrum zijn enkele spiraalvaten gelegen. Om dit weefsel

heen breidt zich een laag van groote cellen uit, de kernscheede vormend.

De radiale wanden, evenals de naar het centrum toegekeerde tangentieele wand, der kernscheede, zijn onverdikt; (Vergel. Pl. I. fig. 1) de tangentieele wand die naar de peripherie toegekeerd is, vertoont een geringe verdikking en heeft een geelachtigen tint, die bij nader onderzoek het gevolg bleek te zijn van een ingetreden verkurking. Van de Caspary'sche vlek of de gegolfde kurkbanden op de radiale wanden, was bij geen der preparaten, op verschillende hoogte gemaakt, iets waar te nemen. Reeds spoedig worden deze wanden, evenals de tangentieele, verkurkt en kleurt zich de geheele kernscheede bij inwerking van Schulze's reagens hoog geel.

Onmiddellijk op de kernscheede volgen de epidermiscellen, welke zeer dunwandig zijn en talrijke wortelharen afgeven; cuticula noch cuticulaire lagen waren goed ontwikkeld. Bij den diktegroei van den wortel wordt, door de nieuw toegevoegde elementen, de kernscheede meer en meer uitgerekt, hetgeen in den beginne nog zonder verscheuring kan geschieden. De cellen verliezen hierbij haar vierkanten vorm en worden voortdurend meer afgeplat, de epidermis, waarvan de cellen meer tafelvormig zijn, wordt daardoor steeds meer en meer tegen de kernscheede aangedrukt, en komt ten slotte met zijn buitenwand vlak tegen deze aan te liggen. Wanneer men een doorsnede op eenigen afstand van den worteltop maakt, zoude men op het eerste gezicht de kernscheede voor de epidermis kunnen houden, en tot deze verwarring zouden de wortelharen mede bijdragen, daar zij met hun basis vlak tegen de kernscheede aan zijn gedrongen.

Maken wij nu een overlangsche doorsnede nabij den worteltop vóórdat nog secundaire weefsels zijn opgetreden, dan vinden wij het midden ingenomen door langgerekte cellen met een inhoud, waarvan de wand spiraalwijs verdikt is. In de jongste cellen zijn de windingen van den spiraaldraad nog dicht opééngedrongen. Bij oudere worden zij steiler, terwijl tevens de cellen overgaan in vaten; somtijds vindt men, dat de windingen van elkander zijn losgeraakt en afzonderlijke ringen vormen. Naast deze spiraal-vaten en cellen vindt men eveneens langgerekte elementen met duidelijken protoplasmatischen inhoud en een spoelvormige kern. Deze vormen de elementen, welke later het phloëmgedeelte zullen vormen, en dus, met den aanleg der spiraalvaten, als het procambium zijn te beschouwen.

Bijna onmiddellijk op het procambium, slechts door weinige parenchymcellen gescheiden, volgt dan de kernscheede, die, op overlangsche doorsnede, groote rechthoekige cellen vertoont. De epidermiscellen, zagen wij reeds vroeger, zijn tafelvormig, met flauw uitgebogen buitenwand, of uitgegroeid tot een wortelhaar.

Nu wij den bouw van den primairen wortel hebben nagegaan, kunnen wij de secundaire veranderingen nader beschouwen, te beginnen met het houtlichaam.

Reeds zagen wij, dat het centrum van den jongen wortel wordt ingenomen door een procambiale streng. Spoedig differentieert zich deze in houtelementen en een zeefgedeelte, terwijl het parenchym tegelijkertijd zeer in uitbreiding toeneemt. Op een Dwrsdrsn. zien wij, dat de phloëmelementen slechts tot drie plaatsen beperkt zijn, waar zij zich onmiddelijk aan de houtelementen aansluiten. (Vergel. Pl. I fig. 2). Zij worden gevonden aan het uiteinde der drie armen, waarin zich het houtgedeelte vertakt. Zij wisselen dus niet af met de stralen van het houtgedeelte, en wij vinden in deze rangschikking der vaatbundelelementen dus een afwijking van het zuiver radiale type, dat men gewoonlijk bij de wortels aantreft, en dat o. a. zeer zuiver wordt aangetroffen bij het naverwante geslacht *Cereus*. (Verg. v. Tieghem. Symétrie d. Struct. d. Plantes. Ann. d. Sc. Nat. Série 5, T. 13 pag. 252, Pl. 8 fig. 61, 62.)

Het cambium ontstaat nu oorspronkelijk aan de uiteinden der drie stralen van het primaire houtgedeelte, wáár dit in het phloeëm overgaat; langzamerhand echter breidt zich het cambium uit, maar vormt toch nooit een gesloten ring, waarbinnen het secundaire hout wordt afgezet. Het centrum van het secundaire houtlichaam wordt alzoo ingenomen door de primaire spiraal-vaten en -cellen, welke nu geheel verhout zijn, onmiddellijk hieromheen vinden wij eenig parenchym, hier en daar nog voorzien van een houtvezel. Dit parenchym vormt dus als 't ware het verband tusschen het primaire wortelgedeelte en het houtgedeelte dat bij den navolgenden diktegroei ontstaan is. Een parenchym-cylinder, zooals men gewoonlijk aantreft in het wortelhout, is hier dus niet aanwezig.

Miquel wijst ook reeds op deze afwijking (Linnaea 1842 p. 467) waar hij zegt: „Ein eigentliches Mark ist durchaus nicht vorhanden". Eigenaardig is het, dat van Tieghem de parenchym-cylinder in de wortels van *Opuntia* en *Cereus* beschrijft als zeer duidelijk en typisch (Ann.

d. Sc. Nat. Sér. 5, T. 13, pl. 62). Bij het exemplaar van *Melocactus*, dat ons tot hier toe tot beschrijving diende, evenals bij den wortel van *Melocactus flexilis*, vonden wij, dat ook het secundaire hout afweek van het gewone type en zich vooral kenmerkte door den lossen bouw, het gevolg van de groote hoeveelheid tusschen de houtelementen verspreid parenchym. Miquel beschreef echter (l. c.) den opbouw als uiterst regelmatig en vond de houtvaten en vezels tot bundels vereenigd, zeer regelmatig gescheiden „durch grössere, breite, bis ins Centrum durchdringende, und kleinere schmale das Centrum nicht erreichende Markstrahlen." Juist deze mergstralen, welke het wortelhout het regelmatig aanzien verleenen, konden niet worden gevonden bij onze exemplaren. De houtbundels, welke wigvormig naar binnen toe in breedte afnemen, zijn zeer ongelijk van grootte, door 4 à 5 mergstralen gescheiden, welke op verschillende afstanden van elkander geplaatst, naar het centrum doordringen. (Vergel. Pl. I. fig. 4.) De grootere houtbundels worden zelve weder door kleinere mergstralen doorloopen, nu eens van het parenchym, dat het centrale gedeelte omgeeft, uitstralende, dan weder van de peripherie naar het centrum gericht. Deze mergstralen zijn opgebouwd uit dunwandige cellen van onregelmatige gedaante, welke zonder tusschenruimten aanéénsluiten. Zetmeel was niet in deze cellen te vinden (in Juni werd de wortel afgesneden); evenzoo deden de onderzochte exemplaren twijfelen aan de juistheid van het beweeren van Miquel, dat in de kleine mergstralen, t. w. d. welke niet geheel doorloopen, voornamelijk „die grösseren kugeligen Krystallzellen" zouden aangetroffen worden. Wel werden er hier en daar kristalsterren in gevonden, evenals in het overige parenchym, maar zonder dat zij eenigszins een regelmatige verspreiding vertoonden. De elementen welke de houtbundels opbouwen zijn, behalve de verspreide parenchymcellen, voornamelijk ladd ervormig gestippelde vaten en langgerekte spoelvormige vezels met gekruiste spleetstippels. De vaten en vezels zijn in vrij regelmatige, radiale reeksen gerangschikt; op Dwrsdrsn. valt niets in het oog van eenige regelmatige af- of toe-name in doorsnede van het lumen, welke zoude kunnen wijzen op een periodiciteit in de vorming van de houtelementen. Traden er in het primaire hout spiraalwijze verdikkingen op, hier zijn zij geheel en al verdwenen en zijn de spiraaldoor ladder-vaten vervangen. De horizontale tusschenschotten blijven steeds gedeeltelijk bestaan; het zijn dus onvolkomen vaten, terwijl ook hun lengte gering is, vergeleken met de aangrenzende parenchymcellen,

welke zij hoogstens een paar maal overtreffen. Tusschen deze vaten vindt men, onregelmatig verspreid, de reeds bovengenoemde houtvezels. (Vergel. Brongniart Archives du Musée 1839 pag. 444, die een zeer goede afbeelding geeft.) Juist omdat bij deze laddervaten de tusschenschotten meestal uitstekend bewaard zijn gebleven, is het mij niet duidelijk, hoe Miquel (l. c. pag. 469) kan zeggen „Es ist nicht einmal möglich, an der Bildung der Gefässe ihren Ursprung aus Zellenreihen zu erkennen."

Wij kunnen nu overgaan tot de beschouwing der elementen van den secundairen bast. De mergstralen gaan ongemerkt over in het bastparenchym. Zij worden niet door het cambium gevormd maar ontstaan door deeling der parenchymcellen, of wel het zijn bastparenchymcellen, die, bij de uitbreiding van de houtbundels, binnen het houtlichaam worden opgenomen.

Hierin dus ook, dat zij niet uit het cambium zijn ontstaan, wijken deze mergstralen af van de ware mergstralen in het secundaire dicotylenhout. Het cambium, zagen wij reeds, is gelegen aan de buitenzijde der houtbundels, waar het voortdurend de houtbundels vergroot. In den bast vinden wij tegen dit cambium aan, de ploëmelementen gelegen, benevens de cambiformcellen, beide slechts in lengte verschillend met een klein lumen en veel inhoud. Meer naar de peripherie toe volgt een aaneéngesloten laag van parenchymcellen, met groot lumen en duidelijken inhoud, gescheiden door vrij aanzienlijke intercellulaire ruimten; af en toe vindt men groote kristalsterren van oxaalzuren kalk. In de jonge wortels bezitten deze parenchymcellen nog een cylindervormige gedaante, die later in een meer isodiametrischen vorm overgaat, tevens worden de intercellulaire ruimten dan grooter. (Vergel. Schleiden, Beiträge zur Anat. d. *Cacteen*. Mémoires d. l'Acad. Imp. d. St. Pétersbourg VI Sér. Tome. IV, pl. I fig. 7 et 9). Waar deze cellen aan elkander grenzen, vindt men af en toe zeer duidelijke stippels; Schleiden's afbeelding is op dit punt echter zeer optimistisch.

Tengevolge van de werkzaamheid van het phellogeen, ontstaan secundaire veranderingen van meer samengestelde natuur. In den primairen wortel ontstaat het phellogeen, vlak tegen de kernscheede aan; de initiaallaag is de cellenlaag, onmiddellijk binnen de kernscheede gelegen. (Vergel. de Bary. Vergl. Anat. etc. pag. 569). Deze initiaallaag, door sterken inhoud gekenmerkt, gaat zich in tangentieele richting dee-

len en doet aldus langgerekte cellen ontstaan, welke zich eveneens tangentieel blijven deelen, en zoodoende aan radiale reeksen van tafelvormige cellen het aanzijn geven. Reeds zeer spoedig, d. w. z. onmiddellijk in de nabijheid van het phellogeen, verkurken deze cellen en vormen op deze wijze een dunwandige kurkhuid.

Bepaalt zich dus in de jongste wortels de werkzaamheid van het phellogeen nog alleen tot het vormen van een laag dunwandige kurkcellen, die bij toevoeging van Schulze's reagens zich geel kleuren, in oudere wortels vinden wij onder deze (primaire) kurkhuid een laag eigenaardige cellen afgezet. Deze zijn in hun voorkomen niet beperkt tot het geslacht *Melocactus*, maar worden eveneens aangetroffen bij de geslachten *Cereus* en *Opuntia*. Wanneer de wortel dit stadium heeft bereikt, vinden wij de kernscheede geheel teruggedrongen naar de periphérie; de oorspronkelijke epidermis is dan bijna geheel verdwenen, en de cellen der kernscheede zelve, zijn over hun geheelen omtrek met kurkstof doortrokken. Men zoude dan ook hier, zeer licht de kernscheede voor de oorspronkelijke epidermis kunnen houden. (Vergel. Pl. I, fig. 3.)

Komen wij echter terug op de cellen, welke wij daareven noemden; op dwars-doorsnede vertoonen zij een eigenaardig blauwachtigen glans op hare wanden, welke uiterst dun zijn en streping noch stippels vertoonen. Zij zijn tafelvormig, en sluiten zonder intercellulaire ruimten aaneén; terwijl de tangentieele, verticale wanden naar buiten zijn uitgebogen, zijn de horizontale wanden sterk gegolfd. (Vergel. Pl. I, fig. 3*c*.) Zij staan in radiale reeksen gerangschikt en vertoonen op Dwrsdrsn. ongeveer allen dezelfde grootte. Bij inwerking van Schulze's reagens kleuren zij zich geel, en zijn scherp afgescheiden van het meer naar het centrum toe gelegene parenchym, dat bij aanwending van bovengemeld reagens zeer duidelijk de cellulose-reactie vertoont.

Schleiden (Anat. d. Cact. l. c. pag. 16, Taf. I, fig. 7) spreekt over eigenaardige cellen in de epidermis van den wortel van *Opuntia*; of hij daarmede dezelfde cellen bedoelt, als boven beschreven, is onzeker, vooral omdat zij nimmer werden aangetroffen tegelijk met verdikte kurkcellen, zooals hij afbeeldt; evenmin werden er intercellulaire ruimten aangetroffen, of zulke duidelijke poriën, als uit de figuur zoude blijken. De cellen die onmiddellijk aan de kurkhuid grenzen, gelijken volgens zijne afbeelding op de hier bedoelde cel-

len, terwijl de andere parenchymcellen zijn; mikrochemisch ziet men onmiddellijk het onderscheid, maar dit middel werd door hem niet toegepast.

Meer overeenkomst met de boven beschreven cellen hebben die, welke VAN TIEGHEM beschrijft in het periderm van *Cereus grandiflora* (Symétrie d. Plantes Ann. d. Sc. Nat. 1871 pag. 253), hij spreekt daar van „une dizaine d'assises de cellules tabulaires superposées en séries radiales, alternes avec les cellules protectrices, pourvues d'une paroi mince et incolore, bombée en dehors, ondulée et flasque et douée de reflets irisés"; de iriseerende weerschijn vooral valt onmiddellijk in het oog. Deze eigenaardige cellen, welke dus reeds tot het periderm behooren, vindt men slechts duidelijk in betrekkelijk jonge wortels, waar het houtlichaam zich nog weinig heeft ontwikkeld. Weldra gaat het phellogeen dikwandige kurkcellen afzetten, welke, bij den tegelijkertijd plaats grijpenden diktegroei, de eerst gevormde cellen meer en meer opééndringen en hen ten slotte, met de vroeger beschreven primaire bast-elementen, doet afsplijten. (Vergel. Pl. I, fig. 5.) Bij de dikwandige kurkcellen is het lumen bijna geheel verdwenen; zij zijn in regelmatige radiale reeksen geplaatst van 5 of meer cellen dik en vormen op deze wijze lagen, welke afwisselen met dunwandige kurkcellen, wier wanden door de navolgende lagen opééngestuwd worden. Op deze wijze vormen dus de afwisselende lagen van dun- en dikwandig kurkweefsel een stevig, ondoordringbaar omhulsel. Eenige regelmaat in de afwisseling van dun- en dikwandige cellen viel niet waar te nemen; meestal werd de overgang tusschen deze kurkhuid en het parenchym gevormd door eenige dunwandige tafelvormige cellen, die eveneens verkurkt waren; een phelloderm was niet te vinden. Bij verwonding of afsterving van een zijwortel wordt de wondvlakte of het doode weefsel onmiddellijk door een buitengemeen sterke kurkvorming van het onderliggend weefsel afgescheiden, en dat niet alleen door gewone dunwandige kurkcellen; ook dan weder wisselen deze af met sterk verdikte kurkcellen. Deze hebben daar hun ontstaan te danken aan het parenchym dat de wondvlakte omgeeft.

SCHLEIDEN vond in de wortels van *Opuntia* slijmcellen; in het wortelparenchym van *Melocactus* konden zij niet gevonden worden.

De zijwortels, welke op de gewone wijze uit een rhizogene laag, binnen de kernscheede gelegen, ontstaan, vertoonen geheel denzelfden bouw als de hoofdwortel. In hunne plaatsing kon geen regelmaat ont-

dekt worden; wel bestond er steeds een samenhang met een houtbundel van den hoofdwortel en begaven zich de houtelementen van hier naar den zijwortel; maar wij zagen reeds, dat deze houtbundels zelf niet regelmatig in den hoofdwortel verspreid waren.

Adventiefwortels, welke bij de naverwante geslachten zoo veelvuldig aangetroffen worden, vindt men waarschijnlijk niet bij de *Melocacti*.

BOUW VAN DEN STAM.

Onder stam of stengel hebben wij bij *Melocactus* het kegelvormige, meer of min bolvormige, lichaam te verstaan, met verticale ribben voorzien, waar de dorengroepen op zijn ingeplant en dat ten slotte op zijn top het cephalium voortbrengt. Later zullen wij bij de ontwikkelingsgeschiedenis zien hoe zich de volwassen stam heeft gevormd uit het bolvormige kiemplantje, wáár op afzonderlijke tuberkels de dorengroepen stonden ingeplant, voorloopig verwijzen wij voor meerdere morphologische bizonderheden naar Suringar Reisverhaal, en: Verslagen en Mededeelingen der Kon. Ak. van Wetensch. te Amsterd. 3de Reeks. Deel VI pag. 408 e. v.

Wij zullen ons hier bepalen tot het nagaan van den bouw der verschillende deelen, die den stam helpen opbouwen en daartoe aanvangen met de

EPIDERMIS.

Bij de ontwikkeling van de volkomen plant uit het kiemplantje worden de dorengroepen, welke zich eerst bevonden op het bolvormig stengelgedeelte, achtereenvolgens door de navolgende groepen naar het grondvlak gedrongen, totdat dit zijn definitieve grootte heeft bereikt. (Vergelijk Suringar l. c. pag. 413, 414).

De dorengroepen zelve vallen meesten tijds af en laten slechts lidteekens achter, terwijl het geheele grondvlak een rimpelig aanzien verkrijgt en zich bruingeel kleurt. Bij het exemplaar, dat werd onderzocht, was het grondvlak nog niet tot de definitieve grootte gekomen en ging het rimpelige, van dorens ontdane, grondvlak nog ongemerkt over in het groengekleurde stamdeel.

Voor wij den bouw nagaan der epidermis bij de volwassen plant,

zullen wij in het kort een overzicht geven hoe deze bij de kiemplant is opgebouwd.

Het grootste deel van de jeugdige kiemplant wordt ingenomen door het hypocotyle lid, en de epidermis hiervan wordt samengesteld door vlakke tafelvormige cellen, met sterk gegolfde zijwanden, terwijl de buitenwand somtijds eenigzins is uitgestulpt. De huidmondjes zijn op dezelfde wijze gebouwd als die welke wij bij den volwassen stam aantreffen en daar uitvoeriger zullen beschrijven.

Bij pas ontkiemde planten vindt men den buitenwand der epidermiscellen nog onverdikt; wel kleurt deze zich geel bij toevoeging van Schulze's reagens, zoodat er reeds eene vercutiniseering is opgetreden. In een ouder stadium, wanneer, na ongeveer 14 dagen, reeds dorengroepen voor den dag zijn gekomen, vindt men bij de kiemplanten den buitenwand iets sterker verdikt; de cellen bevatten dan echter nog steeds een levenden inhoud, en de zijwanden zijn ook minder gegolfd dan vroeger. (Vergel. Pl. I, fig. 7 en fig. 8.)

Gaan wij nu over tot de epidermis van een ouder voorwerp, van ongeveer 5-jarigen ouderdom, beschouwen wij daar eerst het grondvlak (Vergel. Pl. I, fig. 6). Wij vinden daar dat de plaats van de primaire epidermis is ingenomen door een secundair kurkweefsel; onder deze kurkhuid bevindt zich een laag collenchymatisch verdikte cellen, die geleidelijk in het parenchym overgaan, dat hier verstoken is van chlorophyl.

Van de primaire epidermis is slechts een fijn vliesje overgebleven, dat de buitenste laag der secundaire kurkhuid overtrekt. Het lumen der oorspronkelijke epidermiscellen is nagenoeg geheel verdwenen, doordien zij zijn platgedrukt; de buitenwand, weinig meer verdikt dan vroeger, is geel gekleurd en verkurkt. Wanneer wij een stuk van deze buitenste laag onderzoeken, vinden wij dezelfde gegolfde wanden, welke wij ook bij de primaire epidermis aantroffen. Tusschen deze cellen treft men hier en daar huidmondjes aan, waarvan de oorspronkelijke bouw nog is na te gaan, doch wier wanden nu geheel verkurkt zijn. Ook bevatten de sluitcellen geen chlorophyl meer. Het blijkt dus, dat zij niet meer functioneeren. Onder deze overblijfsels nu van de oorspronkelijke epidermis zagen wij boven, dat zich een secundaire kurkhuid heeft gevormd. Vlak tegen de verkurkte epidermis aan, vinden wij eerst een laag dunwandige cellen, wier wanden op één gedrukt zijn, dan een laag zeer dikwandige kurk-

cellen, wier buitenwand voornamelijk sterk verdikt is en, evenals de zijwanden, geheel is voorzien van fijne stippels, welke zich als een fijn adernet in de wanden vertakken. Op tangentieele doorsnede vertoonen deze dikwandige kurkcellen een polygonalen omtrek. Bij goed gelukte doorsneden en na behandeling met kaliloog valt de laagwijze bouw dezer kurkcellen zeer duidelijk waar te nemen. Meestal is deze laag twee cellen dik, zij kan echter ook tot één cel beperkt zijn en, zooals wij later zullen zien, ten slotte geheel verdwijnen.

Op deze verdikte laag volgt wederom een laag van dunwandige kurkcellen, gelijk aan de eerste: deze wordt dan gevolgd door de collenchymatische cellen, of wel er bevindt zich nog, afwisselend met deze, een laag verdikte cellen, volkomen gelijkend op de boven beschrevene. Behandelen wij een Dwrsdrsn met Schulze's reagens, dan zien wij, dat, terwijl alle lagen, tot dusverre beschreven, zich geel kleuren, één of twee dunwandige cellen, onmiddellijk tegen het collenchymatisch parenchym aangelegen, een cellulose-reactie blijven vertoonen; deze cellen zijn tevens nog van inhoud voorzien. Wij hebben dus hier het phellogeen, dat het aanzijn gaf aan de boven beschreven samengestelde kurkhuid. Vergelijken wij dit secundaire periderm met wat wij bij den ouderen wortel aantroffen, dan vinden wij een volmaakte overeenstemming; hier, evenals dáár, het ontbreken van een phelloderm, onder het phellogeen gelegen, ook dáár afwisselende lagen van dun- en dikwandige kurkcellen. Gaan wij de verspreiding der afwisselende lagen na, dan vinden wij, dat het dichtst in de nabijheid van den hoofdwortel de secundaire kurkhuid het sterkst is ontwikkeld; wij vinden daar o. a. twee lagen der verdikte kurkcellen. Naar den omtrek van het grondvlak toe, dus in het jongere gedeelte, vinden wij, dat de binnenste laag van verdikte cellen langzamerhand wordt teruggebracht tot één cel dikte en ten slotte verdwijnt. Onderzoeken wij een nog jonger gedeelte, dan vinden wij, dat op dezelfde wijze de overgebleven laag van dikwandige cellen verdwijnt. Naarmate wij nu meer en meer het groen gekleurde stengelgedeelte naderen, nemen ten slotte de dunwandige peridermcellen in uitgebreidheid af en verdwijnen evenzoo ten slotte geheel.

Bij den groei wordt het grondvlak steeds meer uitgebreid tot het een bepaalde grootte heeft bereikt; hierdoor worden de dorengroepen, die oorspronkelijk waren gezeten op het groene stamgedeelte, tegen den meestentijds rotsachtigen bodem aangedrukt. Op deze wijze zoo-

wel als door de vorming van het secundaire periderm, dat de primaire weefsels doet afsterven, worden de eerste dorengroepen van het grondvlak afgestooten en blijft bij hen slechts de plaats van inplanting als een verhevenheid zichtbaar. Bij oudere exemplaren vindt men de stevigere dorengroepen vlak tegen het grondvlak aangedrukt. Beschouwen wij zulk een knobbel, waarvan de dorens zijn afgevallen, op Dwrsdrsn., dan vinden wij, ten eerste een losse massa van geel gekleurde en verkurkte cellen, die oorspronkelijk de basis van de dorens innam. Verder een vaste laag van verdikte kurkcellen, welke hier 4 à 5 cellen dik is en uit twee lagen schijnt te bestaan van dikwandige cellen, waarbij het tusschenliggend dunwandig kurkweefsel, zooals wij dat vroeger vonden, overgegaan is in verdikte cellen. Op de zijden der verhevenheid toch zien wij deze enkelvoudige, dikwandige laag zich splitsen in een dubbele laag, met tusschengelegen dunwandige cellen. Onder deze verkurkte cellen strekt zich het phellogeen uit, dat zich onafgebroken voortzet in het overige phellogeen, evenals het hier op volgend collenchymatisch weefsel zich voortzet in het gelijknamige weefsel, dat zich tusschen de knobbels bevindt.

De secundaire kurkhuid, welke wij boven beschreven, is in haar voorkomen niet gebonden aan het geslacht *Melocactus*. Zij schijnt vrij algemeen aan het oudere gedeelte der stengels of stammen der *Cacteen* voor te komen, waar deze den bodem aanraken of daarin doordringen. Schleiden geeft een vrij duidelijke en overeenstemmende beschrijving voor *Echinocactus* en *Cereus*-soorten, terwijl zijn afbeelding (Anat. d. *Cacteën*. l. c. pag. 18 en Taf. IX fig. 4 en 5) geheel overeenstemt met de beschrijving boven voor *Melocactus* gegeven. Evenzoo is zijne beschrijving vrij juist; alleen was hij nog niet in staat zich de werking van het phellogeen te verklaren en bleef hem dus de opvolgende ontwikkeling van de verschillende lagen duister, hoewel zijne afbeelding Taf. IX fig. 4 aantoont, dat hij op het punt is geweest, het raadsel te ontsluieren.

Miquel's beschrijving voor *Melocactus* is vrij duister (Anat. Bemerk. etc. Linnaea 1842 pag. 477): het blijkt niet duidelijk, of hij bedoelt de verdikte kurkcellen of wel de epidermis zelve, waar hij deze cellen beschrijft als „fast kugelförmig, klein; ihre aüssere Wand ist sehr verdickt. An den jüngern Theilen findet sich nur eine einfache, am untern Theile des Stammes eine doppelte Schicht solcher Zellen."

Voorloopig zullen wij nu verder de beschrijving van het collenchy-

matisch weefsel laten rusten, en eerst de epidermis van het groene stamgedeelte nader beschouwen.

Dit stamgedeelte bevindt zich geheel vrij boven den bodem, is groen gekleurd en dient voor de assimilatie. De secundaire kurkhuid, welke het grondvlak bekleedde, is hier geheel verdwenen; tegelijk met het verdwijnen van dit secundaire periderm, begint het chlorophyl op te treden in het parenchym, dat onder de collenchymatische laag gelegen is. De epidermis, welke de kurkhuid van het grondvlak uitwendig bekleedde, zet zich voort in de epidermis van het groene stamdeel. Wij vinden, wanneer wij deze epidermis van buiten bezien, weder dezelfde golfwijs geplooide zijwanden als vroeger.

Op Dwrsdrsn (Vergel. Pl. I, fig. 9) vinden wij dat een doorloopende cuticula, van matige dikte, alle epidermiscellen gelijkelijk bedekt; zij kleurt zich met Schulze's reagens hoog geel. Onmiddellijk onder de cuticula, die in jeugdigen toestand alleen bij behandeling met reagentia duidelijk te voorschijn treedt, vindt men de tamelijk aanzienlijk verdikte wanden der epidermis-cellen nog uit cellulose bestaande. Zij onderscheiden zich echter van het aansluitend collenchym, door het gemis van kristallen en hare platte tafelvormige gedaante. In deze epidermis vindt men tevens de huidmondjes, wier bouw vrij eenvoudig is.

De *Melocacten*, wier groeiplaats gekenmerkt is door groote droogte en dorheid, moeten op een bizonder gunstige wijze tegen te sterke verdamping beschermd worden. Zullen we later nog zien, hoe doelmatig zij daarvoor in hun geheelen bouw zijn ingericht, zoo kunnen wij er toch reeds hier op wijzen, dat niet alleen de sterke cuticula daar in hooge mate toe bijdraagt, door de cuticulaire verdamping zooveel mogelijk tegen te gaan, maar ook de bouw en verspreiding der huidmondjes. Daar wij bij deze groep van planten geen onderscheid kunnen maken tusschen vlakke bladorganen en bepaalde stengelgedeelten, zoo zijn de huidmondjes ook over de geheele stamoppervlakte verdeeld, en schijnt het mij alleen toe, dat zij bij den rug der ribben in minder aantal worden aangetroffen dan op de zijden. Zuiver regelmatig in reeksen zijn zij nooit geplaatst; de spleet tusschen de beide sluitcellen staat meestal verticaal, maar maakt toch af en toe een vrij grooten hoek met de lijn, die top en basis vereenigt.

Reeds door Schleiden werd de bouw van de huidmondjes bij de *Cacteën* als typisch gekenmerkt door het bezit van twee halve-maan-

vormige bijcellen. „Es legen sich nämlich an jeder Seite der Spalte, zwei halbmondförmige Epidermiszellen an. Fast allein schon an dieser Form der Spaltöffnungen kann man die *Cacteen* erkennen, so constant ist die Bildung." (Zie Beitr. z. Anat. d. *Cacteën* l. c. pag. 17).

Ook Miquel meldt hetzelfde en voegt er nog bij: „Die äussern grössern Zellen haben gewöhnlich eine Längsfalte, so dass man glauben könnte, zwei Zellen zu sehen. (Zie Anat. Bemerk. ü. d. Meloc. Linnaea 1842; pag. 477).

De sluitcellen liggen nagenoeg onmiddellijk aan de oppervlakte, waarvan zij iets zijn teruggedrongen, doordat de bijcel zich over de sluitcel heenstulpt. (Vergel. Pl. I fig. 10). De sluitcel zelve vertoont een zeer regelmatigen wand zonder eenige verdikking. De bijcel, welke dus aan drie zijden de sluitcel omringt, vertoont evenmin wandverdikkingen in den vorm van lijsten of tanden, zooals zoo menigmaal voorkomt. Het tusschenschot tusschen deze eerste bijcel en de naastgelegene wijkt onmiddellijk sterk in dikte af en doet de tweede bijcel op Dwrdrsn. geheel op de overige epidermiscellen gelijken. De cuticula zet zich als een fijn vliesje voort over deze bijcellen en evenzoo over de buitenzijde der sluitcel. Het collenchym laat onder het huidmondje een kanaal open, waardoor de ademholte in gemeenschap wordt gesteld met het parenchym. Ook dit kanaal, aan alle zijden dus door collenchymcellen omringd, schijnt mij toe met een fijne cuticula bekleed te zijn.

Bij behandeling met Schulze's reagens op Dwrsdrsn. kleurde zich namelijk een uiterst fijn vliesje dat het kanaal begrensde, hoog geel. Unger beschrijft hetzelfde voor *Cereus peruvianus*. „Einen merkwürdigen Bau der Spaltöffnungen zeigen mehrere *Cacteen*, indem bei diesem die, die ausserste Schichte der Epidermis Zellen überziehende Cuticula sich verschmälert nach innen fortsetzt und die Athemhöhle auskleidet."

De sluitcel zelve is vrij klein in vergelijking der bijcel, met een inhoud, voornamelijk uit chlorophylkorrels bestaande. (Vergel. Pl. I, fig. 10). De bijcellen vertoonen evenzoo een inhoud. (Vergel. Schleiden Anat. d. Cact. l. c. Tab. 3, fig. 1 en 2). Volgens eenige rudimentaire berekeningen zouden er gemiddeld per □ mM. acht à negen huidmondjes voorkomen; in elk geval zal het aantal niet veel hiervan verschillen. Wij verkrijgen dus een betrekkelijk gering aantal huidmondjes, een feit, dat de vermindering der verdamping in hooge mate

moet begunstigen. Zoo gaven eenige metingen als gemiddelde voor de lengte der stomaspleet 0,037 mM., dus ook in grootte munten deze huidmondjes niet uit. (Vergel. DE VRIES. Leerboek der Physiologie 1e deel van DE VRIES en OUDEMANS Leerboek der plantkunde. 1e ed. pag. 157).

Wij komen nu tot de beschrijving van de collenchymatische cellenlaag. Reeds vroeger spraken wij af en toe van een cellenlaag, welke wij met den hier juist genoemden naam bestempelden. Onder het secundair periderm van het grondvlak vindt men een laag cellen, scherp afgescheiden van het phellogeen, met sterk verdikte wanden, met eigenaardig blauwachtigen weerschijn, waarin de laagwijze bouw slechts moeielijk is te herkennen. In het lumen dezer cellen bevindt zich meestal een kristal van oxaalzuren kalk. Voornamelijk de boven- en zijwanden zijn sterk verdikt, terwijl de bovenzijde, aan het phellogeen grenzende, dikwerf getand schijnt te zijn. De binnenzijde, welke aan het parenchym grenst, vertoont zeer groote en duidelijke stippelkanalen. Deze cellen grenzen zonder intercellulaire ruimten aan elkander. De parenchymcellen der onderliggende laag zijn veel grooter en dunwandig, hoewel vooral de wanden, welke onmiddellijk grenzen aan de bovenbeschreven laag, nog eenigszins verdikt zijn en nog geen intercellulaire ruimten overlaten; zij vormen dus het overgangsstadium tusschen de sterk verdikte cellen en het dunwandig parenchym. Bij behandeling met Schulze's reagens blijkt, dat alleen zuivere cellulose de wanden opbouwt. Deze laag van dikwandige cellen heeft aan het grondvlak geen opening en is overal gelijkmatig verspreid. Reeds vroeger zagen wij, dat, door het optreden der secundaire kurkhuid, de huidmondjes der primaire epidermis buiten functie worden gesteld. De toetreding van de omringende atmospheer tot het parenchym is dus aan het grondvlak niet alleen verhinderd door het secundair periderm, maar ook door deze laag collenchymatisch weefsel. Het parenchym aan het grondvlak bevat dan ook geen chlorophyl. Ook onder de dorenknobbels zet zich deze laag van cellen voort, zooals wij boven zagen.

Bij de beschrijving van de epidermis van het groen gekleurde stamgedeelte, waar de secundaire kurkhuid ontbreekt, meldden wij reeds het voorkomen van deze zelfde laag van collenchymatisch weefsel. Beschrijven wij het nu nader. (Vergel. Pl. I, fig. 9 en fig. 12). Wanneer wij deze laag beschouwen bij een *Melocactus* van hoogstens vijf jaar oud,

dan vinden wij, dat zij zich onmiddellijk aansluit aan de epidermis.

Zooals wij boven zagen, komt de dikte overeen met de laag aan het grondvlak en zet zich daarin ook onmiddellijk voort, zich alleen onderscheidende doordien het lumen, tengevolge van de secundaire verdikkingen bijna geheel is verdwenen. Nauwelijks wordt er plaats overgelaten voor een kristal van oxaalzuren kalk, dat zich naar het schijnt zonder uitzondering, in elk dezer cellen bevindt.

In dezen sterk verdikten wand bevinden zich stippelkanalen, welke de lumina dezer cellen onderling zoowel als met het onderliggend parenchym in gemeenschap stellen. Een scherpe afscheiding van het parenchym bestaat hier niet. Deze cellen sluiten zonder intercellulaire ruimten aanéén; in de hier ondergelegen laag cellen, welke van nagenoeg dezelfde grootte zijn, vinden wij nog vrij sterk verdikte celwanden en het ontbreken van intercellulaire ruimten; evenmin treedt hier chlorophyl op, wat eerst in de dieper gelegene cellen in eenige hoeveelheid voorkomt. Ook hier dus geen scherpe afscheiding.

Daar het hier van belang is, eene verbinding te hebben tusschen het chlorophylvoerende parenchym en de omringende atmospheer, waartoe de huidmondjes zich in de epidermis bevinden, vinden wij, dat deze laag van verdikt onderhuidsch weefsel hier en daar afgebroken is en een kanaal vormt, dat de ademholte van het huidmondje in gemeenschap stelt met het parenchym. (Vergel. Pl. I, fig. 12). Onderzoeken wij nu de epidermis van een volwassen exemplaar, waar het cephalium zich reeds goed ontwikkeld heeft, en dus geen groei meer in het vegetatief gedeelte van den stam plaats vindt: dan vinden wij deze laag van collenchymatisch weefsel tot zeer sterke ontwikkeling gekomen. De epidermis met cuticula is geheel gevormd, als boven beschreven voor een jong exemplaar; was dáár echter de laag verdikte cellen slechts één, hoogstens twee cellen dik, hier vormt deze laag een stevige dikke bekleeding, waarbij elke celstructuur nagenoeg verdwenen is. Slechts door de aanwezigheid der kristallen kan tot het oorspronkelijk aantal der cellen geconcludeerd worden. Zoo schijnen hier meestentijds vijf cellen aan den opbouw deel te hebben genomen. Het lumen is geheel verdwenen; slechts stippelkanalen, welke in alle richtingen uitstralen en zich vaak vertakken, zijn overgebleven, te samen komend op de plaats, waar één of meerdere kristallen zich bevinden. Schleiden geeft eveneens een afbeelding van de epidermis van een *Melocactus*. (Vergel.

l. c. Taf. X, Fig. 6). Hij zegt in de beschrijving „Besonders bei *Melocactus* verschwindet zuletzt jeder Anschein von zelligem Bau, und man sieht nichts mehr als eine homogene Masse von der nur einzelne meist octaëdrische Cristalle umschlossen werden."

Miquel zegt (Anat. Bemerk. etc. Linnaea 1842 p. 477) van deze cellenlaag: „dessen Bau man nur im jugendlichen Zustande richtig würdigen kann, da die ursprüngliche Bildung durch die unregelmässige Ablagerung der secundären Schichten fast ganz verdunkelt wird." De opmerking welke Miquel l. c. pag. 478 maakt over de afbeelding van Schleiden, dat hij namelijk het lumen en den celvorm te duidelijk op den voorgrond plaatst, is zeer rechtvaardig; nergens toch bij een oud exemplaar werd het lumen zóó duidelijk gevonden. Slechts door toevoeging van kaliloog, waardoor de wanden opzwellen, werd de middenlamel zichtbaar. Naar het schijnt gaan de stippelkanalen niet onmiddellijk in elkander over, maar bevindt er zich nog een tusschenmembraan (de primaire celwand), waartegen zich de stippelkanalen trechtervormig uitstulpen. Van de „gallertartige Consistenz" dezer cellen was evenmin iets waar te nemen als van het amylum en plantenslijm, waar Miquel (l. c. pag. 477) van spreekt. Wanneer hij onder „gallertartig" heeft willen verstaan het uitwendige aanzien, de blauwachtige weerschijn, welke deze cellen vertoonen, dan is zijne beschrijving juist. Evenmin kan ik zijn mededeeling pag. 478 bevestigen, waar hij zegt, dat deze cellenlaag scherp gescheiden is van het onderliggend parenchym. Wij zagen bij het jeugdige exemplaar, dat de laag geleidelijk overging in het parenchym, door tusschenstadiën, welke minder verdikte wanden bezaten. Deze overgangsvormen moeten zich bij toenemenden ouderdom meer en meer verdikken en later als een nieuwe laag bij de reeds bestaande gevoegd worden. Zoolang dus het vegetatief stamgedeelte voortgaat te groeien, zal ook steeds deze laag van collenchymatisch weefsel voortgaan met in dikte toe te nemen. Dat dit vrij regelmatig in zijn werk gaat, blijkt hieruit, dat de kristallen, octaëders of kwadraatoctaëders, zich steeds in regelmatige reeksen bevinden, evenwijdig aan de oppervlakte, en evenzoo in nagenoeg radiale reeksen gerangschikt zijn. Vooral in de oudere exemplaren wordt door deze laag cellen de buitenste schors hoornachtig hard en nagenoeg geheel onbuigbaar. Onder de plaats van inhechting der dorengroepen zet zich de laag van verdikte hypodermale cellen niet voort. De epidermis vormt een wal, waarbinnen de dorens geplaatst

zijn. Op de plaats nu waar deze wal in de uitholling overgaat, gaan de sterk verdikte cellen over in den tusschenvorm tusschen parenchym en collenchym, en boven deze laag vindt men dan een laag kurk, waarop de dorens zijn ingeplant, op eene wijze, welke later nader zal beschreven worden.

Nu wij voorkomen en verspreiding van dit eigenaardig weefsel hebben nagegaan, kunnen wij ons afvragen, welk weefsel het eigenlijk voorstelt, en met welk recht wij het den naam van collenchymatisch weefsel kunnen geven.

Gaan wij eerst na de meeningen, welke vroegere onderzoekers hieromtrent hebben gehad. Schleiden (Beiträge zur Anat. d. Cacteën l. c. pag. 14 en volgg.) noemt deze laag cellen „die aüssere Rindenschicht" omdat zij de buitenste laag vormt van het „Rindenparenchym" en voegt daarbij, dat men deze laag met beter recht collenchym zoude kunnen noemen, dan datgene, waarvoor Link den term van collenchym had voorgeslagen. (Vergel. o. a. Giltay, het Collenchym pag. 2.) Hij zelf blijft echter steeds den naam van „äussere Rindenschicht" gebruiken. Harting, die Schleiden's werk in het Hollandsch weergaf en vermeerderde met eigen opmerkingen, beschrijft wel deze cellenreeks, zonder er echter een bepaalden naam aan toe te kennen. Uit de tafelvormige gedaante, welke bij deze cellen nog in lateren leeftijd is terug te vinden, en waarbij de lengteas loodrecht geplaatst is op die der onderliggende parenchymcellen, maakt Harting de gevolgtrekking, dat zij niet kunnen zijn ontstaan door secundaire verdikking van parenchymcellen. (Vergel. Harting, Bijdrage tot de Anatomie der Cacteën. Tijdschrift voor Nat. Geschiedenis Deel 9, pag. 194). Miquel (Anat. Bemerk. ü. d. Bau d. Mel.) noemt deze laag „Rindenborkenschicht" zoowel als „das eigentliche Rindenparenchym"; over de benaming collenchym, welke Schleiden schertsenderwijze had voorgeslagen, spreekt hij in het geheel niet.

De Bary (Vergel. Anat. d. Veget. Organe d. Phan. u Farne pag. 127) is wel de eerste, die den naam collenchym in allen ernst op dit weefsel toepast, met de verontschuldiging nog, dat het „vielfach Gesmacksache ist, wie weit man die Bezeichnung Collenchym ausdehnen will." Zeer zeker wijken zij van de typische collenchym-cellen af, als men zich daarbij houdt aan de definitie, dat deze zijn: langgestrekt, met horizontale of toegespitste eindvlakken, sterk verdikt op de celhoeken en op dwars-doorsnede een eigenaardigen wasachtigen

glans vertoonende. Wanneer men verder den naam van collenchym toepast op een weefsel, dat een bepaalde plaats inneemt en altijd zuiver hypodermaal is, daargelaten dat het somtijds uit geheel afwijkende elementen kan zijn opgebouwd (parenchym of prosenchym), dan is men wel gerechtigd, met DE BARY e. a. de boven beschreven hypodermale cellenreeks met den naam van collenchymatisch hypoderm te bestempelen, of korter nog als collenchym. Als collenchymatoidisch weefsel in den zin van VESQUE (Mémoire sur l'Anat. comparée de l'écorce) en GILTAY (het collenchym) kunnen wij dan beschouwen den overgangsvorm tot het parenchym, waar de wandverdikkingen geringer zijn en de intercellulaire ruimten duidelijker worden, welke, naar wij zagen, bij het buitenste collenchym geheel verdwenen zijn. Het collenchymatoidisch weefsel schijnt ook meer als assimileerend, het collenchym zelf meer als steungevend weefsel dienst te doen. De intercellulaire ruimten verliezen dus hare functie in de buitenste lagen, terwijl dan de stippelkanalen de cellen onderling in gemeenschap stellen. Door de behandeling met Schulze's reagens ziet men, volgens GILTAY (l. c. pag. 27), de middenlamel van het collenchym te voorschijn komen. Zijn de doorsneden niet te dun en wordt alcoholmateriaal gebruikt, dus eerst water aan het weefsel onttrokken, en daarna Schulze's reagens toegevoegd, terwijl de preparaten vooraf in glycerine waren gebracht, dan ziet men bij enkele preparaten zeer duidelijk de middenlamel optreden, ongekleurd of ten hoogste met geelachtigen tint, niet scherp afgescheiden van de overigens blauwachtige kleur van den wand, maar onmerkbaar daarin overgaande. De reactie, welke DE BARY op de cellulose van het collenchym aangeeft (Vergel. Anat. d. Ph. u Farne pag. 127), namelijk verwarming met kaliloog en daarna overbrengen in J. J. K., gelukte eveneens zeer goed en gaf een intensieve blauwkleuring, echter zonder dat hierbij de middenlamel duidelijk zichtbaar werd.

Vragen wij ons af, waartoe deze sterke ontwikkeling van het collenchym dient, dan moet wel het antwoord zijn: meest waarschijnlijk als steungevend weefsel. Gaan wij na, op welke gronden deze meening berust. Ten eerste dan vinden wij onder de overige weefsels, welke in een stam van *Melocactus* voorkomen geen mechanisch weefsel van beteekenis; zelfs de cylinder der vaatbundels mag zich noch door sterke ontwikkeling, noch door begeleidende vezels, in groote sterkte verheugen. Verder is deze meening gegrond op het peri-

pherisch voorkomen van het collenchym en de sterke, bijna zonder wederga in het plantenrijk, bij dit weefsel, voorkomende wandverdikking.

Het binnenste van den stam wordt voornamelijk ingenomen door parenchymcellen; bij sterken turgor zoude de wand gerekt zijn en een zekere stijfheid vertoonen; zoodra de turgor echter iets verminderde, zouden de wanden in één vallen en het geheele lichaam vol rimpels komen. Om dit te verhinderen, en den stam van *Melocactus* zijn bolvormige gedaante te doen behouden, zal het collenchym van het meeste gewicht zijn. Al is nu de turgor, ten gevolge van de wisselingen in temperatuur of van regenval, niet altijd even groot, ja meermalen minimaal, de sterke ontwikkeling van het hypodermale collenchym zal de inschrompeling en inkrimping zooveel mogelijk tegengaan. Daarom wijkt ook hier het collenchym zoozeer af van den typischen vorm, waar alleen de hoeken verdikt zijn. Stellen wij ons voor, dat wij collenchym aantroffen zooals men typisch vindt in de stengels der meeste dicotylen, dan zoude het hier in zulke omstandigheden van weinig gewicht zijn, daar de wanden op elkander zouden vallen en geen genoegzame stevigheid meer geven. Wij hebben dan ook gezien, hoe, met toenemenden ouderdom, er een streven bestaat om in de genoemde collenchymlaag steeds meer en meer materiaal aan te brengen. Door de groote helderheid en doorschijnendheid, welke de wanden van het collenchym bezitten, zijn zij tevens in groote mate geschikt, het licht door te laten tot het assimileerende weefsel, dat zich onder het collenchym bevindt. In dit opzicht biedt het dus ook een voordeel aan van het meeste gewicht.

Hoe groot deze doorschijnendheid is, blijkt wel uit de groene kleur, welke de meeste *Melocacti* bezitten. Soms is deze door de sterke ontwikkeling van het collenchym iets minder helder, maar toch steeds duidelijk zichtbaar, wel een bewijs, hoe weinig licht door het collenchym wordt geabsorbeerd. Is bij de toenemende verdikking, het lumen, behalve de voor de kristallen overgelaten ruimte, geheel verdwenen, dan houdt tevens de actieve rol op, welke deze cellen in hare jeugd, dank zij haar protoplasmatischen inhoud, bij de stofwisseling nog konden vervullen. Maar niet alleen als steungevend weefsel, is deze collenchymlaag van zoo groot belang; ook als voorbehoedmiddel tegen te sterke verdamping is zij van zeer groot gewicht. In een droog klimaat, steeds blootgesteld aan wind, die voortdurend de omringende lucht verversch, groeiende op een bij uitstek dorren bodem, waar slechts af

en toe een tropische regenbui water doet nederstroomen, om weder even snel op den nagenoeg van allen plantengroei verstoken bodem te verdwijnen, is alle hoeveelheid water, door de plant te veel getransspireerd, als 't ware voor altijd verloren. Niet te verwonderen is het dus, dat dáár de cuticulaire verdamping zoo goed als geheel verhinderd is door het collenchym.

Ten slotte nog een enkel woord over het voorkomen der kristallen van oxaalzuren kalk in het collenchym, zoo typisch voor de *Melocacten*.

Wij kunnen deze kristallen opvatten als excreties, waarbij de vrijgekomen kalk, uit den zwavelzuren kalk, welke uit den bodem wordt opgenomen, door het oxaalzuur wordt gebonden en vastgelegd. (Vergel. Haberlandt Physiol. Anatomie p. 339). Wanneer dat hier het geval is, dan kunnen tevens nog deze kristallen bijdragen tot de algemeene stevigheid van het collenchym, wanneer zij namelijk het overgebleven lumen geheel opvullen. Is de meening van Möller (Vergel. Haberlandt, l. c. pag. 338) juist, dat bij langzame stofwisseling goed gevormde kristallen worden afgezet, bij snelle stofwisseling daarentegen kristalsterren, dan zoude er in deze cellen een zeer langzame stofwisseling plaats grijpen, daar de kristallen meest zeer fraai gevormd en hun vlakken regelmatig uitgekristalliseerd zijn.

Lauterbach (Untersuchungen ü. Bau u. Entwickelung d. Secretbehälter bei den *Cacteen* pag. 11) zegt: „In dem sehr stark entwickelten, sklerenchymatisch ausgebildeten Hypoderma von grosser Festigkeit sind massenhaft prismatische Einzelkrystalle eingelagert bei *Melocactus communis* D.C. Hij beschouwt de kristallen tevens als bijdragende tot bescherming der plant, zonder *Melocactus* speciaal te noemen. Zoo zegt hij (pag. 33 l. c.) „Die Krystalldrüsen tragen bei einigen Gattungen ebenfalls zum Schutze bei. Am besten tritt dies bei den *Echinocacteen* und *Opuntien* hervor, wo sie eine zusamenhangende Schicht unter der Epidermis bilden. Die Drüsen erhöhen hier vielleicht auch die Festigkeit des Hautskelets." Is de eerste verklaring voor de aanwezigheid der kristallen vrij duister, zeker is het, dat zoo de laatste meening juist is, men in het collenchym van *Melocactus* een gereede bevestiging voor die opvatting zal vinden.

HET PARENCHYM.

Onderscheidt men bij den stam van *Melocactus* een merg-gedeelte, gevormd door den vaatbundel-koker met het daar binnen gelegen weefsel, en een schors (waaronder dan het gedeelte dat zich buiten den vaatbundelkring bevindt, verstaan wordt), dan kan men het parenchym ook verdeelen in schors-parenchym en merg-parenchym, naarmate het het schorsgedeelte, dan wel het merg helpt opbouwen. Reeds Schleiden en Miquel namen deze verdeeling aan en spreken van „Mark- und Rinden-Parenchym."

Beschrijven wij eerst den bouw van het schorsparenchym. Vroeger zagen wij (Vergel. pag. 33) hoe het sub-epidermale collenchym eerst overgaat in een tusschenvorm, een collenchymatoidisch weefsel, dat gevolgd wordt door cylindrische chlorophylhoudende cellen.

Dit chlorophylhoudend weefsel vormt een laag palissadenweefsel, dat zich onder de epidermis van den stam uitbreidt in een laag van 3 à 4 mM. dikte. Geleidelijk gaat deze naar binnen over in het schorsparenchym, dat geen chlorophyl meer bevat. Bij jeugdige individu's is deze bladgroen voerende laag minder uitgestrekt. De cylindrische palissadencellen gaan zeer geleidelijk over in het eigenlijke parenchym. Dit is opgebouwd uit nagenoeg bolronde cellen, met dunnen wand, waartusschen groote intercellulaire ruimten. Waar de wanden elkander raken, vindt men groote stippels van ovalen of cirkelronden vorm.

In het voorbijgaan moge hier een opvatting van Schleiden over deze stippels worden medegedeeld. Hij zegt namelijk (Beiträge z. Anat. d. Cact. pag 4, l. c.), dat de groote intercellulaire gangen, die men in het parenchym vindt, opgevuld zijn met een vocht. Dit vocht nu hoopt zich bij het uitdrogen der sneêvlakte bij het doorsnijden op, in de hoeken, gevormd door de wanden van twee aangrenzende cellen. De cellen zelve laten nu gemakkelijk van elkander los, en wanneer men dus bij het snijden zulk een cel van een daaronder gelegene afrukt, zal deze op de plaats van aanhechting een ringvormige verhevenheid vertoonen, wat dan de stippel zoude zijn. „So viel bis jetzt beobachtet entstehen die Poren nur da, wo zwei Zellen zusammenstossen niemals aber nach der Seite der Intercellulargänge."

Deze waarneming was zeer juist: op de overige onjuistheid in zijn opvatting behoeven wij niet nader te wijzen. Dikwerf ook vindt men op het tusschenschot vele kleinere stippels bijéén op een

verdunde plaats van den wand. Dit is vooral duidelijk zichtbaar in het parenchym met sterk verdikten wand n. m. het collenchymatoidisch weefsel, dat zich onder de dorenvelden bevindt.

De cellen van het parenchym zijn nagenoeg allen van dezelfde grootte, behoudens enkele uitzonderingen, welke wij zoo straks nader zullen beschrijven. Zij vormen een los weefsel, dat de ruimte tusschen epidermis en vaatbundelkring opvult, en op deze wijze het meest bijdraagt tot vorming van den stam. De inhoud van de palissadencellen bestaat uit chlorophylkorrels van bolvormige gedaante; meer naar het centrum toe neemt het chlorophyl geleidelijk in hoeveelheid af en komt, zeer verspreid, nog voor in het overige parenchym.

Wij vinden af en toe, echter steeds in zeer geringe hoeveelheid en dan nog voornamelijk bij oudere individu's, zeer fijn zetmeel in kleine korreltjes; te begrijpen is het dat Miquel dit over het hoofd heeft gezien, „nirgendwo (in das Zellenparenchym) war auch die kleinste Spur von Amylum zu entdecken."

Het parenchym, binnen den mergkoker gelegen, komt in bouw geheel overeen met het schorsparenchym, de cellen zijn eveneens van isodiametrischen vorm. Bladgroen evenals zetmeel ontbreekt bij hen geheel en al. Somtijds scheen het alsof deze cellen meer opéén gedrongen waren en geen zoo groote intercellulaire ruimten tusschen zich open lieten.

Wij vinden bij de *Melocacten* in het parenchym verder nog twee soorten van cellen, die zich door haar inhoud, zoowel als door haar grootte, onderscheiden van de overigen, namelijk de slijmcellen en de kristal-voerende-cellen.

Gaan wij eerst de slijmcellen na. Bijna onmiddellijk onder de chlorophylhoudende parenchymcellen vindt men hier en daar verspreid, naar het schijnt voornamelijk in de nabijheid der inplanting van de dorens en op den rug der ribben, cellen, in grootte de omgevende parenchymcellen gemiddeld vier tot zes maal overtreffend. Zij bevatten eene heldere, sterk lichtbrekende massa, welke wij, totdat nader onderzoek de ware samenstelling er van heeft doen kennen, het beste met den gebruikelijken naam van slijm bestempelen. Schleiden, was de eerste, die deze waarnam en een vrij nauwkeurige beschrijving gaf; na hem is er bijna geen enkele onderzoeker der *Cacteen* of hij maakt melding van deze slijmcellen, en somtijds zijn er de zonderlingste theoriën gemaakt om hare aanwezigheid te verklaren. In 1889 verscheen van C. Lauterbach

een Inauguraldissertation, (Untersuchungen ueber Bau und Entwickelung der Secretbehälter bei den *Cacteen*, ook in Botan. Centrbl. 1889 N° 8) waarin hij voor het eerst haar ontstaan nagaat en eenig meerder inzicht geeft in hare chemische samenstelling.

De slijmcellen zijn voorzien van een eigen wand en omringd door gewone parenchymcellen, welke echter, waarschijnlijk door de toename in omvang van de slijmcel gedurende de ontwikkeling, dikwerf opéén gedrukt zijn. Het schijnt dus, alsof men een holte heeft, welke met epitheelcellen bekleed is. Vergelijkt men de afbeeldingen, welke Schleiden van de slijmcellen geeft, met de werkelijkheid, dan blijkt, dat de teekening aan de oppervlakte volstrekt niet zoo duidelijk op den voorgrond treedt als hij weergeeft.

Men vindt in de hyaline massa een zeer fijne streping, welke de oppervlakte als 't ware in verschillende velden verdeeldt. Het centrum van de slijmmassa is bijna altijd ingenomen door een bruine fijnkorrelige massa, vanwaar uit fijne stroomen naar de peripherie gaan, geheel in voorkomen gelijkend op fijne protoplasma-armpjes, waarvan deze fijnkorrelige bruine massa waarschijnlijk ook als het residu is te beschouwen. A. Wigand (Ueber die Deorganisation der Pflanzenzelle. Pringsheim's Jahrbücher Bd, 3. pag. 149) onderzocht de slijmcellen, welke bij *Opuntia elatior* voorkomen. Hij meende in het midden de „Spuren einer undeutlich begrenzten Höhle" te vinden „von welcher ausgehend zum Theil Strahlen (ähnlich den Poren Kanälen verdickter Wände) den Schleiminhalt durchsetzen." Hij zag in het slijm meer of minder gedesorganiseerde verdikkingslagen van den celwand. Hij kwam des te eerder tot deze opvatting, daar Cramer (Nägeli und Cramer, Pflanzenphysiologische Untersuchungen Heft 3, Pag. 1) mededeelde, regelmatige concentrische lagen bij de slijmcellen der *Cacteen* te hebben aangetroffen. Lauterbach (Secretbehälter d. *Cact.* l. c. pag. 21) deelt mede, dat het meer voorkomt, dat er inwendig holten zijn. Der Inhalt der Schleimzellen besteht aus einer hyalinen Grundmasse, der hin und wieder kleine Körnchen eingelagert sind. Dieselbe zeigt am Rande eine der Zellwande parallel verlaufende Schichtung, während in der Mitte meist eine unregelmässig gestaltete Masse vorhanden ist. In anderen Fällen is die Grundmasse von Vakuolen durchsetzt." Waarschijnlijk hangt het aanwezig zijn van deze holten samen met den ouderdom en zijn zij in volwassen toestand geheel verdwenen.

Wij zagen dat deze slijmcellen voornamelijk aan de peripherie voor-

komen; noch langs mikrochemischen weg, noch door kleuring kon het gelukken een slijmmassa in het inwendige parenchym te vinden; ook Lauterbach geeft voor *Melocactus communis* op, dat de slijmcellen zich alleen in het schorsparenchym bevinden. De hyaline massa's zijn op de sneêvlakte met het bloote oog zichtbaar. Met een fijn instrument of een naald is het niet mogelijk de slijmbolletjes uit het omringende weefsel te isoleeren, vooral niet, wanneer men eerst de slijmmassa in slappen alkohol of water laat opzwellen, waarbij, door de uitzetting, de massa zich zelve uit de doorgesneden slijmcellen naar buiten perst. Het slijm schijnt zich eerst bij vrij oude exemplaren te vormen; een zesjarig exemplaar toch vertoonde nog geen spoor van slijmcellen; die, welke wij hier beschrijven, zijn van een exemplaar van *Melocactus leucacanthus*, dat van een vrij groot cephalium was voorzien, waar dus het vegetatieve stamdeel volkomen was uitgegroeid.

Gaan wij nu de chemische samenstelling na van deze slijmmassa's. Schleiden (Beiträge z. Anat. d. *Cact.* l. c.) zegt daarover nog niets, evenmin Harting; beiden stellen zich met de definitie van gelei tevreden. Miquel (Anat. Bemerk etc. l. c.) is de eerste die beproeft de samenstelling van het slijm na te gaan. Hij meende, dat het bolvormige agglomeraten waren van kristallen: zoo men hen breekt, springen zij uiteen in kristallijne segmenten, die bij reactie blijken te bestaan uit oxaalzuren kalk. Hij komt echter (l. c. pag. 476) tot de slotsom, dat daarmede de eigenlijke bouw nog niet is verklaard en zulks niet geheel en al ten onrechte.

Latere onderzoekers van slijmgevende weefsels in het plantenrijk vermelden wel deze cellen der *Cacteen*, veel bijzonders deelt echter geen hunner mede: allen komen tot het slotresultaat, dat de slijmmassa een verdikten gemetamorphoseerden celwand voorstelt. Werd door Frank (B. Frank. Ueber d. anatom. Bedeutung u. d. Entstehung der vegetabilischen Schleime. Pringsheim Jahrbücher V Bd.) voor de meeste andere slijmgevende weefsels of cellen langs ontwikkelingsgeschiedkundigen weg, de morphologische en anatomische beteekenis van het slijm aangetoond, voor de *Cacteen* heeft Lauterbach dit het eerst gedaan. De chemische samenstelling is echter nog steeds een vrij duister punt; en, al zijn er enkele reacties bekend, zoo kunnen wij toch nog niet zeggen, dat daardoor de juiste samenstelling van het plantenslijm ons helder voor oogen staat. Water, merkten wij reeds boven op, heeft het vermogen het slijm te doen opzwellen,

zonder het evenwel op te lossen. Evenzoo doet alkohol van 57 % nog zwelling ontstaan; de slijmmassa wordt geheel doorschijnend, vloeit uiteen en laat duidelijk de korrelige inwendige massa te voorschijn treden. Door alkohol absolutus wordt aan de slijmmassa water onttrokken, de massa wordt troebel en opaliseerend. In zuren vindt evenzoo opzwelling plaats en wordt de massa tevens opgelost, zoo o. a. bij aanwending van sterk zoutzuur. Laat men geconcentreerd zwavelzuur langzaam toevloeien tot een slijmbolletje, dat men, geïsoleerd, onder het dekglas heeft gebracht, dan ziet men ook nu de massa vervloeien, en tevens, eerst aan de peripherie, en langzamerhand meer naar het centrum voortdringend, kristallen en kristalsterren van zwavelzuren kalk ontstaan. In verband met de vorige reactie, toont deze de aanwezigheid aan van oxaalzuren kalk, die dus in amorphen toestand schijnt aanwezig te zijn; eenige kristalstructuur viel noch uitwendig, noch inwendig waar te nemen. Miquel (zie boven) was alzoo juist in zijn bewering, waar hij zeide, oxaalzuren kalk te hebben aangetroffen. Vreemd is het, dat Lauterbach er niets van zegt; hij schijnt echter deze reacties niet te hebben gedaan, hij maakt er tenminste geen melding van. Andere anorganische stoffen konden niet worden aangetoond.

Daar de slijmmassa zoo groote neiging vertoont, om, zoodra zij met vloeistoffen in aanraking komt, te vervloeien, doordat er water toetreedt, moet men of reagentiën in absoluten alkohol, of glycerine gebruiken, of wel, de reactie zoo snel mogelijk laten verloopen. Wij brachten daartoe op een voorwerpglas eenige slijmbolletjes, bezagen deze eerst droog zonder dekglaasje, om na te gaan of er nog kristallen of iets anders aan was blijven hangen, plaatsten dan, in de onmiddelijke nabijheid, zonder de slijmmassa's te bevochtigen, een druppel van het gewenschte reactief, zoodat bij een zwakke vergrooting, b. v. object. A en oculair 2 van Zeiss, beiden zich bevonden in het gezichtsveld. Nu werd er een dekglaasje over de voorwerpen gebracht, terwijl voortdurend werd waargenomen; de vloeistofdruppel vloeide uit, en bevochtigde goed de slijmmassa, zoodat de reactie duidelijk kon optreden. Wij zullen nu achtereenvolgens de verschillende reacties eenigzins uitvoerig nagaan, en zien, tot welke conclusie zij kunnen voeren omtrent de samenstelling van het slijm.

Schulze's reagens deed de slijmbolletjes sterk opzwellen en gaf een zeer zwak gele kleur aan de massa. Ook, wanneer, eerst door toevoe-

ging van water, de slijmmassa was opgezwollen, trad er geen verschil op in de door het slijm aangenomen kleur.

Jood. Jood. Kalium had evenzeer een sterke opzwelling tengevolge, waarna eveneens een zeer zwakke geelkleuring optrad.

Jood en *Zwavelzuur*. Om hiermede te reageeren, werden eerst de slijmklompjes, gedurende ongeveer tien minuten, gebracht in een oplossing van Jood in sterke glycerine; de slijmklompjes behielden hun bolvorm, geen de minste opzwelling had plaats, het slijm kleurde zich intensief geel. Nu werd, met filtreerpapier, de glycerine zooveel mogelijk verwijderd en op de bovenvermelde wijze een droppel sterk zwavelzuur toegevoegd. Eenige celmembranen, welke zich nog op de slijmmassa bevonden, kleurden zich onmiddelijk intensief blauw en gaven zoodoende tevens een contrôle-reactie.

De massa zelve vloeide een weinig uit, en vertoonde, onmiddellijk na inwerking van het zwavelzuur, aan de peripherie, een rood-bruin gekleurden rand, die scherp afstak tegen het intensief geel gekleurde centrum van de massa. Deze rood-bruine rand breidde zich langzamerhand meer en meer naar het centrum toe uit, en vertoonde ondertusschen aan de peripherie een zwak blauwe kleur, die voortdurend in uitgebreidheid toenam en tevens intensiever blauw werd, naarmate de rood-bruine rand zich naar het centrum toe voortzette. Na een half uur ongeveer, heeft zich nu aan de binnenzijde van den rooden kring eveneens een blauwe rand gevormd, in kleursterkte echter den buitensten verre overtreffend: steeds blijft het inwendige nog geel gekleurd. Ten slotte nam het centrale gedeelte ook de blauwe kleur aan, terwijl, na ongeveer een uur, de geheele massa vervloeide en kleurloos werd.

Als residu waren eenige kristalsterren en naalden van oxaalzuren kalk overgebleven, hier en daar met fijne kristallen van Jood bezet.

Kopersulfaat en *Kaliloog*. Hiertoe werden doorsneden van het parenchym gebruikt, meerdere slijmcellen bevattend. Gedurende vier à vijf minuten, werden de doorsneden gebracht in een geconcentreerde oplossing van zwavelzuurkoper, daarna snel afgewasschen in water en overgebracht in een sterke kali-oplossing. Onmiddellijk kleurde de slijmmassa, onder opzwelling, zich intensief blauw, evenals het collenchym dat zich in de nabijheid bevond; de celwanden van het parenchym zelf bleven ongekleurd.

Schweitzer's reactief. Werden bij de geïsoleerde slijmmassa, waaraan

zich ter contrôle nog eenige celwanden bevonden, eenige druppels koperoxyd-ammoniak gevoegd, dan vervloeide de geheele massa snel en loste zich in de vloeistof op, evenals de celwanden.

Hanstein's aniline-violet. Werd een doorsnede, of afzonderlijke slijmklompjes, in een alcoholische oplossing van dit reagens gebracht, dan werd de slijmmassa intensief rood-violet gekleurd. Op aanwijzing van Lauterbach gelukte het door behandeling met nagelolie het weefsel op te helderen en het gekleurde preparaat in canada-balsem of sterke glycerine in te sluiten.

Methylviolet, *methylgroen* en *Fuchsine*, in alcoholische oplossing aangewend, kleuren het slijm zeer intensief. *Corallin* (rosolzuur): Szyszylowicz (Vergel. Referat in Botan. Centrbl. Bd. XII pag. 135) meent in het corallin een uitstekend reagens op plantenslijm te hebben gevonden, daar dit het slijm, uit cellulose ontstaan, zoude kleuren; door koude of kokenden alkohol zou deze kleuring weder worden vernietigd, terwijl daarentegen de roode kleuring van het slijm, uit amylum ontstaan, bij bovengemelde behandeling niet verdwijnt. Strassburger vermeldt in zijn Botan. Praktieum, Pensum IX deze reactie, evenals Behrens (Hilfsbuch z. mikrosk. Unters.) Wij konden echter met deze reactie niet tot een even gunstig resultaat komen, zoodat een vaste conclusie onmogelijk was te trekken. Naarmate de uitwassching met alcohol sneller of langzamer geschiedde, en men alcohol. absol. slechts even liet toevloeien, vóór men het preparaat overbracht in canada-balsem, gelukte het bij de slijmmassa nu eens gekleurde preparaten te verkrijgen, dan weder zulke, die eerst evenals de overige intensief gekleurd waren en nu weder ontkleurd werden. Het mag zijn, dat het als kleuringsmiddel voor de calleuze zeefplaten zeer dienstig is, voor specifieke reactie op plantenslijm schijnt mij de waarde van het corallin zeer twijfelachtig toe. Behalve bij bovengemelde onderzoekers, vond ik het nog nergens als zoodanig gebruikt of aangeprezen.

Ten slotte eenige reacties in negatieven zin, welke ten doel hadden na te gaan, of de overblijfselen van het protoplasma voldoende waren om nog een eiwitreactie te vertoonen. Negatieve resultaten in dit opzicht gaven Millon's reagens, en salpeterzuur met ammoniak.

Nu doet zich de vraag voor: wat is deze slijm, wat leeren ons de reacties, boven medegedeeld?

Volgens Behrens (Hilfsbuch z. Ausführ mikrosk. Unters.) kan men volgens den huidigen stand van zaken, (na 1883 is er nog weinig verandering

in gekomen) de volgende soorten van plantenslijm onderscheiden: 1° Eigenlijke slijmen, 2° Amyloïd, 3° Lichenin, 4° Gomachtige slijmsoorten. De sub 1° en 2° genoemden onderscheiden zich, doordat het amyloïd in alkohol neerslaat en met Jood een blauwe kleur aanneemt, het Lichenin kunnen wij hier uitzonderen, de gomachtige slijmsoorten kleuren zich niet met aniline-kleurstoffen, de overigen wel. De eigenlijke slijmsoorten kunnen dan zijn ontstaan uit cellulose, of uit amylum. De slijmcellen, welke wij bij de *Melocacti* hebben aangetroffen, moeten wij dus terug brengen tot de sub 1° genoemden.

Met Jood alleen trad er een geelkleuring op, dus was het geen amyloïd. Wij zagen dat er, door toevoeging van zwavelzuur, eerst een roode kleur optrad, welke later gedeeltelijk overging in blauw, wat ons er dus op wijst, dat er oorspronkelijk een modificatie van cellulose voorhanden is, welke door langere inwerking van zwavelzuur in een amyloïd wordt omgezet en zich dan blauw kleurt. Dat deze kleuring niet overal gelijkmatig optrad, wijst misschien daarop, dat er een laagwijze bouw aanwezig is, waarvan de lagen in samenstelling in geringe mate verschillen. Zoo werd ook, bij inwerking van Hanstein's violet, wanneer de preparaten eenige dagen in de kleurstof hadden gelegen, naar het mij voorkwam, de buitenlaag sterker gekleurd dan de binnenste en hield zij ook beter dan de overige lagen, bij het uitwasschen met alkohol absolutus, de kleuring vast. Met zwavelzuur-koper en kali trad er een blauwkleuring op; deze reactie is niet specifiek, in zooverre namelijk, dat niet alle cellulose-soorten zich er mede kleuren. Voornamelijk kleuren er zich gaarne jonge, eenigszins verdikte celwanden mede; de reactie toont slechts aan, dat er een polyglucose is, die een dubbelverbinding vormt. Wij hebben dus in het slijm wel een stof nauw verwant met cellulose, zuivere cellulose is het echter in geen geval, chloorzink jood gaf immers volstrekt geen blauwkleuring. Wij zullen ons dus nog voorloopig tevreden moeten stellen met de benaming plantenslijm en het onder de eigenlijke slijmen rekenen, door Behrens sub 1° bedoelt. Tot welke van de twee soorten onder 1° opgenoemd, het slijm nu in dit bizonder geval behoort, is slechts zuiver uit te maken volgens de methode van Frank (Zie pag. 33), die de morphologische waarde van het slijm bepaalde, en zoo kon nagaan, of het gemodificeerde cellulose was, door verslijmen van den wand ontstaan, of wel zetmeelkorrels tot een slijmerige massa opgezwollen. Wel zijn in den laatsten tijd kleurreacties aangegeven, maar deze zijn niet zeer betrouwbaar

en staan zeer zeker in bewijskracht verre achter bij de resultaten langs den boven aangegeven weg verkregen.

LAUTERBACH l. c. ging dan ook reeds de ontwikkeling na van de slijmcellen van *Peireskia*, *Cereus* en *Epiphyllum* etc. en kwam tot het resultaat (l. c. pag. 33): „die Mehrzahl der *Cacteen* enthält Schleimzellen, welche als Behälter aufzufassen sind, deren Sekret durch Umwandlung des Plasma's der betreffenden Zellen entsteht. Die Zellwand nimmt an dessen Bildung keinen Antheil."

Wij zullen nu zien, of ook voor *Melocactus* het hierboven geciteerde geldt.

LAUTERBACH vond in de bloembladeren van de bovengenoemde geslachten talrijke slijmcellen. Door jeugdige bloemknoppen te onderzoeken, kon hij zich slijmcellen in verschillend stadium van ontwikkeling verschaffen.

Bij *Melocactus*, waar de bloemen en knoppen geheel tusschen de wolharen van het cephalium zijn verscholen, is het moeielijker goed materiaal te verkrijgen, en moet het geluk medewerken, zoo men bij het doorsnijden van een cephalium, juist een knop aantreft in het goede stadium van ontwikkeling. Zullen wij later nog nagaan, hoe de slijmcellen verspreid zijn in de bloembladeren, hier zij het voldoende mede te deelen, dat zij ook bij *Melocactus* in overgroot aantal en vooral in de nabijheid van den middennerf, worden aangetroffen, zoowel aan den onderkant, als aan de bovenzijde van het bloemblad.

De bloemknop, welke nauwelijks de halve hoogte der wolharen bereikte, werd, volgens de gebruikelijke methode, in paraffine ingesmolten, daarna met den microtoom gesneden, met Delafield's haematoxyline gekleurd, en vervolgens in canada-balsem ingesloten.

De slijmcellen weken in grootte weinig af van de omringende cellen; zij vielen echter onmiddellijk in het oog door de paarsche kleur, die hun inhoud, evenals de wand, met haematoxyline had aangenomen. Bij deze kleuring werd steeds Delafield's haematoxyline gebruikt, waardoor zich de kernen, zoowel als de onverdikte celwanden, zeer schoon kleurden. Bij de celwanden was het tevens een zeer goed reactief op de zuivere cellulose, daar, zoodra er zich houtstof of kurkstof in had afgezet, geen kleuring meer optrad.

Het bleek nu, dat de slijmcellen ongeveer allen van gelijke grootte waren en de omringende cellen hier niet waren samengedrukt (Vergel. Pl. I fig. 13), zooals in het stamparenchym somtijds het geval was.

In sommige cellen, waar de wand steeds nog onverdikt was, werd de inhoud gevormd door een uit fijne korreltjes bestaande schuimige massa. Deze massa gaf geheel den indruk van den toestand, waarin het protoplasma verkeert, zoo dit zich vrij maakt uit den tapeten-celwand bij de vorming van het pollen, of bij de sporenvorming bij de *Hydropteorideen*, waar eveneens het protoplasma der tapetencellen om de sporenmoedercellen eene exine vormt. (Vergel. Strasburger, Histologische Beiträge Heft II Ueber d. Wachsthum vegetabilischer Zellhäute pag. 9, 10 en 12). Strasburger beschrijft daar den toestand van het protoplasma als „schaumig-vacuolig."

De schuimige celinhoud bestaat ook hier uit protoplasma, en scheidt aan de peripherie een slijmige geleiachtige massa af. Weldra zet deze zich in concentrische lagen min of meer regelmatig naar het midden toe voort en kan ten slotte het geheele lumen der cel opvullen; tusschen het slijm blijven dan nog eenige protoplasma-resten over. In de fig. (Vergel. Pl. I fig. 13) zien wij de verschillende toestanden. Bij *a* vinden wij nog schuimig protoplasma, duidelijk omringd door den onverdikten celwand, die hier in dit geval zeer intensief was gekleurd. Bij *b* is de massa inwendig reeds meer compact geworden, en beginnen zich concentrische lagen te vertoonen, tegen den celwand aangelegen. Dat deze niet, of tenminste zeer los met den oorspronkelijken celwand, samenhangen, blijkt wel hieruit, dat zich de massa heeft gecontraheerd en teruggetrokken van den celwand. Bij *c* zijn nog meer concentrische lagen opgetreden, die hier duidelijk gekleurd waren, terwijl het binnenste nog werd ingenomen door de schuimige massa. Uit deze verschillende stadiën van ontwikkeling van de slijmcellen, terwijl door nog meerdere overgangsstadiën het onderlinge verband ten duidelijkste bleek, volgt, dat het slijm geen verdikte celwand is, die verslijmt, zooals b. v. bij slijmgevende zaadhuiden wordt gevonden. Wel volgt er uit, dat het protoplasma concentrische lagen afscheidt in het inwendige van de cel. Evenmin is het slijm uit zetmeelkorrels ontstaan, die noch in de schuimige massa, noch in de omringende cellen te vinden waren.

De juistheid van Lauterbach's onderzoekingen worden, door hetgeen wij bij *Melocactus* vinden, bevestigd, en ook hier dus, is het slijm te beschouwen als een directe vorming van het protoplasma. Vergelijken wij de afbeeldingen, welke Lauterbach geeft, dan zijn die in hoofdzaak geheel gelijk aan de fig. (Vergel. Pl. I fig. 13),

slechts waren de slijmcellen bij de, door hem onder zochte bloembladen, veel grooter en worden de details daardoor duidelijker zichtbaar.

Wat nu de physiologische beteekenis van deze slijmcellen aangaat, zijn de meeningen zeer verdeeld. Zeker is het, zooals reeds door Wetterwald (Blatt- u Spross-bildung b. d. *Euphorb.* u. *Cacteen*) werd aangetoond, dat zij niet dienen voor het doen barsten der kurkcellenlaag, welke zich onder de dorengroepen bevindt, zooals Delbrouck meende (Pflanzenstacheln pag. 75). „Zu diesem Weiterwachsen ist nun erforderlich dass die oben erwähnte Korkplatte gesprengt wird, und scheinen mir zu diesen Behufe die gerade bei diesen Gattungen so stark entwickelten und so sehr quellungs-fähigen Schleim-Zellen dienen zu sollen." Lauterbach l. c. pag. 32 wil een verband zien tusschen de ontwikkeling van het hypoderm, en het voorhanden zijn van slijmcellen; naarmate het eerste sterker ontwikkeld is, zijn de laatsten geringer in getal. Naarmate dus de planten beter zijn beschut voor de inwerking der drooge atmospheer hebben zij minder slijmcellen; hij zegt dan ook: „die Schleimzellen möchte ich als Feuchtigkeits-Reservoire bezeichnen, die, die *Cacteen* befähigen, in den trockensten Gegenden der Erde zu vegetiren", en verder: „Dieselben treten in grösster Anzahl auf in den Organen, oder den Theilen der Pflanze, welche am meisten dem Eintrocknen ausgesetzt sind, wie die Höcker, Kanten und vor allem die Blätter. Hiermit hängt auch ihr Verschwinden in alten verholzten Stämmen zusammen." Haberlandt (Physiolog. Pflanzenanatomie) zegt pag. 335. „Jedenfalls geht es nicht an, den schleimigen Inhalt in allen Fällen als nutzloses Excret zu betrachten, dagegen spricht schon seine chemische Beschaffenheit." Deze tirade is waarschijnlijk gericht tegen Wigand (Pringsheim Bd. 3, pag. 149) die „den Schleim der *Cacteen* hält für die mehr oder weniger deorganisirte Verdickungsschicht der Zellwand." Hij zocht evenals Hanstein en Leitgeb het nut der slijmmassa in het feit, dat zij met den groei in verband zoude staan, door dat zij weefselspanning teweeg brengt. Hij meende verder dat „die Schleimbehälter als Wasserreservoire dürften dienen und somit der Quellschicht der Samenschalen an die Seite zu stellen sein."

Andere pogingen om de slijmcellen physiologisch te verklaren worden niet aangetroffen. Met den groei staan zij in den stam bij *Melocactus* zeker niet in betrekking. In jonge individu's, waar nog weefselspanning, of liever verhoogde turgor, van nut zoude kunnen zijn, treffen

wij ze niet aan, wel in volgroeide stammen, waar de sterke collenchymlaag zich tegen alle uitrekking verzet en waar een spanning, zoo de slijmcellen die konden teweeg brengen, van weinig of geen nut zoude zijn. Ook als bewaarplaats voor water, is hare rol niet in allen deele duidelijk.

Waartoe toch haar voorkomen bij oudere planten, met zoo sterk hypoderm voorzien, en niet in de jonge planten, wier teedere epidermis de verdamping nog zeer onvoldoende kan tegengaan? Waarom dan niet door het geheele parenchym verspreid? Of zouden zij juist zoo hypodermaal geplaatst zijn, om daar het eerst weder water toe te voeren, waar het 't meest verloren wordt? Maar hoe dan ook te verklaren, hun voorkomen, niet alleen in het gedeelte der bloemkroon, dat zich ontplooit, boven de wolharen van het cephalium, maar ook daar, waar deze dichte haarmassa de sterke verdamping op uitstekende wijze verhindert? Het is mogelijk, dat de slijmcellen bij de *Melocacti* te beschouwen zijn als rudimentaire organen, welke bij de overige geslachten dienst doen als bewaarplaats voor vocht, waar nog niet op andere wijze voor nuttelooze verspilling is zorg gedragen. Hiermede zoude dan te verklaren zijn: hare aanwezigheid in de bloembladeren, en haar sporadisch voorkomen in het stamgedeelte, echter moeielijker hare afwezigheid bij de jeugdige planten.

Het resultaat zou dus zijn, dat zij niet dienst doen als zuiver mechanische cellen. Met het oog op de verspreiding van deze eigenaardige plantenfamilie, in verband met de groote behoefte en zorg om het opgenomen water zuinig te verbruiken, in verband ook met de groote watercapaciteit van het slijm, is de meest gereede verklaring dat het dient als bewaarplaats voor water.

Behalve de slijmvoerende cellen zagen wij, dat bij de *Cacteën* nog een bizondere soort van cellen wordt aangetroffen welke een overgroote mate van kristallen bevatten. Wanneer wij hier de collenchymatische cellen van het hypoderm uitzonderen, waarvoor wij reeds vroeger. (Zie pag. 25 en 27) het bezit van kristallen beschreven, dan vinden wij in het parenchym verspreid, zoowel in de palissaden-weefsellaag, als meer naar het centrum toe, hier en daar cellen, die noch in grootte, noch in vorm van de omringende afwijken, maar gekenmerkt zijn, doordat hun inhoud bijna uitsluitend bestaat uit een sterk ontwikkelde kristalster van oxaalzuren kalk. Bij de jonge kiemplant is er nog geen spoor van kristallen te

ontdekken; evenmin konden wij hen vinden bij een ongeveer zesjarig individu. In een exemplaar van *Melocactus leucacanthus*, van cephalium reeds voorzien, waren zij in betrekkelijk groot aantal aanwezig, bij een zeer oud exemplaar van *Melocactus flexilis*, was het parenchym opgevuld met kristalsterren, zoodat het een korrelige massa vormde, welke men tusschen de vingers tot een fijn poeder kon wrijven. Miquel geeft op, dat een stuk parenchym, uit het merg genomen, bij verbranding ongeveer zijn eigen gewicht gaf aan oxaalzuren kalk. Werden er in het hypoderm slechts enkelvoudige kristallen gevonden, zoo wordt er in het parenchym slechts bij hooge uitzondering een enkel kristal aangetroffen, maar bijna steeds kristalsterren, welke de geheele celholte opvullen. De gewone reacties toonen aan, dat zij geheel uit oxaalzuren kalk bestaan. Lauterbach geeft voor *Melocactus communis* D. C. (l. c. pag. 11) op, dat de stervormige kristalklieren tot grondvorm hebben het monokline prisma, met korte hoofdas, waardoor de uiteinden niet ver uiteen wijken. Meest waren echter de kristalsterren zoo dicht gebouwd, dat van een afzonderlijken kristalvorm zoo goed als niets viel waar te nemen.

Behalve de kristalsterren van oxaalzurenkalk komen er bij *Melocactus* sphaerokristallen voor. Bij *Melocactus leucacanthus* werden in het cephalium-parenchym vele van deze kristallen opeengehoopt gevonden, van geringe grootte, verder werden zij hier en daar aangetroffen. Zij zijn steeds nagenoeg schijfvormig en cirkelrond. Somtijds ook zijn er twee of meer samen vergroeid en vormen zij op deze wijze een lichaam van onregelmatige gedaante. De sphaerokristallen, in het cephalium voorkomend, waren steeds vrij in het inwendige der cel, nooit tegen den celwand zelf aangezeten. In het midden vertoonen zij een heldere kern vanwaar fijne strepen straalsgewijs naar de peripherie uitgaan, terwijl afwisselend op grooteren, of kleineren afstand van het centrum, concentrische ringen zijn van lichter of donkerder kleur. De cellen, waar in zij voorkwamen, weken noch in grootte, noch in gedaante, af van de omringende cellen.

In de nabijheid der sphaerokristallen kwamen meestentijds tevens kristalsterren van oxaalzuren kalk voor, waardoor gemakkelijk contrôle kon worden uitgeoefend op de reactie tot bepaling van hun chemische samenstelling. Bij toevoeging van azijnzuur bleven zij onveranderd, zij losten op in zoutzuur. In zwavelzuur vormden zich eerst aan de peripherie, die overigens zeer zuiver begrensd was, enkele zeer fijne kris-

talnaalden, terwijl langzamerhand het geheele kristal werd omgezet in een bundel van gypsnaalden. In salpeterzuur lossen zij zeer langzaam op, evenals de gewone kristalsterren, waarbij ten slotte gasontwikkeling plaats vindt. Waarschijnlijk is een organische stof tusschen de naalden in gelegen, daar zij bij inwerking van zuren zich eerst bruin kleuren. In water en verdunde glycerine lossen zij na eenigen tijd op. Deze oplosbaarheid in water toonde aan, dat zij niet uit oxaalzuren kalk waren opgebouwd, maar een ander kalkzout hen samenstelde. Bij behandeling met salpeterzuur ammonium-molybdeenaat werden eerst de kristallen opgelost, en daarna een geel neerslag gevormd; deze reactie toonde dus de aanwezigheid aan van phosphorzuur. De sphaerokristallen bestaan dus uit een mono-calciumphosphaat dat oplosbaar is in water en waarmede ook de bovengemelde reacties overeenstemmen. (Zie ook A. Hansen. Arb. d. Bot. Inst. z. Würzburg) Schleiden, Harting, noch Miquel maken melding van het voorkomen van phosphorzuren kalk onder dezen vorm bij de *Cacteen*.

M. Moebius (Sphaerokryst. v. Kalkoxalat bei *Cacteen*. Berichte d. Deutsch. Botan. Gesch. Bd. III 1885 N° 27) is de eerste, die hen beschrijft voor *Cereus*, *Phyllocactus*, en *Mamillaria*, waar zij in hoofdzaak denzelfden bouw vertoonen als bij *Melocactus*, maar volgens hem uit oxaalzuren kalk bestaan. Zijne reacties kunnen echter evengoed wijzen op phosphorzuren kalk en dan zouden zij volmaakt overeenstemmen met de bovenbeschrevene bij *Melocactus*. Slechts vond hij om het kristal een fijn vliesje van cellulose, dat bij de bovenbeschreven sphaerokristallen niet kon worden teruggevonden, en wiens aanwezigheid mij niet alleen vrij onzeker, maar ook moeielijk te verklaren toeschijnt. Lauterbach l. c. zegt bij vele soorten sphaerokristallen te vinden, beschrijft hun bouw echter niet nader.

De „gummihaltigen hellen Tropfen" waarvan Miquel (Beitr. z. Anat. d. *Cact.* l. c. pag. 470) spreekt, zijn zekerlijk slijmcellen, welke bij het doorsnijden in het palissade parenchym te voorschijn kwamen.

Lauterbach had, behalve de boven beschreven sphaerokristrallen, nog sphaerokristallen gevonden welke op inuline geleken. In stukken parenchym, welke in alkohol van 57 % werden bewaard, vond ik hen slechts bij groote uitzondering, meer verspreid, en duidelijker daarentegen, zoo het weefsel gedurende eenige dagen in alcohol absolutus had gelegen. Zij waren dan nog voornamelijk beperkt tot het chlorophylhoudend parenchym. Door hun grootte, vallen zij gemakkelijk in

het oog, somtijds vulden zij het geheele cellumen op. In hun uiterlijk voorkomen gelijken zij geheel op typische inuline-sphaerokristallen.

Werden doorsneden met Hanstein's aniline violet gekleurd, en snel overgebracht in canadabalsem, na uitspoeling in nagelolie, dan scheen het kristal gehuld te zijn in een slijmmassa, welke een violetroode tint aannam; verder bevatte de cel zelve echter geen slijm. In sterke glycerine lossen zij niet op, in verdunde glycerine vrij langzaam; werd een preparaat overgebracht in water, dan verdwenen de sphaerokristallen zeer snel; evenzoo werden zij opgelost in sterke zuren b. v. zwavel- en salpeterzuur.

In kaliloog lossen zij eveneens op en vormen gele olieachtige druppels. In azijnzuur lossen zij naar het schijnt niet op. Door gloeiing op platinablik werd beproefd, de eigenaardige reuk van caramel te verkrijgen; dit gelukte echter niet, misschien door de geringe hoeveelheid. Bij behandeling met kopersulfaat en kali werden zij opgelost; op de plaats waar zij zich echter vroeger bevonden hadden, ontstond een roodbruin neerslag, wanneer men eerst het preparaat even had gekookt in water waarin een spoor zoutzuur. (Vergel. Behrens Hilfsbuch pag. 318.) Uit alle deze reacties blijkt wel dat Lauterbach juist oordeelde, toen hij deze kristallen als op inuline gelijkend beschreef. Van inuline echter wijken zij af door hunne oplosbaarheid in water en glycerine; waarschijnlijk is het dus een naverwante suikersoort, welke hier de rol vervult van reservevoedsel en zoo noodig wordt omgezet in druivensuiker.

BOUW EN VERLOOP DER VAATBUNDELS.

Wanneer wij den kegelvormigen stam van een *Melocactus* overlangs doorsnijden, dan vinden wij in het centrum het mergparenchym, aan beide zijden door een donkerder gekleurd weefsel van het schorsparenchym gescheiden. Dit weefsel wordt door de vaatbundels gevormd, die zich van den wortel af, eerst eenigszins kegelvormig uitbreiden, om zich later in een cylinder te verheffen tot aan het cephalium, in welk weefsel zij zich verliezen. Wanneer wij het parenchym van een jeugdigen *Melocactus* (nog zonder cephalium) doorschijnend maken, door het te behandelen met kaliloog en over te brengen in sterke glycerine, dan kunnen wij het verloop der vaatbundels zeer duidelijk nagaan.

Wij zien dan, dat zij een gesloten cylinder vormen, met kleinen diameter in vergelijking met den geheelen stam; de verhouding is ongeveer 1 tot 3. In dezen cylinder zijn hier en daar groote ruitvormige openingen, vrij regelmatig geplaatst, waardoor de vaatbundels uittreden welke zich naar de dorengroepen en het schorsparenchym begeven. Het mergparenchym is voorzien van onregelmatig verloopende bundels, die uit het naar binnen gekeerde gedeelte van den vaatbundelcylinder ontstaan. De vaatbundels, die zich naar de peripherie begeven, gaan eerst bijna recht naar boven, nadat zij uit de ruitvormige opening in den cylinder zijn uitgetreden, buigen zich dan om in een rechten hoek, en verloopen verder nagenoeg horizontaal naar de dorengroepen. Onderweg geven zij vaatbundels af voor het schorsparenchym. Dicht nabij de inplanting der dorens buigt zich een tak naar beneden, om zich in de eigenlijke bladbasis (de knobbel van een rib) te verliezen, terwijl meerdere takken zich naar de dorens toe begeven, zonder deze evenwel te bereiken, daar zij in het onderliggend weefsel eindigen.

Indien men den vaatbundel-cylinder isoleerde uit het omringend weefsel (wat echter onmogelijk is, daar de opbouwende elementen de noodige stevigheid missen), dan zoude men kunnen meenen den vaatbundelcylinder van een varenstam voor zich te hebben Op dwarsdoorsnede blijkt, dat de vaatbundelkring niet gesloten is, doch uit even zoovele afzonderlijke bundels is opgebouwd, als aan den stam ribben voorhanden zijn. Bij den zesjarigen *Melocactus* welken wij hiertoe onderzochten, vonden wij b. v. tien bundels, overeenkomend met het aantal ribben. Daar de bundels onderling anastomoseeren, waardoor het netvormig voorkomen wordt teweeg gebracht, zullen zij natuurlijk niet overal even duidelijk gescheiden zijn, maar zal nu eens, wanneer men een opening heeft doorgesneden op het grootst der breedte, de mergverbinding, welke zich daar door heen voortzet, vrij uitgebreid zijn, dan weder twee bundels onderling verbonden zijn. Zulk een bundel, afzonderlijk beschouwd, heeft een halve-maanvormige gedaante en bestaat uit een aantal verticale wigvormige platen met den scherpen kant naar het centrum gekeerd. De buitenzijde is afgerond en van de verschillende deelen te samen door het cambium van het schorsparenchym afgesloten. (Vergel. Pl. I, fig. 14). De vaatbundels zijn geheel verstoken van bastvezels of van eenige scheede, zij bestaan slechts uit eigenaardige houtcellen en vaten, benevens een bastgedeelte, uit eenige zeefvaten en cambiale cellen opgebouwd. Beschouwen wij nauwkeuriger het houtgedeelte. Op Dwrsdrsn (Vergel. Pl. I, fig. 14) vertoont, zooals boven reeds gezegd, het houtgedeelte een vrij regelmatigen bouw. De elementen zijn in radiale reeksen gerangschikt, op longitudinale doorsnede blijken het ringcellen te zijn, of wel ring- en spiraal-vaten. De vaten zijn van de cellen slechts onderscheiden door den geringeren diameter en het verdwijnen der horizontale tusschenschotten. Onderling zijn zij tot reeksen verbonden, zonder een bepaalde plaats in het houtgedeelte in te nemen; in physiologischen zin vervullen zij dezelfde functie als de ringcellen Deze zijn nu eens typische ringcellen, d. w. z. waar wij de ringen duidelijk van elkander gescheiden vinden, dan weder zijn deze min of meer met elkander verbonden en vormen zoodoende een gedeeltelijke spiraal.

Andere vormen van wandverdikkingen, dan de hier beschrevene, werden niet aangetroffen; steeds was de wand zelf der houtvaten en cellen onverdikt gebleven en vertoonde duidelijke cellulose-reactie, terwijl de spiraaldraad zich met Schulze's reagens duidelijk geel kleurde.

In diameter verschillen de vaten en cellen zoo weinig van elkander, dat men op Dwrsdrsn. bijna geen verschil tusschen hen ziet.

Tusschen deze houtelementen bevonden zich af en toe parenchymelementen, van cylindrische gedaante, dus meer in de lengte gerekt dan de gewone parenchymcellen. De wigvormige platen, waaruit het houtgedeelte van een bundel opgebouwd was, waren niet steeds in gelijk aantal; nu waren er eens vier, dan weder zeven, soms ook meer. Tusschen de bundels in, bevond zich parenchym, geheel gelijk aan het mergparenchym; reeds vroeger gaven wij den naam van mergverbindingen aan dit parenchym.

Aan de peripherie van het houtgedeelte vinden wij het bastgedeelte, op Dwrsdrsn kenbaar door de cambiale cellen en zeefvaten. De zeefvaten zijn slechts weinig in aantal en daarbij zeer nauw, zoodat zelfs de zeefplaten met de sterkste vergrooting, niet duidelijk waren te zien. Deze weinige ontwikkeling der zeefvaten schijnen de *Cacteen* met andere sukkulenten gemeen te hebben. (Vergel. DE BARY. Vergl. Anatom. d. Veget. Org. pag. 180). De cambiumcellen, welke aan de eene zijde nieuwe schorselementen vormen, aan de andere zijde bijdragen tot de toename der houtcellen, zijn cylindrisch met dunnen wand zonder teekening en in radiale rijen gerangschikt. Af en toe vindt men een kristal-ster van oxaalzuren kalk in een cel, die zich nauw om het kristal heen sluit. Reeds BRONGNIART (Archives du Muséum 1839 pag. 443) gaf een zeer juiste beschrijving van het houtgedeelte van een *Melocactus*; hij maakte onderscheid tusschen de ringvaten en ringcellen; zijne afbeeldingen munten eveneens uit door juistheid, zoodat MIQUEL terecht naar hen verwijst. MIQUEL zegt echter (Anatom. Bemerk etc. l. c. p. 473) „Ein grosser Theil der Gefässen welche das Holz bilden besteht aus getüpfelten Gefässen"; later zegt hij dan, dat de stippels rond of ovaal zijn, een vorm van vaten waarnaar ik te vergeefs zocht bij onze exemplaren. Verder beschrijft hij, onder verwijzing naar BRONGNIART, de boven beschreven ring- en spiraalvaten en cellen. Hij deelt nog mede, dat hij een spoor van jaarringen meende te ontdekken. Wanneer men namelijk dunne dwarsdoorsneden droogt, treden er concentrische kringen op „welche aus Zellengewebe bestehen, und ohne Zweifel den concentrischen Zellenkreisen analog sind, welche die dicotyledonische Holzstraten trennen." Dat er geen duidelijke jaarringen gevonden worden, bevreemdt hem niet. De onduidelijke ringen zelfs, kon ik onmogelijk vinden: wel zijn de vaten concentrisch gerangschikt,

maar dat geeft nog geen recht om deze concentrische kringen met den naam van jaarringen te bestempelen, waar de elementen steeds van gelijken diameter zijn. Te verwonderen is het trouwens niet, dat wij geen duidelijke jaarringen vinden bij deze planten, die ten eerste zeer langzaam groeien, en dan voorkomen in een uiterst gelijkmatig klimaat.

Over zeefvaten of cambiale cellen spreekt Miquel niet, wel Schleiden (Vergel. Beitr. z. Anat. d. *Cact.* pag. 25), die de vaatbundels bij de *Cacteen* in drie roeyen verdeelt, naarmate zij een bastbundel, of een gomkanaal bezitten, of wel de cambiaallaag zich onmiddellijk aan het schorsparenchym aansluit, zooals bij *Melocactus* het geval is.

Wanneer wij nu den bouw nagaan van een ouderen vaatbundel, dan vinden wij dezen in enkele punten van den boven beschrevenen afwijken. Wij zagen reeds, hoe het cambium steeds nieuwe elementen vormt. Deze secundaire diktegroei houdt echter op, zoodra het cephalium zich gaat vormen en het vegetatieve stamgedeelte niet meer in omvang toeneemt. Een exemplaar van *Melocactus leucacanthus* met goed ontwikkeld cephalium leverde het onderzoekingsmateriaal. De plaats in den stam, vroeger door het cambium ingenomen en kenbaar door de tangentieele deelingen in de cellen, wordt nu door gewone parenchymcellen ingenomen van isodiametrischen vorm. De kristalsterren van oxaalzuren kalk, welke nabij het cambium voorkwamen, zijn bijna geheel verdwenen. De cellen, onmiddellijk tegen den vaatbundel aangelegen, zijn met zetmeel voorzien, in grooter hoeveelheid dan men gewoonlijk aantreft; zij vormen daarom echter nog geen duidelijke zetmeelscheede. Het houtgedeelte evenals het zeefgedeelte van den vaatbundel is door secundairen groei in omvang toegenomen. De laatst ontstane houtvaten wijken van den zuiveren spiraalvorm af; dikwerf vindt men twee spiraaldraden zoo samengesmolten, dat de teekening van den wand hen meer op laddervaten doet gelijken; zij zijn echter nimmer onregelmatig gestippeld. De primaire vaten zijn klaarblijkelijk in de lengte gerekt, daar het meermalen voorkwam, dat de spiraaldraad in stukken uiteen gerukt was of zeer steile windingen had.

Spiraal-cellen werden minder aangelegd, daarentegen werden wel houtparenchym-cellen gevormd, zonder wandverdikking. De secundaire zeefvaten zijn duidelijker kenbaar, vooral door hun inhoud; zij zijn grooter dan de primaire en meer in aantal; de zeefplaten waren echter steeds nog niet duidelijk te zien.

Aan de buitenzijde wordt de secundaire bast van het omringende

parenchym gescheiden door een laag spoelvormige vezels, die nauw opéén gedrongen zijn, en een geringe lengte bezitten. Bij behandeling met Schulze's reagens bleken zij nog uit zuivere cellulose te bestaan; tot de stevigheid zullen zij dus weinig bijdragen. Zij vormen geen gesloten scheede om den vaatbundelcylinder, maar zijn beperkt tot het bastgedeelte der afzonderlijke bundels. (Vergel. Pl. II fig. 16).

De vaatbundels, die naar de peripherie verloopen, zijn van collateralen bouw; bij de oudere exemplaren vindt men hen somtijds vergezeld door eenige vezels, geheel gelijk aan die welke wij boven beschreven; ook hier zijn zij steeds tot het zeefgedeelte beperkt. (Vergel. Pl. II fig. 17).

In den jeugdigen stam kwam het aantal bundels overeen met het aantal ribben; bij het oudere exemplaar waren de afzonderlijke bundels verder van elkander gescheiden door de mergverbindingen en vormden een zeer onregelmatig netwerk, doordat zij anastomoseerden met de naastgelegen vaatbundels.

Nabij het cephalium buigen zich de vaatbundels naar elkander toe en sluiten op deze wijze den vaatbundelcylinder af. Wij beschreven reeds vroeger het verloop en den bouw van de vaatbundels, welke zich naar de peripherie begeven: ons rest dus nog hun samenhang na te gaan met den hoofdvaatbundel. Op Lgtdrsn. blijkt, dat de primaire houtvaten en cellen zich in de mergverbinding tot een streng vereenigen, die in omvang toeneemt, doordat ook van de secundaire houtelementen houtvaten toetreden. Aan de peripherie, dus daar, waar de mergverbinding door den vaatbundel wordt verlaten en deze in het schorsparenchym overgaat, verbindt zich het bastgedeelte van den vaatbundel met de streng houtvaten, gezamelijk vormen zij dan een collateralen vaatbundel. Ook Miquel merkte reeds op, dat de vaatbundel zich bij zijn ontstaan splitste, en het houtgedeelte de geheele mergverbinding doorliep; hij bracht dit zeer terecht in verband met den secundairen diktegroei. Op Dwrdrsn. blijkt het, dat de vaatbundels aan beide zijden van een mergverbinding het materieel leveren voor den peripherischen bundel. (Vergel. Pl. II fig. 18). Nu wij den bouw van den stam hebben nagegaan, kunnen wij overgaan tot de beschrijving der zijorganen, in casu, de dorens; bepalen wij ons dan eerst bij hunne inplanting en bouw.

BOUW EN INPLANTING DER DORENS.

Niet onmiddellijk bij hun ontstaan, maar eerst wanneer de plant, het zoogenaamde primitief stadium (Vergel. Suringar, Versl. en Meded. Kon. Akad. v. Wetensch. Afd. Natuurk. 3e Reeks Deel VI pag. 414) te boven is gekomen, wordt het typische aantal dorens gevormd, en komen de dorengroepen tot haar volkomen ontwikkeling. Evenzoo wijken de dorens, welke bij de jeugdige plant voorkomen en later zullen afvallen, of naar het grondvlak worden teruggedrongen, sterk af, in bouw zoowel als grootte, van die, welke men vindt in de dorengroepen der volwassen plant. Later zullen wij den bouw nagaan van de eerst ontstane dorens, evenzoo hun morphologische beteekenis, en ons hier bepalen bij de beschrijving van een dorenveld en dorens van een exemplaar dat 6 jaar oud is, en daarna zien, in hoeverre de bouw verschilt van dien bij een volwassen exemplaar. De plaatsing der dorens, evenals de onderscheiding in centrale- en rand-dorens, is als systematisch kenmerk van waarde, anatomisch zijn er geen verschillen merkbaar. In de jeugd bevatten de dorenvelden, behalve de dorens, nog wolharen; die op lateren leeftijd doorgaans afvallen.

Voor wij overgaan tot de beschrijving van onze eigen resultaten, zullen wij eerst nagaan, wat vroegere onderzoekers op dit gebied hebben gevonden. Schleiden noch Miquel deelen eenige opmerkingen van belang omtrent den bouw of inplanting der dorens mede. Harting is op dit punt iets uitvoeriger, en bestempelt hen met den naam v. g borstelachtige haren Tijdschrift v. Natuurlijke Geschiedenis Deel 9 pag. 200); hij geeft een zeer oppervlakkige beschrijving. Latere

anatomen schijnen zich weinig met den bouw der dorens te hebben opgehouden, en zoo al nog, *Cacteen*-dorens niet tot punt van hun onderzoek gemaakt te hebben. H. Caspari (Beiträge zur Kenntniss des Hautgewebes der *Cacteen* 1883 Ing. Diss.), is wel de eerste, die meer nauwkeurig den bouw der dorens nagaat, nadat vóór hem Delbrouck (Pflanzen-Stacheln *Haustein's* Botan Abhdl. 1875, Bd. 2 Heft 4 pag. 72) eenige weinige anatomische opmerkingen aan zijne morphologische had toegevoegd. Caspari onderzocht o. a. *Melocactus communis*; ter gelegener plaatse zullen wij op zijn resultaten terugkomen. Steeds heeft de morphologische beteekenis der dorens bij de *Cacteen* de onderzoekers meer aangetrokken, terwijl de anatomische bouw, ook door de moeielijkheden die het onderzoek oplevert, als o. a. hardheid waartegen bijna geen mes bestand is, zeer op den achtergrond is gebleven. Komen wij nu tot de resultaten van ons eigen onderzoek. Elke dorengroep in ons voorwerp bevatte zes dorens, waarvan één naar den top, en één naar de basis gericht is terwijl de vier overigen twee zijdelingsche paren vormden. Het midden van de dorengroep werd door wolharen bedekt, welke ook terzijde, tusschen de dorens, te voorschijn traden. De dorens waren ± 7 m.M. lang, naar buiten omgebogen en aan den top bruin gekleurd. Een doorsnede door het midden van zulk een dorenveld zal ons den bouw hiervan duidelijk kunnen maken. (Vergel. Pl. II fig. 19).

Het veld zelf is ingezonken, zoodat de epidermis met hypoderm en parenchym een opstaanden ring om het dorenveld vormt. Zooals ook uit Pl. II fig. 19 blijkt, buigt zich de epidermis om en bekleedt nog de binnenzijde van den wal, tot waar de inplanting der dorens begint. Evenver als de epidermis zich uitstrekt vinden wij dat het collenchymatisch hypoderm deze begeleidt. Huidmondjes troffen wij in de onmiddellijke nabijheid van zulk een dorenveld niet aan; het hypoderm was overigens geheel gelijk aan dat wat men elders aan den stam vindt. Waar nu het weefsel begint, waarop de dorens zijn ingeplant, zien wij de epidermis ophouden: het collenchym zet zich echter voort en vormt een doorloopende laag onder het dorenveld. Wij kunnen deze dus als een basale laag beschouwen, die de weefselgroepen, tot de dorens en hunne inplanting behoorende, afscheidt van het onderliggend parenchym, dat tot den stam behoort. Dit parenchym, dat vooral in de nabijheid der peripherie sterk met chlorophyl-korrels is gevuld, mist deze, voorzoover het zich onder de dorenvelden uitstrekt. Wij zagen, dat het collen-

chym zich voortzet als een samenhangende laag; het heeft zich echter in zijn voorkomen zeer gewijzigd. De sterk verdikte wanden, welke nog slechts plaats overlaten voor één of weinige kristallen, zijn hier teruggebracht tot tamelijk geringe wandverdikkingen, terwijl de vorm der cellen meer isodiametrisch is geworden en de cellen zelve door vrij groote intercellulaire ruimten gescheiden zijn. De kristallen, die anders geregeld het collenchym vergezellen, dat zich onder de epidermis uitstrekt, zijn hier verdwenen. Slechts door de blauwachtige tint, welken de verdikte wanden vertoonen, (in vergelijking namelijk met de parenchymcellen), en haar samenhang met de typische collenchymcellen, doen deze cellen, welke in een-, twee- of driedubbele rij voorkomen, zich kennen als collenchymatoïdisch weefsel. Deze laag, welke dus de basis van het dorenveld vormt, is niet geheel vlak, maar vertoont in het midden een zwakke welving. Onmiddellijk hierboven bevindt zich een laag van verkurkte, dunwandige cellen, wier lumen geringer is dan dat der collenchymcellen. Naar boven gaan zij geleidelijk over in een dichter kurkweefsel, dat als 't ware de basis van inplanting vormt voor de dorens; de laag grootere kurkcellen is slechts drie of vier cellen dik, de cellen zijn tafelvormig en in radiale reeksen gerangschikt, evenals de op hen volgende kleinere kurkcellen. De eerste laag kurkcellen strekt zich niet overal gelijkmatig boven de collenchymatische cellenreeks uit, maar bevindt zich alleen aan de basis der inzinking. Bij de opstaande zijwanden van het dorenveld sluiten zich de kleinere kurkcellen aan de collenchymlaag aan. Het weefsel, waarop de dorens zijn ingeplant, bestaat uit deze kleine kurkcellen; zij vormen een laag van eenige uitgebreidheid en vullen aldus bijna de helft op van het ingezonken dorenveld. (Vergel. Pl. II fig. 19). Zij zijn steeds dunwandig; het gelukte niet inhoud bij hen aan te toonen, evenmin als bij de overige weefselcellen, die zich boven de collenchymlaag bevinden. Naar alle waarschijnlijkheid zijn deze cellen dus reeds afgestorven. De dorens nemen ook niet meer in grootte toe.

Dit kurkweefsel sluit niet af met een gelijkmatig vlakke laag, waarboven de dorenwortel zich dan verheft, maar deze is iets onder de oppervlakte gezonken. Het vrije oppervlak van het kurkweefsel is geheel door haren bedekt, het gelukte niet meer een bepaalde epidermis terug te vinden, waarvan deze haren de uitgroeisels zijn. De basale cellen der haren onderscheiden zich door hare grootte van de onderliggende kurkcellen.

Eerst vindt men eenige korte cellen, spoedig door langgerekte gevolgd. Zij vertoonen duidelijk eene spiraalwijze streeping. Daar hun bouw zoo geheel overeenkomt met dien der wolharen in het cephalium, verwijzen wij daarheen voor meerdere bizonderheden. Zoowel in het midden van het dorenveld, als tusschen den dorenvoet en den opstaanden wal, die de dorengroep omgeeft, bevinden zich deze haren. Dikwerf vindt men ook, dat zij nog tot op eenigen afstand van hun inplanting, den dorenvoet zelven bekleeden, en dus ontstaan zijn uit de epidermale cellen van den dorenvoet.

De dorenvoet is niet scherp gescheiden van het onderliggend kurkweefsel; alleen de celvorm en rangschikking wijzen er op, dat men een ander weefsel heeft. Waren toch de kurkcellen zeer dunwandig, tafelvormig en in radiale reeksen gerangschikt, zoo zijn de cellen, die den dorenvoet opbouwen, meer prosenchymatisch met meer verdikte wanden. Naar boven toe rekken zij zich langzamerhand meer en meer in de lengte uit en verkrijgen daardoor een vezelachtige gedaante.

Er was geen spoor van aanduiding te vinden, dat het inwendige centrale gedeelte van den doren anders was gebouwd dan het peripherische deel; van overblijfsels van een vaatbundel, hoe sterk ook gereduceerd, was evenmin eenig spoor te vinden. De dorenvoet vertoont een knobbel (Vergel. Pl. II fig. 19) even boven zijn inplanting; deze is naar het midden toe gericht en in sommige gevallen (*Melocactus flexilis*) kunnen deze knobbels van twee tegenovergestelde dorens tegen elkander aankomen: daarbij onderdrukken zij dan geheel den groei van de haren op het vrije oppervlak van het dorenveld.

Delbrouck (Pflanzen-Stacheln l. c.) vermeldt reeds de sterke kurkvorming onder de dorens, en verklaart de aanwezigheid dezer kurkcellen door de voorzorg, genomen om te verhinderen dat de stijve, harde dorens, bij elke aanraking of stoot, in het binnenste zachte parenchymweefsel worden gedrongen. Hij zegt (pag. 74 l. c) „Zu diesem Behufe tritt zugleich mit dem Verholzen der Stacheln an ihrem Grunde ein den Kork-cambium ähnliches Gewebe auf, das periodisch in rascher Folge Schichten derberer Substanz hervorbringt, durch welche die Stacheln auf das festeste mit einander verkittet werden, so dass die schlummerende Knospe nunmehr durch eine massive, mit nach allen Richtungen hin starrenden Stacheln besetzte Korkplatte gegen äussere Insulte jeder Art geschutzt ist." Hij beeldt ook zulk een geval af. (Fig. 134 l. c.) waar successive kurklagen gevormd zijn. Hier echter bij

Melocactus, waar wij geen slapende knop aantreffen, en waar het vegetatiepunt, na de vorming der dorens, geheel uitgewerkt is, vinden wij ook slechts één doorloopende kurklamel. Ook behoeven wij dan hier niet de kracht der slijmcellen te hulp roepen, om deze kurklaag te doen barsten, zooals wij reeds vroeger mededeelden. Zeker is het, dat de verklaring, door hem voor deze sterke kurkvorming gegeven zeer veel aantrekkelijks bezit, en voorhands wel als de juiste mag beschouwd worden. Later zullen wij zien, dat er in de mate van ontwikkeling van deze kurklaag ook nog een reden te meer kan gevonden worden, welke voor de juistheid dezer opvatting pleit.

Nu wij de inplanting hebben nagegaan, kunnen wij terugkomen op den bouw van de dorens zelve.

Miquel zegt in zijne monographie (Monogr. Generis *Melocacti*. Acta. Ac. Caes. Leop. Carol. Nat. Cur. Vol XVIII Suppl. pag. 37) „spinae adultae e substantia subdiaphana compositae, texturam fibrosam sed vix accuratius investigandam offerre solent." Deze bewering, zeer juist voor enkele gedeelten van den doren, is echter niet over zijn geheele uitgestrektheid van toepassing, zooals wij zullen zien. Den dorenvoet beschreven wij reeds vroeger; langzamerhand nu gaan de cellen, welke zich onregelmatig aan elkander sluiten, in een prosenchymatisch weefsel over; deze vezels hebben een verdikten wand zonder eenige teekening. Laten wij phloroglucine en zoutzuur inwerken op een Lgtdrsn. door den dorenvoet en het begin van den eigenlijken doren, dan zal het kurkweefsel zich niet kleuren, maar onmiddellijk waar dit weefsel overgaat in de vezels, die den doren zelven opbouwen, zien wij een sterk sprekende rose tint optreden, welke dus aantoont dat dit weefsel verhout is.

De vezels, die het centrale gedeelte van den doren aan de basis opbouwen, zijn eerst omgeven door vezels met wijder lumen; deze zijn echter nog steeds van spoelvormige gedaante en sluiten nauw aan elkander, zonder eenige bizondere wandverdikking. Aan de peripherie vinden wij dan een eigenaardig soort van epidermis, (Vergel. Pl. II, fig. 21) waarvan hier en daar haren uitgaan, geheel gevormd als de overige wolharen, met korte cellen aan de basis en langgerekte aan den top. Bij inwerking van phloroglucine en zoutzuur kleurden zich deze haren, evenals de overige die op het dorenveld voorkwamen, rose. Deze epidermis omringt den geheelen doren, van den voet tot aan den top, met een enkelvoudige laag van platte cel-

len, met weinig verdikte wanden. Zij zijn van tafelvormige gedaante, met vlakke horizontale tusschenschotten. Op den wand vindt men een zeer onregelmatige, zwakke streping, meest volgens een spiraal gericht; dit wijst wel op een onregelmatige verdikking van den wand. Een verschil in streping aan top en basis kon niet worden gevonden; beide waren even zwak. Misschien is deze bij andere soorten sterker, daar H. Caspari (l. c. pag. 19) van de stamdoorns van *Melocactus communis* D. C. mededeelt, dat hij vond: „Epidermiszellen an der Stachelspitze mit wenig ausgebildeter unregelmässiger Streifung: die übrigen mit schwachen oft anastomosirten spiralen Verdickungsstreifen, und die zwischen diesen liegenden, nicht verdickten Wandstellen erscheinen als spirale Reihen von Tüpfeln." Deze epidermiscellen laten bij behandeling met reagentiën zeer licht van het onderliggend weefsel los, en o. a. bij behandeling met kaliloog vallen zij onmiddellijk af. Zoo men Schulze's reagens toevoegt, kleuren de meeste epidermiscellen zich geel, geven daardoor dus te kennen, dat zij vercutiniseerd zijn. Sommigen daarentegen, voornamelijk wel de basale cellen, vertoonen nog een zwakke cellulose-reactie, zooals uit hare blauw-violette kleur blijkt. Inhoud werd nimmer aangetroffen: wel was er hier en daar een geel-bruine korst tegen den wand afgezet, die met kaliloog verdween, in alkohol niet oploste, en die waarschijnlijk het residu was van den vroegeren levenden inhoud. Deze epidermis bekleedt den geheelen doren; de kleuren welke de dorens kunnen vertoonen, zijn echter gebonden aan de onderliggende vezels, die het inwendige vormen.

Aan de basis werd het centrale gedeelte van den doren, zooals wij boven zagen, ingenomen door vezels van prosenchymatischen vorm. Naar den top toe verdikt zich de wand dezer vezels meer en meer, totdat ten slotte het lumen geheel verdwijnt. Maken wij een Dwrsdrsn. niet te ver van de basis, dan vinden wij het centrum ingenomen door vezels van polygonale doorsnede, van meest vijfhoekigen vorm, met vrij sterk verdikten wand. Deze zijn omringd door vezels, wier wanden geheel op elkander gedrongen zijn, waar geen lumen meer is overgebleven. Behandelen wij zulk een Dwrsdrsn. met Schulze's reagens, dan zien wij dat, bij de vezels in het centrale gedeelte, de verdikkingslagen uit zuivere cellulose bestaan. De primaire wand is nog niet verhout, zooals wij vonden aan de basis bij de prosenchymatische vezels. De verdikkingslagen, zoowel als de oorspronkelijke wand,

blijken bij de buitenste vezels nog geheel uit zuivere cellulose te bestaan. Een Dwrsdrsn., nog hooger genomen, geeft slechts een massa van dicht opeengedrongen vezels te zien, waarin geen lumen meer terug te vinden is. Zij blijken geheel opgebouwd te zijn uit cellulose welke hier hoornachtig hard en zeer bros is geworden. Brengt men zulk een Dwrsdrsn. in sterke kaliloog, dan laten de vezels van elkander los, zwellen op, en nu treden de verdikkingslagen duidelijk op, terwijl in het midden een kleine opening ontstaat, het oorspronkelijke lumen. Deze vezels zijn aan de peripherie omringd door de epidermis, die wij vroeger beschreven. Wat de oorzaak is van de verschillende kleuren, welke in de dorens kunnen optreden, kon niet nader worden nagegaan. (Zie verder de beschrijving van de borstels in het cephalium).

Wij kunnen nu den bouw nagaan van een volwassen dorengroep en kiezen daartoe een dorenveld van *Melocactus flexilis*, waar wij 10 à 11 randdorens en 2 à 3 centrale dorens vinden. Voor den bouw van een doren nemen wij een centralen doren, die 2 à 3 cM. lang is.

Was er bij den jeugdigen doren, welken wij daar straks beschreven, nog geen duidelijk onderscheid tusschen dorenvoet en het overige gedeelte, hier is dat wel het geval en kunnen wij duidelijk onderscheiden: het onderste gedeelte, 3 à 4 mM. lang, cylindrisch van vorm en het bovenste gedeelte, dat zich steeds meer en meer toespitst. (Vergel. Pl. II, fig. 22).

Beschrijven wij eerst de structuur van dezen volwassen doren, dan zullen wij later zien, hoe de implanting geschiedt. Wanneer wij een Dwrsdrsn. maken door het onderste cylindervormig deel, dan vinden wij daarin een vaste kern, licht bruin van kleur. Het omringende weefsel is losser en donkerder gekleurd; het laat zich gemakkelijk in concentrische lagen afpellen, waarbij dan de vastere kern overblijft, die stevig met het overige deel van den doren verbonden is. Dit lichtbruine vaste kernweefsel blijkt uit vezels te bestaan, welke op Dwrsdrsn., een polygonale 5- à 6-hoekige gedaante hebben.

De middenlamel is duidelijk zichtbaar, en bij behandeling met Schulze's reagens blijkt, dat het inwendige vaak nog bekleed is met een zeer dun en fijn laagje zuivere cellulose. Inhoud werd in deze sclerenchymatische vezels nergens aangetroffen.

Op Lgtdrsn. blijken zij vrij lang en van spoelvormige gedaante te zijn. Bij behandeling met phloroglucine en zoutzuur kleurden zij zich

intensief rose en gaven dus de aanwezigheid van houtstof in de verdikte wanden te kennen, behalve bij het meest naar binnen gelegen laagje. Deze kern was niet scherp gescheiden van het omringende weefsel, liet zich echter gemakkelijk isoleeren, daar de samenhang tusschen de vezels verbroken was, en zij op den overgang in de bruine laag van elkander hadden losgelaten. De concentrische bruine lagen waren eveneens uit vezels opgebouwd, vertoonden echter op Dwrsdrsn., niet een even zuiveren polygonalen omtrek; hunne wanden waren meer gegolfd. De middenlamel was eveneens scherper gescheiden van de secundaire verdikkingslagen, welke hier bijna geheel uit cellulose bestaan. Somtijds bevond zich in het lumen dezer vezels een korrelige massa, die zich met ijzerzouten zwart kleurde en dus looistof bevatte.

Gaat men nog meer naar de peripherie toe, dan worden de wanden der vezels nog sterker gegolfd, somtijds zijn de vezels zelfs geheel platgedrukt. Ook in hoogte nemen zij af naar de peripherie toe, terwijl hun wand niet meer zoo sterk verdikt is. De buitenste lagen eindelijk worden gevormd door kurkweefsel, dat hier de epidermis vervangt. Van onregelmatige gedaante, los aaneenverbonden en gemakkelijk afschilferend, vormen zij een dunne laag, die den geheelen dorenwortel omgeeft. Bij inwerking van phloroglucine en zoutzuur kleuren zich deze peripherische cellen niet; zij worden hoog geel bij behandeling met Schulze's reagens en doen zich dus kennen als kurkcellen. De overgang tot de sclerenchymatische vezels geschiedt zeer geleidelijk. Geen dezer vezels vertoonde ergens een spoor van stippels. Somtijds was bij zeer sterke vergrooting een zeer flauwe streping te zien; misschien was deze in de sneêvlakte door het mes ontstaan, daar in aangrenzende vezels op Lgtdrsn. de richting juist gelijk was en in verschillende doorsneden de helling zeer aanmerkelijk verschilde.

De bouw van den doren, boven den wortel, vertoont hetzelfde wat wij reeds elders bij den jongen doren vonden. In tegenstelling van Caspari (l. c. pag. 19) konden wij hier geen geen specifieke epidermis vinden.

Boven den dorenwortel, waar het kurkweefsel verdwenen was, dat de epidermis daar verving, vonden wij aan de peripherie reeds onmiddellijk de sterk verdikte vezels zonder lumen. Meer naar binnen was eerst nog een kern van sclerenchymatische vezels, welke echter, naar den top toe, geleidelijk in aantal afnamen.

Een Dwrsdrsn. op eenige mM. boven den eigenlijken dorenwortel, dus in het conische gedeelte van den doren, vertoonde overal vezels, welke zich met Schulze's reagens violet kleurden; deze sloten met sterk gegolfde zijwanden nauw aaneén. In het centrum waren nog slechts enkele vezels, met houtstof doortrokken, over. Voor fijnere details kunnen wij verwijzen naar hetgeen bij de beschrijving van de borstels van het cephalium wordt medegedeeld.

Op den overgang van den dorenvoet in den doren zelve vindt men niet zelden bij oudere dorengroepen een witten vezelachtigen rand (Vergel. Pl. II, fig. 22 *d*), wat tot den term „fimbriatus" in de systematiek aanleiding heeft gegeven.

Deze witte rand bleek ontstaan te zijn, doordat bij den overgang van het deel, dat uitwendig met kurkcellen bekleed is, op de vezelachtige buitenlaag aan het bovengedeelte van den doren, de vezels aan hun basis hadden losgelaten. Men kan hen daar dan ook gemakkelijk in schilfers van den doren aftrekken.

De inplanting dezer dorens vertoont in hoofdzaak hetzelfde als bij de jongere dorengroep, alleen in verhouding tot de meerdere zwaarte der dorens zijn de bevestigende weefsels steviger. Zoo trad hier ook nog een verschil op, naarmate deze weefsels dienden om een centralen grooteren, of een der kleinere randdorens aan den stam te verbinden; wel dus tevens een bewijs voor de opvatting boven medegedeeld.

Wanneer wij ook hier denzelfden gang van beschrijving volgen als boven, dan zal het duidelijkst verschil en overeenkomst blijken. Eerst vinden wij dan, het meest naar binnen gelegen, het gewone parenchym, waaraan het collenchym aansluit. Dit staat in samenhang met het subepidermale collenchym, maar is bij dit oudere exemplaar van *Melocactus* evenals de subepidermale laag zeer sterk ontwikkeld. De cellen van dit collenchym, of beter collenchymatoïdisch weefsel, hebben zich ook hier weder niet zoo sterk verdikt als onder de gewone stam-epidermis. Zij hebben een lumen met inhoud, bevatten echter geen kristallen. De eigenlijke collenchymatoïdische laag is hier evenmin scherp gescheiden van het onderliggend parenchym, maar dit vertoont sterk verdikte wanden met groote stippels, soms ook vrij uitgebreide verdunde plekken op den wand, waar men een menigte kleinere stippels bijeen vindt.

Deze wanden vertoonen denzelfden blauwachtigen weerschijn, zoo

karakteristiek voor het collenchym; in alles zijn dus deze cellen als een overgangsvorm te beschouwen. Wij vinden hier niet twee of drie lagen cellen, welke collenchymatisch verdikt zijn, maar een geheel weefselkussen, dat een groot gedeelte van den rug der rib inneemt, waarop de dorens zijn geplaatst.

Vonden wij vroeger bij de jonge dorens, dat het collenchymatoidisch weefsel eene inzinking vormde, waarin de doren was geplaatst, hier vinden wij juist het omgekeerde. Wanneer wij den centralen doren en twee randdorens juist mediaan hebben doorgesneden, zien wij het collenchymatisch weefsel in het midden en zijdelings, als 't ware in de kern van de dorens voortdringen. Op deze wijze worden drie kegelvormige verhevenheden gevormd, waarover zich de voet van de dorens heenstulpt.

Op dit collenchym volgt eene laag kurkweefsel; daar deze voornamelijk dient om de dorens te bevestigen, vinden wij deze hier niet, zooals vroeger, alleen uit dunwandige kurkcellen bestaande, maar wisselen laatstgenoemde af met eene vier of vijf cellen dikke laag, sterk verdikte kurkcellen, wier lumen bijna geheel is verdwenen. (Vergel. Pl. II, fig. 23). Onder de sterke dorens zien wij eene dubbele laag van deze kurkcellen, met verdikten wand, wel een bewijs dat zij moeten bijdragen tot de meerdere stevigheid. Slechts in het midden van het dorenveld is deze dubbele kurklaag goed ontwikkeld. Naar de zijkanten toe vinden wij eerst eene enkele laag en ten slotte alleen dunwandige kurkcellen.

Op de verdikte kurkcellenlaag volgt dan in geringe uitbreiding eene laag van dunwandige kurkcellen, die onder de inplanting van den doren vrij spoedig overgaat in de eigenaardige spoelvormige vezels met sterk gegolfden wand en sterke cellulose-laag.

Op den top van de kegelvormige verhevenheid, welke zich onder het centrum van den doren bevindt, is deze laag zeer onbeduidend en vinden wij reeds spoedig de dikwandige sclerenchymatische vezels, waaruit de kern van den dorenwortel en de basis van den doren zelf, zijn opgebouwd. Aan de zijkanten der kegelvormige verhevenheid vinden wij de laag spoelvormige cellen met gegolfden wand sterker ontwikkeld. Aan de peripherie wordt deze omgeven door de dunwandige kurkcellen, waarvan wij reeds vroeger zagen, dat zij den geheelen dorenvoet omringen. De dorenwortels van centrale en randdorens zijn tot op eenige hoogte (Vergel. Pl. II, fig. 22) nog samen

versmolten; wij vinden ook daar weder de vezels met gegolfden wand, welke dus een onafgebroken laag boven de dunwandige kurklaag vormen. Gaan zich nu de dorenwortels van elkander scheiden, dan worden zij aan de buitenzijde van hunne basis met eene laag dunwandige kurkcellen omringd. Op de plaatsen, waar de dorenwortels samensmelten, dringt het kurkweefsel zich nog over eenigen afstand tusschen hen in.

Op deze kurklaag vonden wij nergens haren gezeten, noch eenig ander spoor van epidermis. Aan de zijkanten, waar het dorenveld door den wal, door eene verhevenheid der epidermis gevormd, omringd is, sluit zich de epidermis van den stam onmiddellijk aan bij het kurkweefsel, zonder zich daaroverheen voort te zetten.

Suringar (Versl. en Meded. d. Kon. Acad. v. Wetensch. Afd. Natuurk. 3e Reeks D. VI, pag. 421) zegt: „De hoogste (dorengroepen) en vooral in een groeienden top, die nog niet in cephalium vorming is overgegaan, zijn het rijkelijkst, soms zeer sterk met vilt bekleed, (zij) schijnen daardoor ook vaak grooter. De onderste zijn relatief klein en kaal." Zeer sterk valt dit b. v. in het oog bij *M. pulvinosus*, waarvan de „areolae copiose tomentosae" in de bovenste dorengroepen groote witte kussens vormen, terwijl de onderste geheel kaal zijn. Reeds bij de middelste dorenvelden kan men de haren gemakkelijk verwijderen. Bij nader onderzoek blijken zij dan niet meer vastgehecht maar reeds afgestooten te zijn geweest.

In het algemeen vallen de haren, die bij de jonge dorenvelden aanwezig zijn, altijd vroeger of later af, en wel, zoodra de epidermis, welke deze haren voortbrengt, door kurkweefsel wordt vervangen. Bij het gebruik maken van het kenmerk der meerdere of mindere behaaring moeten dus gelijksoortige dorengroepen van gelijken leeftijd met elkander vergeleken worden.

DE AANLEG DER RIBBEN EN DORENS.

De groote reductie en metamorphose, welke bij het geslacht *Melocactus* zoo ingrijpend optreedt, geeft ons een kogelvormig, geribd lichaam, met dorens bezet, te aanschouwen, waarin wij, op het eerste gezicht, moeielijk eenige overeenkomst kunnen vinden met een gewoon bebladerden stam. Onderzoeken wij daarom het vegetatiepunt en zien wij, hoe en waar de verschillende deelen worden gevormd, om te zien, of wij ook dáár eenige aanduiding kunnen vinden, om de morphologische waarde der organen naar recht te kunnen schatten. In het groeipunt toch, evengoed als bij de individueele ontwikkeling, wordt, al is het dan ook gemodificeerd, eenigmate de gansche phyllogenetische ontwikkeling van het orgaan doorloopen.

Aan den top van het jonge kiemplantje vinden wij, op het kogelvormig, gezwollen hypocotyle lid, twee cotyledonen gezeten, die zich voordoen als vleezige schubjes. In den beginne dicht bijéén gezeten, laten zij slechts een nauwe spleet over, waar het vegetatiepunt van het eigenlijke pluimpje tusschen schuilt.

In dit stadium, dat wij later meer in bijzonderheden zullen nagaan, is het pluimpje niets meer dan een kogelvormige geringe verhevenheid, welke uit kleine meristematische cellen is opgebouwd. Deze vegetatiekegel neemt juist den top in van het kiemstengeltje, hij is dus midden tusschen de cotyledonen gezeten. Slechts kort duurt dit stadium, want reeds spoedig zien wij de meristematische cellen zich meer en meer uitbreiden en het kegelvormige vegetatiepunt zich afplatten. (Vergel. Pl. II, fig. 24).

In de hoeken, gevormd tusschen de cotyledonen en den nu bijna vlakken vegetatiekegel, treedt een zeer levendige celdeeling op. Reeds vrij spoedig blijkt, dat hier, volkomen symmetriek en gelijktijdig,

aan beide zijden in de oksels van de cotyledonen een nieuw meristeem ontstaat. Spoedig doet het zich kennen als de aanleg van het eerste paar dorengroepen. Het bovenste deel van het halve-bolvormige meristeem in den oksel, ontwikkelt den eersten doren; successievelijk ontstaan dan telkens lager en lager op het vegetatiepunt, meer en meer dorens, bij de eerste dorengroepen meest vier of vijf. Bij oudere dorengroepen van dezelfde soort van *Melocactus*, wordt het aantal ten slotte zes, zooals wij straks zullen zien. Terwijl nu dit meristeem deze dorengroep te voorschijn brengt, worden door den groei van het onderliggend parenchym, dat gedeeltelijk tot het hypocotyle lid, gedeeltelijk reeds tot den toekomstigen stam behoort, de cotyledonen omhoog geheven en naar buiten omgedrukt. Na eenigen tijd nemen zij niet meer den top in van het stengeltje, maar zijn eerst op de zijden komen te staan, en zakken dan als 't ware meer en meer langs het stengeltje naar beneden. Sloten dus eerst deze twee dorengroepen onmiddellijk tegen het stamvegetatiepunt aan, voortdurend zien wij hen meer en meer verrijzen, zoodat een gedeelte gewoon parenchym tusschen hen en het vegetatiepunt inkomt. Deze eerste dorengroepen blijken dus in den oksel van de cotyledonen te zijn ontstaan, en doordat zij daaraan vast verbonden blijven, niet direct te behooren bij het stamvegetatiepunt. Anders zoude er toch niet een gedeelte gewoon parenchym tusschen hen en het vegetatiepunt in worden geschoven. De eerste dorengroepen kunnen wij dus met het volste recht beschouwen als een okselknop gedragen door een blad, in casu de cotyledon.

Het volgende paar dorengroepen zien wij optreden met even symmetrische plaatsing, maar nu in een vlak, evenwijdig met de cotyledonen, dat dus de spleet tusschen deze opengelaten doorsnijdt in een vlak, dat de verbindingslijn van de eerste twee dorengroepen kruist.

Voordat echter de dorengroepen optreden, ontstaat in het stengelgedeelte, gelegen aan het einde der spleet tusschen de cotyledonen, eene opzwelling. Een afzonderlijk meristeem vormt deze verhevenheid niet, maar het schijnt eerder te ontstaan door directen groei van het zich te dier plaatse bevindende parenchym. In dit stadium wordt dus de top van het kiemstengeltje ingenomen door den bijna volkomen vlakken vegetatiekegel van den stam. Aan twee zijden hiervan vinden wij de cotyledonen met hun okselknoppen, dan nog in meristeem-

atischen toestand, en daarmede gekruist eveneens twee parenchymateuse verhevenheden, kleiner dan de cotyledonen, maar overeenstemmend in bouw.

Deze verhevenheden zijn ontstaan aan den voet van het stamvegetatiepunt en wij moeten hen hier, hoezeer dan ook gereduceerd, als het eerste paar eigenlijke stengelbladeren beschouwen. Het epicotyle internodium is dus nagenoeg geheel vlak geworden. Reeds vrij spoedig ontstaat, in de oksels van deze verhevenheden, de aanleg van het tweede paar dorengroepen. Is dit stadium nu bereikt, dan neemt het kiemstengeltje verder vrij snel in omvang toe. De volgende dorengroepen ontstaan eveneens steeds paarswijze, steeds met de reeds bestaande afwisselend, ten slotte worden zij in een spiralige volgorde aangelegd. Steeds gaat aan de vorming van een dorengroep een opzwelling van het parenchym vooraf, die een kleine verhevenheid vormt. Tusschen dezen heuvel, die het gemetamorphoseerde blad voorstelt, en het vlakke stengelvegetatiepunt, ontstaat de dorengroep, dus in den oksel van een blad.

Wij kunnen nu nader den bouw van zulk een dorengroep beschouwen, en kiezen er daartoe een, die in een der jongste okselknoppen geplaatst is. Wij zagen reeds, dat de aanleg wordt gevormd door een halfbolvormige verhevenheid; deze ontwikkelt aan den buitenkant, d. w. z. aan de zijde het verst van den stamtop af gelegen, den eersten doren. In navolging van anderen (Vergel. Suringar l. c. pag. 412) doen wij beter, hier nog te spreken van borstels, daar dit eerste uitsteeksel noch in stevigheid, noch in hardheid uitmunt. Dit borsteltje komt te voorschijn als een spits toeloopende kegel. (Vergel. Pl. II, fig. 25). Aan den top vinden wij een duidelijk dermatogeen uit vrij hooge cylindrische cellen bestaande, een reeks langgerekte cellen, met duidelijken spoelvormigen kern, omsluitend. Het dermatogeen doet hier een epidermis ontstaan, waarvan de cellen ten slotte in de lengte gerekt worden en zich afplatten. De inwendig gelegen cellen nemen een spoelvormige gedaante aan. Deze primitieve borsteltjes vertoonen aan hun oppervlakte eigenaardige aanhangsels.

Sommige epidermiscellen namelijk groeien soms over hun geheele lengte, dan weder gedeeltelijk, uit tot een haar van geringe lengte met breede basis. Aan den top is het somtijds haakvormig naar beneden omgebogen. Alle celwanden zijn nu nog onverdikt en bestaan

ook verder gedurende hun levensloop uit zuivere cellulose. (Vergel. Pl. II, fig. 25). Gelijktijdig met de ontwikkeling van de volgende borsteltjes, gaat het vegetatiepunt van den okselknop aan zijne vrije oppervlakte wolharen ontwikkelen.

Eerst ontstonden bij deze okselknoppen twee paar zijdelingsche borsteltjes, ten slotte één enkel borsteltje aan het benedeneinde van den vegetatiekegel geplaatst, recht tegenover het eerst ontstane borsteltje. Reeds in dit betrekkelijk jeugdig stadium stemden de plaatsing, zoowel als het aantal, der borsteltjes overeen met wat wij bij planten van dezelfde soort op rijperen leeftijd vinden. De haren, welke de vrije oppervlakte van het vegetatiepunt bedekten, ontstonden als uitgroeisels van het bekleedende dermatogeen. Zij waren steeds één cel dik, met aan de basis korte cellen, welke zich meer en meer in de lengte rekten. Deze haren waren bij den jongen borstel nog niet vercutiniseerd. (Vergel. Pl. II, fig. 26).

Wij hebben dus gezien, dat elke groep van dorens of borsteltjes ontstaat in den oksel van een gereduceerd blad. Te samen met dit blad worden vooral de later gevormde dorengroepen op een duidelijken knobbel verheven.

Zoowel het parenchym onder den okselknop als dat van het blad gaat zich deelen en heft daardoor het blad en den okselknop bij de daarop volgende strekking in de hoogte. De jeugdige kiemplanten zijn hierdoor nog niet voorzien van ribben zooals de volwassen plant, maar bezet met een afwisselend aantal afzonderlijke knobbeltjes, aan hun top met de borstelgroepen bezet.

Tevens wordt de verhevenheid, die het blad of, zooals wij nader zullen zien, eigenlijk den bladvoet, representeert, meer en meer uitgerekt en vlak gemaakt. Bij de oudere knobbels wordt ternauwernood aan den top nog een verhevenheid terug gevonden, in wier oksel de dorengroep ontstond.

Deze vorming van afzonderlijke knobbels gaat zoo lang door, totdat nagenoeg het definitieve aantal stralen gevormd is, met het stamvegetatiepunt tot centrum, overeenstemmend met het later getal der ribben. Is dit aantal stralen gevormd, b. v. in het concrete geval, dat wij nu beschouwen, tien, dan zullen wij dus tien knobbels hebben met evenzooveel dorengroepen op hun top; de elfde dorengroep ontstaat nu in de zelfde lijn met een der voorgaande stralen en zoo vervolgens zijn de navolgende dorengroepen met de volgende stralen ge-

lijk geplaatst. Er ontstaat dus nu, tusschen den knobbel van den eersten rang en het stamvegetatiepunt, op de helling van dit laatste, een verhevenheid, waaraan verder niets valt waar te nemen. In den oksel van deze verhevenheid ontstaat dan weder een dorengroep. Deze gaat nu met den bijbehoorenden bladvoet eveneens een knobbel vormen; maar daar deze juist in dezelfde lijn gelegen is als een der voorgaande knobbels, versmelten zij samen en vormen een verheven rug. De oorspronkelijke kegelvormige welving van den bladvoet verdwijnt ten slotte bijna geheel in de rib, die nu wordt gevormd.

Deze aanleg van nieuwe zijorganen (bladvoet en okselknop) van het stamvegetatiepunt gaat geregeld voort in spiralige volgorde; bij de reeds spoedig optredende verheffing der ribben, zakt het stamvegetatiepunt meer en meer, naarmate de ribben in hoogte toenemen; tevens wordt het groeipunt zelf voortdurend vlakker. (Vergel. Pl. II. fig. 27 en fig. 28).

Maken wij nu een doorsnede door twee diametraal geplaatste ribben van den stamtop bij een zesjarigen *Melocactus*, dan vinden wij de dorengroepen op het lichaam tot ribben ineengesmolten, en in de rib nog een vrij duidelijke inzinking tusschen twee opvolgende dorengroepen. (Vergel. Pl. II, fig. 29).

Vergelijken wij nu de figuur, dan zien wij daar, aan de buitenzijde, een volkomen dorengroep gezeten, met een flauwe verhevenheid bij a^1, die den oorspronkelijken bladvoet vertegenwoordigt. Dan volgt een gedeelte parenchym, bij a^2, dat eveneens een bladvoet voorstelt in wiens oksel de nog weinig ontwikkelde dorengroep b^2 is geplaatst. Bij a^3 vinden wij weder een zwelling van het parenchym, waaronder bij b^3 een bolvormige verhevenheid, uit duidelijk meristematische cellen bestaande, die dus de jongst gevormde okselknop is. Deze vegetatiepunten der okselknoppen zijn overal bedekt met wolharen, welke reeds optreden vóórdat de dorens zijn aangelegd. Wij zien in deze figuur tevens, hoe weinig het eigenlijke stamvegetatiepunt op den voorgrond treedt.

Het stamvegetatiepunt is weinig gedifferentieerd; duidelijke afzonderlijke groepen van initiaalcellen waren niet te vinden. De vaatbundels van den vaatbundelkoker uit den stam convergeerden naar het midden van het vlakke groeipunt; zij bestonden dicht bij hun punt van ontstaan voornamelijk uit spiraalcellen met smallen of breederen spiraalband. Reeds vrij spoedig vertakken zij zich en geven dan zij-

takken af, welke zich naar de knobbels begeven. Deze zijtakken zetten zich niet in den bladvoet voort, maar begeven zich met een kromming in de richting van de dorengroep, om daar in de nabijheid van de dorens blind te eindigen.

Dat de bladvoet niet met een vaatbundel is voorzien, moeten wij waarschijnlijk als een reductie-verschijnsel beschouwen; later vertakt zich de vaatbundel in de ribben, zooals wij reeds vroeger bij de beschrijving van den loop der vaatbundels mededeelden. Nu wordt het ook duidelijk, hoe de bijna rechte hoek gevormd wordt in het verloop der vaatbundels, die zich van uit den vaatbundelkoker naar de peripherie begeven.

Bij de oudere exemplaren zijn de borstels door dorens vervangen: deze hebben een geheel gladde epidermis, zonder haakvormige uitgroeisels. In hun jeugd bezitten zij een zeer duidelijke epidermis, die bij sommigen een tijd lang blijft bestaan, maar bij zeer oude dorens, naar wij reeds mededeelden, verdwijnt. Zoowel aan den top als aan de basis vermeerderen zich hunne cellen, totdat, wanneer de doren zijn definitieve lengte heeft bereikt, de kurkvorming aan de basis optreedt. De epidermis van den bladvoet bestaat uit tafelvormige cellen met gegolfde zijwanden, en vertoont vele huidmondjes.

Het onderliggend parenchym is isodiametrisch, bevat nog geen kristalsterren noch veel zetmeel; chlorophyl ontbreekt eveneens. Tusschen de epidermis en het parenchym vinden wij vrij nauwe cellen met dunnen wand, welke nauw aaneensluiten en den aanleg vormen voor het latere collenchym. Slijmcellen worden niet in de nabijheid van het stamvegetatiepunt aangetroffen.

Het definitieve aantal ribben behoeft niet juist overeen te stemmen met het aantal knobbels der eerste rij in het primitief stadium; dikwerf wordt er, zelfs op lateren leeftijd nog een rib tusschen de bestaanden ingevoegd.

Tengevolge van de spiralige rangorde, waarin de dorengroepen ten slotte ontstaan, zullen deze ook, wanneer zij aan de buitenzijde van den stam geplaatst komen, over den geheelen omtrek in een spiraal moeten staan. Bij sommige exemplaren is deze spiraal zeer duidelijk te volgen; wanneer gebeurt, wat wij juist mededeelden, dat zich namelijk een nieuwe rib tusschen de bestaanden invoegt dan is zij niet meer zoo goed zichtbaar.

Nu wij dus gezien hebben, hoe in het stamvegetatiepunt de doren-

groepen en ribben ontstaan, kunnen wij nagaan, om welke reden wij de verschillende deelen met den naam van bladvoet of okselknop bestempelden, wat dus de werkelijke morphologische beteekenis is van de dorens en ribben. Tot recht begrip is 't echter noodig eerst na te gaan, in hoeverre bij de naverwante geslachten reductie of metamorphose werkzaam is geweest. Het duidelijkst zal ons dit blijken, wanneer wij de verschillende meeningen daaromtrent ter loops mededeelen, om dan te zien, in hoeverre wij bij *Melocactus* analogie kunnen vinden met hetgeen elders wordt aangetroffen.

MORPHOLOGISCHE BETEEKENIS DER RIBBEN EN DORENS.

De Candolle geeft in zijne Revue de la famille des *Cactées* het eerst eenige meeningen ten beste, nopens de morphologische beteekenis der dorengroepen bij *Melocactus*. Hij vindt bij enkele groepen der *Cacteen* b.v. bij *Peireskia* duidelijk, bij *Opuntia* minder in het oog vallend, bladen aanwezig, in wier oksels dorengroepen voorkomen. Bij *Opuntia* vallen deze bladen reeds vrij spoedig af en blijft slechts de dorengroep over. Uit deze feiten nu trekt hij de conclusie, dat de dorengroep, zoowel bij den stam van een *Cereus* als van een *Melocactus*, de plaats aanwijst der oksels van bladeren die echter zelve geaborteerd zijn. Slechts hunne voeten of bladkussens (supports des feuilles existantes ou avortées) zijn aanwezig en vormen de knobbels die tot de ribben ineenvloeien. Bij *Mamillaria* beschouwt hij echter de mamillen, op wier top de dorens voorkomen, als de eigenlijke bladen en wel omdat de bloemen niet zooals bij *Opuntia* en *Cereus* hier te midden der dorengroepen ontstaan, maar in de oksels der mamillen. Bij *Melocactus* zoude men dan beide vormen aantreffen, en wel aan den stam de dorengroepen, welke in de oksels der geaborteerde bladen zijn geplaatst, en in het cephalium de gemetamorphoseerde bloembladeren met dorens aan hun top zooals bij *Mamillaria*. De dorens zelve beschouwt hij dus als bladaanhangsels; en ook de dorens aan het vegetatief gedeelte, gelijk aan den stengel der andere *Cacteen*, schijnt hij niet als gemetamorphoseerde organen te beschouwen. Hij vergelijkt ze met de stekels der *Grossularieen*, en verklaart, dat de naam dorens ten onrechte op hen is toegepast.

Zuccarini is wel de eerste, die tegen deze opvatting van de Candolle, welke ook Pfeiffer van hem overnam, optrad. Het eerst verkondigt hij zijn meening in Denkschriften der Münchener Academie Bd. I, pag. 331,

meer uitvoerig behandelt hij hetzelfde onderwerp in: „Plantarum novarum etc. *Cacteae* Abhd. d. Münch. Akad. math. phys. Klasse II 1837. De dorengroepen, zonder of met blad, zijn volgens Zuccarini knoppen. (Zie l. c. pag. 633 etc.): Aus den Achseln der Blätter, oder wo diese fehlen, an den Orten, welche ihnen nach den Gesetzen der Blattstellung zu kommen, entwickeln sich mannigfach gestalte Dornbüschel, welche wir der Analogie gemäss nur für Knospen, die Dornen also für Knospenschuppen ansprechen können. Die verschiedenheit in der Entwickelung des Blattkissens oder des Zweigvorsprunges, auf welchem die Knospen sitzen, widersprechen nur scheinbar dieser Ansicht."

Miquel (Monographia *Melocacti* 1838) beroept zich op Zuccarini en noemt op zijn gezag bij de *Melocacti* de dorens knopschubben (Zie pag. 33 l. c. rami abortivi breves, apice rudimentis perulârum obsiti (spinae).)

Omstreeks denzelfden tijd behandelt Treviranus zeer in het kort de morphologische beteekenis der dorens bij *Cacteen*, o. a. van *Melocactus* Hij zegt daaromtrent in zijne: Physiologie der Gewächse 2 Bd. 1 Abth. pag. 135 1838: Bei den *Cacteen* sind die stechenden Fortsätze am Körper offenbar entweder Endungen eines nur theilweise entwickelten Blattes, wie bei den *Mamillarien*, oder, wenn sie aus der Axille kommen, wie bei *Opuntia* und *Melocactus*, eine verkümmerte und verwandelte Blattknospe; sie verdienen daher mit Recht, wie mich dünkt, den namen Dornen womit Linné sie bezeichnet, wiewohl de Candolle diese Bezeichnung für abusiv hält."

Van af Treviranus in 1838 worden er geen nieuwe meeningen, noch onderzoekingen ter bevestiging der bestaande opvatting van de natuur der dorens medegedeeld, vóór 1859, toen Nicolaus Kauffmann, een door helderheid zoowel als juistheid uitmuntende, beschouwing leverde over de dorens der *Cacteen* en hun wijze van ontstaan. Deze arbeid raakte gedurende geruimen tijd in het vergeetboek, om eerst in den laatsten tijd weder aan het licht te worden gebracht. *Melocacten* schijnt hij niet te hebben kunnen onderzoeken, echter wel naverwante geslachten evenceens zonder duidelijke bladeren, b.v. *Echinocactus* en *Mamillaria*.

Dorens, stekels en meercellige haren beschouwt hij allen als gemetamorphoseerde bladeren. Aan het vegetatiepunt van *Echinocactus* en *Mamillaria* toonde hij bladen aan; door de navolgende ontwikkeling van den bladvoet verdwijnt deze bladaanleg bijna volkomen. Hij

Hij is dus de eerste, die deze opvatting door de ontwikkelingsgeschiedenis bevestigt. Hij komt dan tot het volgende resultaat. (Zur Entwickelungsgeschichte der *Cacteen*-Stacheln in Bulletin de la Soc. impér des Naturalistes de Moscou Année 1859 Tome XXXII, pag. 600): Die Stacheln sind Blattorgane und spielen die Rolle der Deckschuppen. Die übrigen Organe wie die Borsten und die aus mehreren Zellenreihen bestehenden Haare sind blos verschiedene Formen derselben und dürfen nicht als Oberhautgebilde angesehen werden. Die die Stacheln tragenden Haarkissen sind Achselknospen in denen man ueberall einen Vegetationspunkt nachweisen kann. Dieser ist längere Zeit thätig oder verschwindet. Die *Cacteen* besitzen also entwickelungsfähige und nicht entwickelungsfähige Knospen; bei den ersteren Species (*Echinocactus*) liegen beide dicht neben einander, während sie bei der letzteren (*Mamillaria*) getrennt sind; die einen befinden sich nämlich an der Spitze der charakteristischen Warzen und gehen bald zu Grunde, während die anderen in deren Achseln sitzen und später zu zeitlichen Sprossen auswachsen können."

Hoewel Kauffmann's arbeid vrijwel in het vergeetboek raakte, wij vonden hem toch nergens aangehaald voor 1873, werd zijne meening verder als de juiste beschouwd, en niet niet ten onrechte werden in de handboeken van nu af aan de dorens der *Cacteen* steeds als veranderde knopschubben beschreven en vinden wij hen als zoodanig tot op den huidigen dag geciteerd.

Na Kauffmann is Delbrouck de eerste, die het vraagstuk der morphologische beteekenis dezer organen weder opvat. Ofschoon onbekend met Kauffmann's resultaten, kwam hij tot nagenoeg dezelfde gevolgtrekkingen. (die Pflanzen-stacheln in Hanstein's Botan. Abhandl. Bd. 2. Helft 4 pag. 70 sqq). Op het einde zijner beschouwing zegt hij echter, dat het nog juister is, hen als overgangsvorm tusschen Trichom- en Phyllom-Stacheln te beschouwen en dat wel op verschillende gronden, als o. a. (pag. 75 l. c.): Endlich spricht für die Stellung dieser Stacheln unter den Uebergangs-Gebilden das stete Fehlen von Achsel-knospen bei den Stacheln. Der Hügel, der sich bei der Bildung normaler Laub-blätter in Blatt und Achselknospen differenzirt, unterlässt diese Differenzirung und verwandelt sich ganz in einen Stachel. Wir können demgemäss mit Recht den Cacteen-Stachel ein phylloïdes Blasten nennen, dem sich aber immerhin nicht alle Beziehungen sowohl zu Trichomen als zu Thallomen absprechen lassen". Ook hij houdt

dus de dorens morphologisch voor veranderde bladen en wel speciaal voor knopschubben van een onontwikkelde okselknop.

Caspari (Beiträge zur Kenntniss des Hautgewebes der *Cacteen* 1883.) schijnt onbekend te zijn geweest met de onderzoekingen van Kauffmann en Delbrouck; hij citeert hen ten minste nergens en verklaart alleen op anatomischen grond, dat de dorens „Emergenzen" zijn. Hij zegt: (l. c. pag. 6) Die Stacheln sind Emergenzen, d. h. es nimmt an ihrer Bildung nicht nur die Epidermis sondern auch das darunter gelegene Zellengewebe theil. Diese Thatsache, sowohl wie auch der Umstand, das die Stacheln in keinem einzigen Falle von Gefässen durchzogen werden, machen die noch vielfach verbreitete Annahme hinfällig, dass die *Cacteen*stacheln verkümmerte Blattorgane seien." Hij citeert verder *Opuntia* en *Peireskia*, waar men nevens bladeren, dorens vindt, vergeet echter hunne plaatsing daar en verwerpt de bladnatuur der dorens „denn es ist völlig undenkbar das an einem Stammorgane zwei Blätter dicht neben einander sich ausbilden sollten." Hij ziet dus blijkbaar over het hoofd, dat de dorens als bladen aan zijtakjes worden beschouwd.

R. Mittmann (Beiträge zur Kenntniss der Anatomie der Pflanzenstacheln 1888) spreekt zeer in 't kort over de *Cacteen*dorens, ook over Caspari's werk, maar is toch ook de meening van Delbrouck en Kauffmann toegedaan.

Een verhandeling van K. Goebel over de Sukkulenten in zijne Pflanzenbiologische Schilderungen 1889 geeft eenige nieuwe onderzoekingen ten beste. Voornamelijk geschreven met het doel om het onderlinge verband aan te toonen, dat er bestaat tusschen de meest uiteenloopende vormen der *Cacteen*, behandelt Goebel ook de dorenvorming en den overeenstemmenden aanleg bij de verschillende geslachten. De beteekenis, welke men aan de „Mamelons" van De Candolle moet hechten, voert hem tot een beschrijving van de ontwikkelingsgeschiedenis der verschillende organen in het vegetatiepunt. *Cereus*, *Opuntia*, *Mamillaria* etc. worden door hem behandeld om de vorming van de mamillen te verduidelijken, terwijl hij tot de gevolgtrekking komt, dat deze ontstaan, doordat het deel van het blad, dat den okselknop draagt, benevens de knop zelve, sterken groei vertoonen. De dorengroepen zijn vervormde bladen, ontstaan uit het okselvegetatiepunt. De geribde vormen, welke bij *Echinocactus*, *Cereus*, *Echinopsis* en *Melocactus* voorkomen, hebben hun ribben te danken aan het versmelten van in reeksen boven elkander

geplaatste mamillen of knobbels. Hij doorloopt verder, zeer in het kort, den bouw van het cephalium van *Pilocereus* en *Melocactus*, om aan te toonen, hoe daar weder is teruggekeerd tot de vorming van afzonderlijke knobbels. Van de geribde *Cacteen* komt hij tot de gevleugelde, welke door overgangsvormen verbonden zijn: het aantal der kanten kan bij deze vormen een langzame reductie ondervinden, of in de kiemingsgeschiedenis het bewijs besloten zijn eener plaats gevondene reductie. Hij komt tot de conclusie (pag. 106, l. c.) dat zijne verklaring der medegedeelde feiten aantoont: „dass die grosse Mannigfaltigkeit in der äusseren Gestaltung der *Kakteen* sich zurückführen lässt auf wenige, ja man kann sagen eine einzige Grundform, aus welcher durch stärkeres Wachsthum bestimmter Teile, Verkümmerung anderer, alles übrige sich ableiten lässt," en verder, „ueberall finden wir einen auf das Tragblatt „verschobenen" Achselspross, der Dornen in charakteristischer Reihenfolge anlegt." In hoofdzaak worden dus Delbrouck's onderzoekingen door Goebel bevestigd, slechts worden de bewijzen op aangenamer en helderder wijze ons voorgedragen. Ten slotte hebben wij dan melding te maken van een arbeid van X. Wetterwald (Blatt u. Spross-bildung bei *Euphorbien* und *Cacteen*, Nova acta d. Ksrl. Leop. Carol. Deut. Akad. d. Naturf. Bd. LIII N°. 4) ten vorigen jare verschenen. Wij zullen bij zijn onderzoekingen wat langer blijven stilstaan, daar zij, hoewel het geslacht *Melocactus* zelf niet wordt behandeld, zeer belangrijk zijn en tot vergelijking kunnen dienen van onze eigen resultaten.

Na een overzicht der litteratuur begint hij met *Opuntia* en beschrijft daar, hoe uit het weinig gewelfde vegetatiepunt eerst een normaal blad ontstaat, dat zich vrij snel ontwikkelt. In den hoek gevormd tusschen blad en vegetatiekegel ontstaat een nieuw vegetatiepunt, nog op de bladbasis gelegen.

Bij bladeren van verschillenden onderdom gaat hij dan de verdere geschiedenis van dit vegetatiepunt na; hoe het eerst haren ontwikkelt en ten slotte dorens d. w. z. gemetamorphoseerde bladen. Het okselvegetatiepunt kan ophouden te bestaan, een zijdelingsche spruit geven, of zich tot bloem ontwikkelen. Door een inkerving, even boven den bladvoet, wordt dit blad later afgesnoerd, juist boven de plek, waar het oorspronkelijke okselvegetatiepunt was aangelegd. Dit was dus hier een product van het blad (bladvoet), niet van den stam. Bij *Peireskia*, een bladdragende *Cactae*, blijven de bladen gedurende

langeren tijd bestaan, vallen dan echter evenals bij *Opuntia* af; in den oksel ontstaat hier een vegetatiepunt, dat gedurende eenigen tijd dorens kan voortbrengen, afgewisseld met haren welke collabeeren en dan het vegetatiepunt met een laag dood weefsel overdekken. Bij *Phyllocactus* en *Epiphyllum* zijn de bladen niet zoo duidelijk meer te herkennen, op Lgtdrsn. blijken zij echter nog als kleine zijdelingsche heuveltjes aanwezig te zijn, met de vorige geslachten leveren zij geen verschil op. Bij *Cereus* vindt men bij enkele soorten nog duidelijk een blad aanwezig in den vorm van een afvallend schubje, bij anderen kan men niets ontdekken. Bij *Cereus peruvianus* vindt men op Lgtdrsn. aan den top een sterk ontwikkeld vegetatiepunt, dat zijdelings bladen aanlegt, die reeds vroeg van vaten en slijmcellen zijn voorzien. De basis dezer jongste bladen ontwikkelt op de zijde naar den stamtop toegekeerd, dicht bij hun inplanting, haren, het deel onder deze haren gelegen vormt een kegelvormige verhevenheid. De hoofdas groeit nu in de lengte en dus rukken de bladen meer uitéén, er vormen zich nieuwe kegelvormige verhevenheden, onder de bestaande, omringd met een krans van haren. Ten slotte, wanneer het internodium zich nog meer gestrekt heeft, ontstaat op de bladbasis, onder deze verhevenheden, een eigenlijk vegetatiepunt, terwijl de eerstgenoemden tot dorens uitgroeien. Deze kunnen blijven bestaan en het vegetatiepunt vormt geen nieuwe dorens, of een paar, hoogstens drie, of wel zij vallen af, doordat van het lidteeken van het afgevallen blad af zich een kurklaag onder de primaire dorens gaat uitstrekken. Is dit het geval, dan ontwikkelt het vegetatiepunt nieuwe dorens. Dit laatste vegetatiepunt kan jaren lang in stand blijven. Bij andere soorten vindt men nagenoeg hetzelfde.

Bij *Echinopsis* vindt men hetzelfde als bij *Cereus peruvianus*, de bladlamina sterven echter nog spoediger af, het okselvegetatiepunt verdwijnt ook zeer spoedig, men vindt aan oudere stamstukken ook geen jonge dorens of zijdelingsche vertakkingen meer. In *Echinopsis multiplex cristata*, meende Wetterwald een geval van dichotomie aan te treffen; voor nadere bizonderheden moet naar het oorspronkelijke verwezen worden. *Pilocereus* stemt nagenoeg geheel met *Cereus* overeen. *Echinocactus* ontwikkelt geen bladlamina meer, slechts een kleine verhevenheid, zijdelings van het stamvegetatiepunt, toont den bladaanleg aan. In den oksel ontstaan eerst haren en dan op gelijke wijze als bij *Cereus*, dorens; eindelijk komt dan het vegetatiepunt in den oksel, dat

zich tot een bloem kan omvormen, duidelijk te voorschijn. *Echinocereus* heeft evenmin duidelijk ontwikkelde bladeren; men vindt een verhevenheid, in wier oksel zich als gewoonlijk haren en dorens ontwikkelen. In de gedeelten die men als bladlamina kan beschouwen ontwikkelen zich reeds zeer vroeg spiraalvaten, die zich in de bladbasis tot een streng vereenigen. Het vegetatiepunt wordt door sterken groei van het onderliggend weefsel in de hoogte geheven en als 't ware uit den oksel verdreven. Het komt zoodoende met de dorens en den aanleg van het blad op een knobbel te liggen. Het stamvegetatiepunt is dus ten slotte door een verheven wal ingesloten. Het laatste geslacht dat WETTERWALD onderzocht was *Mamillaria* en wel *Mamillaria coronaria*. Het blad vormt hier een kegelvormige bijna bolronde verhevenheid, vrij spoedig reeds vormt zich aan de basis een, evenzoo bolronde, verhevenheid, het okselvegetatiepunt. Dit laatste vegetatiepunt gaat nu vrij spoedig dorens en haren ontwikkelen, tevens wordt het, door het onderliggend weefsel evenals bij *Echinocereus* in de hoogte geheven, het komt dus boven op een tepelvormige verhevenheid te staan. Het rudimentaire blad wordt meer en meer naar buiten gedrongen en is eindelijk niet meer te herkennen.

Aan den voet van de tepelvormige verhevenheid kan zich een nieuw vegetatiepunt vormen dat den aanleg is van de zijdelingsche vertakkingen (en bloemen?) Het oorspronkelijke okselvegetatiepunt sterft vrij spoedig af. De dorens worden door een kurklaag onderling bevestigd. Dit zijn wel de hoofdmomenten van zijn onderzoek; voor meer bizonderheden moet naar het oorspronkelijke verwezen worden, waar de teekeningen vooral nog meer tot de duidelijkheid bijdragen.

Bij *Peireskia* vindt men dus gewone loofbladeren. Bij *Opuntia*, *Cereus*, *Echinopsis* en *Phyllocactus* zijn de bladen slechts weinig ontwikkeld, bij *Echinocereus*, *Mamillaria* en *Melocactus*, die wij hier kunnen bijvoegen, zijn zij mikroskopisch klein en versmelten vroeg met den ringwal of ribben, die zich om het vegetatiepunt en zijne producten vormen. Bij *Echinocactus* zijn de bladen gereduceerd tot bijna onzichtbare uitgroeisels, die spoedig geheel verdwijnen; bij *Melocactus* blijven zij ten minste nog bestaan als de knobbels op de ribben onder de dorengroepen. Bij de geslachten *Cereus*, *Echinopsis*, *Echinocactus*, *Echinocereus* en *Mamillaria*, (en *Melocactus*) gaat het weefsel, waarop zich de bladlamina, het okselvegetatiepunt en de producten hiervan

bevinden, sterk groeien, waardoor kleinere of groote tuberkels (of ribben) worden gevormd op wier top (of rug) zich dan het vegetatiepunt bevindt. Deze tuberkels hebben nog al strijd verwekt over hun eigenlijke natuur; door DE CANDOLLE werden zij naarmate hunner grootte „tubercules" of „mamelons" genoemd, door DELBROUCK „podien" door anderen weder „Warzen." Wat hebben wij daar eigenlijk onder te verstaan?

DELBROUCK zegt (l. c. pag. 73 en 74). „Dieses Podium ist weder als Phyllom, noch als Caulom zu betrachten; es ist ein ganz indifferentes Blastem das seinen Ursprung dem basalen Theile des primären Hügels (an der Hauptachse) verdankt, welche sich einfach vergrössert ohne sich über dem Zustand eines indifferenten Thalloms zu erheben." WETTERWALD is het niet met hem eens; volgens hem is de „primäre Hügel" een bladaanleg, aan de basis vormt zich zeer vroeg een vegetatiepunt met zijn voortbrengsels; gebeurt dit, dan verdeelt zich ook de heuvel in een caulom en phyllom, want het (oksel)vegetatiepunt kan een caulom voortbrengen, terwijl het gedeelte boven het vegetatiepunt gelegen als lamina van het phyllom moet worden beschouwd. Somtijds is het blad duidelijk ontwikkeld (*Opuntia*, *Peireskia*) en bevat vaatbundels. Het is de basis van den „primären Hügel" dus van den aanleg van het blad, die tot den tuberkel uitgroeit, dus moet deze als eene phyllom beschouwd worden. Door de ontwikkeling en versmelting met het okselvegetatiepunt en de dorens is het ten laatste geen zuiver phyllom meer, maar het is zeker niet een indifferent blastem, zooals DELBROUCK meent, dit wijst de phyllogenetische ontwikkeling duidelijk aan.

WETTERWALD heeft de hoofdresultaten van zijn onderzoekingen in de navolgende stellingen neergelegd.

1°. Alle *Cacteën* besitzen Blätter; dieselben sind bei Peireskia gross und längere Zeit bleibend, bei *Opuntia* klein walzlich und früh abfallend, bei den übrigen *Cacteen* kaum mit bloszem Auge wahrnehmbar, meistens jedoch mikroskopisch klein.

2°. In jeder Blattachsel entsteht ausnahmlos je ein Vegetationspunkt, und zwar unmittelbar an die Spitze (des Stammes) angrenzend; diese Erscheinung ist, so weit ich die morphologische Litteratur kenne, sonst nirgends beobachtet worden.

3°. Die Achselvegetationspunkte erzeugen Haare und Blattanlagen, welche sich zu Dornen entwickeln. Es sind also die Dornen sammt-

licher *Cacteen* Blattgebilde welche durch einen Achselvegetationspunkt erzeugt werden.

4°. Blattbasen und Achselvegetationspunkte mit ihren Producten haben bei manchen Gattungen die Form kleinerer oder grösserer Warzen, welche ihnen ihr charakteristiches Aussehen verleihen.

5°. Bei manchen Gattungen rückt der Achselvegetationspunkt auf die Spitze der Warzen hinauf, wo er entweder längere Zeit wachsthumfähig bleibt wie z. B. bei *Pilocereus* und *Echinocereus*, oder sich früh in Dauergewebe umwandelt, wie bei *Mamillaria*.

6°. Die Gattung *Mamillaria* entwickelt in den Achseln der Warzen in acropetaler Reihenfolge zweite Vegetationspunkte, aus welchen dann die seitlichen Sprosse hervorgehen.

Wij keeren nu tot *Melocactus* terug. Bij de jonge kiemplant vonden wij, dat de eerste dorengroep ontstaat in den oksel van een cotyledon, wien wel niemand de bladnatuur zal ontzeggen. Is deze borstelgroep voltooid, dan verdwijnt het meristeem of liever er vormt zich geen rustend meristeem. Bij de latere dorengroepen treden eerst knobbels op, de bladnatuur is daarbij reeds geheel verdwenen, zelfs de vaatbundels, welke gewoonlijk nog den weg wijzen naar den bladvoet, keeren zich hier af van den oorspronkelijken weg om de okselknop op te zoeken.

Deze is eerst in den oksel gelegen van den knobbel of bladvoet, schuift zich echter voortdurend meer naar den bladvoet toe en komt door navolgenden groei van het onderliggend weefsel, op den top van den knobbel te liggen. Ook hier houdt de werkzaamheid van de okselknop met de productie der dorens op. Nergens is de reductie zoo sterk opgetreden als bij de oudere dorengroepen, en, baanden *Echinocactus* en *Mamilaria* ons niet den weg, wij zouden het verband in aanleg der dorengroep bij *Opuntia* en *Melocactus* niet kunnen vatten. Niet alleen de bladlamina zijn geheel verdwenen, maar de bladvoet, elders nog een vrij aanzienlijken knobbel vormend, is hier tot een, nauwelijks terug te vinden, opzwelling gereduceerd. De okselknop is steeds meer en meer met den bladvoet versmolten, en zoo wij een schaal maakten waarop de reductie der bladen werd voorgesteld, zoude *Peireskia* aan het eene uiteinde, *Melocactus* aan het andere, aan de meest gereduceerde zijde, geplaatst moeten worden. De borstel- en dorengroepen stellen dus zijknoppen voor of zijstengels welke niet tot volkomen ontwikkeling geraken. De dorens kunnen wij als de knop-

schubben beschouwen of als de bladeren van den zijtak welke samengedrongen zijn tot op een klein bestek, terwijl tevens de internodiën van den zijstengel dan samengesmolten zijn.

Terwijl b. v. bij *Peireskia* midden tusschen de dorens het vegetatiepunt werkzaam kan blijven en een volkomen normaal ontwikkelden zijstengel geven, houdt bij *Melocactus* het okselvegetatiepunt, na de dorens ontwikkeld te hebben, op te bestaan, en er treden aan den stam geen secundaire vegetatiepunten op. Positieve mededeelingen omtrent de vorming van zijdelingsche uitgroeisels aan den stam ontbreken geheel in de litteratuur.

In de kiemingsgeschiedenis, bij den aanleg der eerste dorengroepen, wordt nog even tot een meer oorspronkelijken toestand teruggekeerd, door de vorming van mamillen of knobbels. Daar vinden wij dus den overgang, die *Melocactus* verbindt met de overige *Cacteen*, van welke hij zich overigens door de groote reductie die bij het volwassen lichaam is opgetreden schijnbaar verwijdert.

Na al het medegedeelde hebben wij dus het volste recht, het kogelvormige lichaam op zich zelf te beschouwen als den hoofdstam, waarvan de ribben en dorengroepen zijorganen van den eersten en tweeden rang zijn.

BOUW VAN HET CEPHALIUM.

Is het vegatatieve stadium, waaronder de vorming van het geribde kogelvormige lichaam wordt verstaan, doorloopen (Vergel. SURINGAR l. c. pag. 415), dan wordt het cylindrische cephalium aangelegd. Eerst ziet men aan den top van den stam een pluk lange witte haren te voorschijn komen, nauw omsloten door de laatst ontstane dorengroepen op de ribben. Deze witte haren zijn ingeplant op de eerste cephaliumknobbels, welke in aantal voortdurend toenemen. Het grondvlak van het cephalium breidt zich onderwijl steeds meer en meer uit, tot de definitieven diameter is verkregen; daarna gaat het cephalium zich verder cylindervormig verheffen.

Het cephalium bestaat nu uit knobbels of tuberkels, welke niet als bij den stam tot ribben samenvloeien, maar zelfstandig blijven, bloemen dragen en overigens bezet zijn met lange witte wolharen, welke aan den kop van den *Melocactus* het eigenaardig aanzien geven. Verder zijn de tuberkels met min of meer stijve borstels bezet, die meestentijds ter nauwernood buiten de wolharen uitsteken. Heeft het grondvlak eindelijk den definitieven omtrek verkregen, dan neemt het cephalium doorgaans gelijkmatig aan alle zijden in hoogte toe.

Het parenchym, dat het cephalium opvult, is nauwer aaneengesloten dan dat van het stamgedeelte; de cellen zijn kleiner en rijker aan oxaalzuren kalk, zooals wij reeds bij den bouw van den stam vermeldden. Sphaerokristallen van phosphorzuren kalk zijn hier geen zeldzaamheid. Slijmcellen werden zeer zelden aangetroffen.

Door de ontwikkeling van het cephalium worden de laatst ontstane dorengroepen voortdurend naar buiten gedrongen, zoodat wij hen bijna geheel verscholen vinden onder de eerste wolharen van het cephalium. Van de laatst gevormde dorengroepen van den stam af, tot waar het eigenlijke cephalium aanvangt, vinden wij de oppervlakte gerimpeld, klaarblijkelijk het gevolg van de toename in omvang van het cephalium.

Het parenchym van het stamgedeelte gaat geleidelijk over in het cephalium, zonder dat er een duidelijke scheiding is. De epidermis tusschen den stam en de eerste cephaliumknobbels verdient hier eene nadere beschouwing. Onder de dorengroepen van den stam (Vergel. pag. 59) vonden wij een kurkweefsel, somtijds voorzien van dikwandige, meest echter uit dunwandige kurkcellen bestaande; onder dit weefsel strekte zich een laag collenchymatoïdisch weefsel uit, zooals wij toenmaals beschreven. Denzelfden bouw vinden wij nog onder de dorengroep, aan het uiteinde van het stamgedeelte gezeten.

Onmiddellijk op deze laatste dorengroep volgt de eerste cephaliumknobbel, alleen als zoodanig kenbaar door de verdroogde bloem. De inplanting en de bouw van het onderliggend weefsel is geheel gelijk aan hetgeen wij bij den stam vonden, alleen ontbreken de dikwandige kurkcellen. Bij de plaats, waar de rimpels zich gaan verheffen (Vergel. Pl. II, fig. 30 bij *b*) neemt de dikwandige kurkcellenlaag in uitgebreidheid toe; de epidermis is hier glad en slechts door eenige weinige dunwandige kurkcellen gescheiden van het dikwandige gedeelte. De epidermis zelve is eveneens geheel vercutiniseerd, en neemt een hooggele kleur aan bij behandeling met Schulze's reagens.

Onder de dikwandige kurkcellenlaag vinden wij nog eenige dunwandige kurkcellen en dan het collenchym, geheel gevormd zooals wij het in het stamgedeelte aantroffen. Het lumen der afzonderlijke cellen is geheel verdwenen en heeft slechts plaats overgelaten voor een kristal van oxaalzuren kalk. Waar de rimpels een scherpen hoek met elkander vormen, daar verdwijnt het dikwandig kurkweefsel bijna geheel en blijft slechts het collenchym over. (Vergel. Pl. II, fig. 30.) Met het weefsel, dat wij als secundaire periderm beschreven aan het grondvlak van den stam heeft de zoo even beschreven kurklaag zeer veel overeenkomst; zonder de plaats van herkomst te weten, zoude men beiden voor hetzelfde weefsel houden, slechts is hier het collenchym ongelijk veel sterker. (Vergel. Pl. II, fig. 31.)

Begeven wij ons nu meer naar het midden, dan wordt het cephalium weder vlakker, de epidermis gaat haren dragen, en breidt zich uit over een tamelijk aanzienlijke laag van gewone dunne kurkcellen. Hieronder zetten zich de dikwandige kurkcellen voort, welke wij in de rimpels vonden. Het collenchym is echter verdwenen en heeft plaats gemaakt voor enkele dikwandige parenchymcellen. In het on-

derliggend parenchym komen hier tamelijk veelvuldig slijmcellen voor. De eerste kringen van tuberkels zijn gescheiden van de later gevormden door een laag weefsel, uitmuntend in hardheid. Deze laag vormt een wal (Vergel. Pl. II, fig. 30 bij *a*) waar binnen zich de normale tuberkels bevinden, wier aantal voortdurend door het vegetatiepunt wordt vermeerderd. Had dit cephalium door kunnen groeien, dan zouden wij zeer waarschijnlijk hetzelfde geval hebben gekregen, dat bij meerdere volwassen planten viel waar te nemen. Het cephalium vertoonde zich daar namelijk als een cylinder, overal van gelijke doorsnede als het bovenvlak van den stam; aan de basis vertoonde zich echter om den geheelen omtrek een indeuking, waar het cephalium was ingesnoerd.

De aanleiding tot de vorming van zulk een stevig secundair periderm, was niet na te gaan; misschien is verwonding de oorzaak geweest, maar dan is het niet duidelijk, waarom dit weefsel zich over zulk een groote uitgestrektheid heeft verspreid.

In het weefsel links van den tuberkel *d*. (Vergel. Pl. II, fig. 30,) vonden wij een laag kurkcellen, evenzoo rechts, waar de oppervlakte nog met haren is bezet. Deze verdwijnen nu echter spoedig, terwijl er van de dunwandige kurkcellen slechts een dunne laag overblijft, waaroverheen zich een vercutiniseerde epidermis uitbreidt. De dikwandige cellenlaag neemt sterk in omvang toe en verdubbelt zich zelfs; de beide lagen zijn door dunwandig weefsel van elkander en van het onderliggend parenchym gescheiden. Tusschen het parenchym en de onderste laag bevindt zich het phellogeen. (Zie Fig. 27).

Gaan wij nu na, hoe de normale tuberkels zijn opgebouwd, welke uitgebloeid zijn. De Candolle meende, dat de bloemen in het cephalium te voorschijn komend, evenals bij *Mamillaria*, ingeplant waren in de oksel der tuberkels, die hij als bladen beschouwde. Zuccarini en met hem Miquel, plaatsen de bloemen ook wel in de oksels der tuberkels, maar met andere beteekenis; zij beschouwen namelijk de bloem als tweede knop, en de tuberkel, welks borstels volgens hen, evenals de dorens, knopschubben vertegenwoordigen, als hoofdknop, die met het blad, in welks oksel zij ontstaat, versmolten is. Suringar (Zie Reisverhaal en Versl. en Meded. Kon. Ak. l. c.) nam waar, dat de bloemen zich op de knobbels zelven bevinden, en laat ze als zijtak uit den knobbel ontstaan. Een analoge takvorming onderstelt hij ook in het vegetatief gedeelte, bij sommige

soorten, waar de centrale dorengroep twee min of meer gescheiden dorenkringen vormt.

Goebel (Pflanzenbiol. Schilderungen pag 92, Deel I) is de eerste geweest, die een cephalium van *Melocactus* mikroskopisch onderzocht; ook hij vond dat de bloemen op de tuberkels geplaatst zijn en niet in de oksels. Hetzelfde resultaat werd eveneens door ons verkregen. De volwassen bloemen staan zeer duidelijk op het midden van een tuberkel ingeplant en zijn voornamelijk aan de zijde, naar de basis toegekeerd, met borstels omgeven. Een geheel regelmatige plaatsing van deze organen, die, gelijk reeds door Zuccarini werd opgemerkt, hier de dorens vervangen, was niet duidelijk terug te vinden. Wanneer wij een cephalium, dat steeds regelmatig doorgegroeid is en niet af en toe in zijn ontwikkeling is tegengehouden, zooals het hier boven beschrevene, onderzoeken, dan vinden wij, dat de tuberkels in een regelmatige spiraal gerangschikt zijn. Ook bij gestorven exemplaren, waarvan het cephalium inwendig verteerd is, maar het kurkweefsel, waarin de borstels en haren staan ingeplant, is blijven bestaan, ziet men duidelijk deze regelmatige spiraalwijze rangschikking der tuberkels, zoo men zulk een hol cephalium opweekt en openbuigt; de afzonderlijke tuberkels doen zich dan voor als ruitvormige velden.

Goebel zegt zeer juist, dat hier, in het cephalium, de *Melocactus* weer terugkeert tot een orgaan-vorming, wel zoo oorspronkelijk als de vorming van ribben, namelijk die van afzonderlijke tuberkels. Eigenaardig is het, dat dit atavisme juist optreedt in het gedeelte, waar de bloemen gevormd worden, en bij de jeugdige kiemplant.

In het cephalium, dat wij onderzochten, bevonden zich nog zeer vele bloemen, welke geen vrucht hadden ontwikkeld en wier weefsel nu hard en bros geworden was. Zij leverden een goed materiaal op om de inplanting der bloemen na te gaan.

Onder het kurkweefsel, dat de wolharen aan zijn oppervlakte draagt, bevindt zich een laag collenchym van geringe dikte; dicht bij den top van den tuberkel, waar de bloem zich bevindt, houdt deze collenchymlaag op en stuit tegen de vaatbundels, die zich in den tuberkel verheffen en naar de bloem begeven. Deze vaatbundels bestaan uit binnenwaarts gelegen spiraalvaten, met een peripherisch weinig ontwikkeld zeefgedeelte. De vaatbundels zijn, in de tuberkels zelve, weder in een kring geplaatst. Op Dwrsdrsn. vertoont de tuberkel bijna

geheel denzelfden bouw als de stam, alleen vindt men alles op verkleinde schaal.

Daar wij de tuberkels als vertakkingen van den stam mogen beschouwen kunnen wij dus ook hier, evenals in den stam, merg en schorsparenchym onderscheiden. De vaatbundelkring vernauwt zich naar boven toe en treedt dan in de bloem, welke op deze wijze, dus gelijkelijk van alle zijden, van vaatbundels wordt voorzien. De vaatbundels bestaan voornamelijk uit spiraalvaten en verder uit zeefcellen en -vaten waarvan de laatsten echter niet duidelijk zijn te herkennen.

Bij den gewonen gang van zaken vormt zich onder de vrucht een kurkweefsel, dat deze ten slotte afstoot en dan teveas het onderliggende parenchym beschermt. Hier waren de bloemen echter niet tot vrucht gerijpt en had zich het kurkweefsel ongelijk veel sterker ontwikkeld. Voornamelijk was dit het geval in den bloembodem tusschen de vaatbundels, waar het uit dunwandige kurkcellen bestond. Het collenchymatoïdisch weefsel verdwijnt in de nabijheid der bloem nagenoeg geheel.

Zoowel in het merg-parenchym, als in de schors-parenchymcellen van den tuberkel, bevonden zich kristallen van oxaalzuren kalk; slijmcellen konden niet worden aangetoond.

De inplanting der borstels vertoont weinig afwijkends. (Vergel. Pl. II, fig. 32).

Het centrale deel van den borstel is uitgehold, zoodat het parenchym zich als een papil in het binnenste van den borstel verheft. Het is voornamelijk collenchymatoïdisch weefsel, dat zich hier bevindt. De vezels, waaruit de borstel is opgebouwd, gaan aan de basis over in een kurkweefsel, dat voornamelijk in het centrum duidelijk ontwikkeld is. Van vaatbundels is geen spoor in den borstel zelf te vinden. Wel verloopen er in den omtrek spiraalvaten die zich naar den borstel toe begeven; op eenigen afstand daarvan echter eindigen zij.

De wolharen, welke de door de borstels of de bloem aan de oppervlakte van den tuberkel overgelaten ruimte bedekken en slechts aan de zijkanten, waar de tuberkels tegen elkander sluiten, ontbreken, staan ingeplant op een vrij sterk ontwikkelde, uit dunwandige cellen bestaande kurklaag. Hieronder strekt zich een collenchymlaag gelijkmatig uit, met betrekkelijk gering verdikte wanden.

De eenvoudigste en meest algemeene vorm van een haar in het

cephalium is wel dat dit één cel dik is en samengesteld wordt uit een reeks cylindrische cellen, die met horizontale of schuine wanden aan elkander sluiten, terwijl de topcel is toegespitst, zonder echter in een scherpen punt te eindigen. De wanden zijn doorschijnend, de inhoud is gestorven en meestal is het inwendige der cel door lucht ingenomen. Zoo men deze door alkohol verdrijft, vallen de wanden samen en het haar verkrijgt een lintvormig aanzien. Bij sterke vergrooting ziet men een zeer fijne streeping, waarvan de strepen onder een helling van ongeveer 45 graden verloopen. Deze streping is een gevolg van de inwendige structuur, daar de begrenzing van den wand zelfs bij 1200-malige vergrooting zeer scherp en door een zuiver rechte lijn begrensd is. In alkohol is deze streping wel het duidelijkst, minder in het oog vallend bij onderzoek in glycerine of water.

De lengte der haren is verschillend, bedraagt gemiddeld 24 mM. terwijl zij 3—5 μ dik zijn. De afzonderlijke cellen wijken zeer af in grootte, sommigen waren 90 μ anderen 300 μ lang.

Mikrochemische reacties gaven het volgende resultaat:

Zoutzuur gaf geen zichtbare verandering. Zwavelzuur deed de haren opzwellen, zich spiraalvormig kronkelen, en dan vervloeien tot een licht bruine massa; er is dus geen kurkstof aanwezig, anders zoude deze over zijn gebleven. Bij het opzwellen werd de streping zeer duidelijk, vooral bij die cellen welke nog inwendig luchtbellen bevatten. Hanstein's aniline-violet kleurde de haren violet. Bij inwerking van zwavelzure aniline en zwavelzuur werden de wanden geel gekleurd. Behandeling met phloroglucine en zoutzuur gaf een rose kleur. Toevoeging van kaliloog deed de wanden opzwellen, de streping verdwijnt dan; van secundaire verdikkingslagen werd niets zichtbaar. Schulze's reagens kleurt de wanden intensief geel, terwijl een bijgevoegde katoendraad zich paarsch-blauw kleurde. Al deze reacties wijzen voldoende aan, dat de wanden met houtstof zijn doortrokken.

Behalve deze haren, welke onmiddelijk uit de oorspronkelijke epidermiscellen zijn ontstaan en geheel zelfstandig zijn, vindt men er nog, die aan de basis samen versmolten zijn. Zij vormen een gemeenschappelijken korten stam, welke zich spoedig in zelfstandige haren verdeelt, geheel gelijk aan de overigen.

Meijën (Vergel. Historisch overzicht pag. 7) beweerde, dat alle haren van *Melocactus* uit een spiraaldraad bestaan, wat zoude blijken, zoo men

zulk een haar uiteentrekt. Meermalen beproefde ik dit; steeds brak echter het haar af en de cel doormidden, zonder in het minst tot een spiraaldraad te worden uitgerekt. Zijn eerste mededeeling, dat het het geheele haar zoude zijn, dat spiraalvormig opgekronkeld is, komt dus meer der waarheid nabij, terwijl het mag betwijfeld worden of hij de fijne spiraalstreping op de celwanden heeft gezien, daar deze bij een zeer sterke vergrooting slechts uiterst flauw en dan nog slechts bij gunstig licht is waar te nemen.

Miquel (Monographia gen. *Melocacti*) onderzocht op het voetspoor van Meijen den bouw der haren van verschillende *Melocacti*, en kwam eveneens tot een verschillend resultaat. Nooit gelukte het hem (l. c. pag. 37), een geheel haar aldus uit te rekken, hoogstens een klein stuk.

Behalve de haren, trett men op de tuberkels nog onregelmatig verspreid staande borstels aan. Evenals niet alle dorens, bij de dorengroepen op den stam, even sterk ontwikkeld waren, zoo vinden wij ook hier fijne, slappe en stevigere borstels. De eerste vormen als 't ware den overgang tot de wolharen. Zij zijn opgebouwd uit spoelvormige vezels, en vertoonen over hun geheele lengte nagenoeg denzelfden bouw; een duidelijke epidermis viel bij hen niet te onderkennen. Aan de basis zijn zij ongekleurd, de top is rood-bruin; in lengte stemmen zij nagenoeg met de wolharen overeen. De ware cephalium-borstels zijn over hun geheele lengte donkerbruin getint, en steken nu eens meer dan minder boven de omringende wolharen uit.

Hun voet is afgeplat en dicht omgeven door haren, die zich nog op den borstelvoet zelven voortzetten. Neemt men voorzichtig de buitenste cellenlaag van de basis van een borstel af, dan vindt men deze samengesteld uit epidermiscellen van rechthoekige gedaante, duidelijk van de onderliggende vezels gescheiden. Deze epidermis zet zich voort over de geheele oppervlakte, maar is aan den top minder duidelijk terug te vinden. (Vergel. Pl. III, fig. 24). Op een Dwrsdrsn., door de basis van den borstel, vindt men het centrale gedeelte door kurkweefsel ingenomen, dat, naarmate men hooger komt, in uitgebreidheid afneemt, ten slotte geheel verdwijnt en plaats maakt voor de vezels welke den borstel opbouwen. Dit centrale kurkweefsel (Vergel. Pl. II, fig. 32) is omringd door spoelvormige vezels; deze zijn dan weder bedekt door de epidermis.

De spoelvormige vezels hebben op Dwrsdrsn. een regelmatigen poly-

gonalen vorm, zij zijn meest vijf of zeshoekig. (Vergel. Pl. III, fig. 33). De primaire wand is sterk verhout, de secundaire verdikkingslagen steeds minder, terwijl de meest naar binnen gelegen verdikkingslaag uit zuivere cellulose bestaat. Bij behandeling met Schulze's reagens kleurde zich de primaire wand hooggeel, de volgende lagen minder. Het lumen van de vezel werd omringd door een duidelijk blauw-violet gekleurd dun laagje, waaruit dus blijkt, dat dit niet met houtstof is geimpregneerd. Behandelt men een dwars-doorsnede met phloroglucine en zoutzuur, dan treedt een zeer duidelijk rose kleur op in de buitenste lagen; de binnenste verdikkingslagen blijven dan echter ongekleurd. Somtijds scheen het, of deze onveranderd gebleven laag voornamelijk in de hoeken der vezels het sterkst ontwikkeld was. Maakte men een doorsnede scheef, dan kon men nog duidelijker de blauw-kleuring van de binnenste laag zien.

Aan de buitenzijde zijn de vezels omringd door de epidermis, welke hier reeds onregelmatig van vorm is, wier cellen lichtelijk van elkander loslaten en hooger op reeds van de onderliggende vezels zijn afgestooten. Deze epidermiscellen waren verkurkt, niet verhout, en vertoonden geen duidelijke secundaire verdikkingslagen. Een overgang tot de sterk verdikte vezels aan den top vormen zij, wier omtrek meer afgerond is, terwijl tevens het verhoute gedeelte in uitgebreidheid is afgenomen. Hoe meer men echter den top nadert, des te sterker ontwikkelen zich de secundaire lagen, welke uit onveranderde cellulose bestaan. Ten slotte verdwijnt zelfs de houtstof uit den primairen wand. Op een Dwrsdrsn, op eenigen afstand van de basis, in het begin van het rolronde gedeelte van de borstel, vinden wij het grootste deel ingenomen door deze vezels, voornamelijk is het centrum hieruit opgebouwd. Aan de peripherie, onregelmatig tusschen hen verspreid, beginnen dan de vezels op te treden, wier lumen door de secundaire verdikkingslagen geheel verdwenen is. Epidermiscellen zijn dan niet meer te vinden. Deze vezels bestaan, evenals die, welke wij bij de stamdorens reeds beschreven, uit een hoornachtige cellulose, waarin geen laagwijze structuur meer is te herkennen. Hun wand is zeer onregelmatig gegolfd, alsof zij sterk waren samengeperst. (Vergel. Pl. III, fig. 35).

In het gedeelte waar zij den geheelen borstel samenstellen schijnen zij in transversale richting gerangschikt te zijn. Bij hun eerste optreden zijn zij tusschen de overige vezels onregelmatig verspreid. Noch bij

behandeling met phlorogluciue, noch bij toevoeging van Schulze's reagens was het mogelijk, een spoor van houtstof aan te toonen. Bij behandeling met kaliloog zwellen zij op, en wordt het lumen zichtbaar. Werd een borstel gemacereerd met salpeterzuur en kaliumchloraat, dan viel het zeer gemakkelijk de verschillende elementen van elkander te isoleeren. De sterk verdikte vezels waren nu opgezwollen en deden zich voor als langgerekte, spoelvormige elementen, bijna allen van gelijke grootte.

Een spiraalstructuur van den wand was niet zichtbaar. De roodbruine kleur was niet alleen aan de buitenste vezels gebonden; wat echter de juiste oorzaak van de kleur was, viel niet te onderkennen. De celwand zelve was op een dwars-doorsnede glashelder, dus misschien was het 't gevolg van een kleurstof die zich in de samengedrukte vezelholte bevond. Deed men een vezel met kaliloog opzwellen om het lumen zichtbaar te maken, dan verdween tevens de kleur.

Wij kunnen nu nader onderzoeken, hoe deze verschillende deelen aangelegd worden, waarbij tevens ons weder de morphologische beteekenis duidelijk kan worden.

Maken wij een Lgtdrsn. door het midden van het cephalium, dan vinden wij, dat het vegetatiepunt niet het hoogste punt van het cephalium inneemt, maar gelegen is op den bodem van een komvormige inzinking. Aan den rand der uitholling vinden wij tuberkels met geheel ontwikkelde bloemknoppen.

De verschillende ontwikkelingsstadien van de tuberkels vinden wij op een zeer geringen afstand van elkander verwijderd, geheel in overeenstemming met den tragen groei van het cephalium. (Het cephalium van exemplaren in het bezit van een goede gezondheid, welke volop bloeiden, nam gedurende de 2 à 3 jaar waarin zij werden nagegaan niet merkelijk in grootte toe.) Het vegetatiepunt van het cephalium, de voortzetting dus van het vegetatiepunt dat vroeger den top van den stam innam, neemt het laagste punt in van de uitholling op den top van het cephalium, het heeft een half bolvormige gedaante en vormt slechts een zwakke verhevenheid. In een doorloopende spiraal worden de tuberkels of cephaliumknobbels aangelegd, welke spiralige rangschikking, zooals wij boven reeds zagen, bij de volwassen tuberkels nog bewaard is gebleven. Het eerst wordt de tuberkel zichtbaar als een zwakke verhevenheid, in de onmiddellijke nabijheid van het hoofd-vegetatiepunt. Op den top vormt zich

een kegelvormig uitsteeksel. De jeugdige tuberkel wordt onmiddellijk geheel met wolharen bedekt, behalve het kegelvormige uitsteeksel. Het gedeelte, dat zich uitstrekt tusschen dezen tuberkelaanleg en het cephalium-vegetatiepunt is geheel kaal, eveneens de ruimte tusschen de overige tuberkels.

De kegelvormige verhevenheid, welke zich op den top bevindt, bevat in het centrum enkele spiraal-cellen, welke tot een reeks van één cel dikte gerangschikt zijn. Zij zetten zich verder voort in het parenchym en hangen daar samen met een sterkeren bundel. De oppervlakte, waar zich geen haren bevinden, wordt bedekt door eene fijne opperhuid, wier cellen zich op Dwrdrsn. door hun rechthoekigen omtrek van het onderliggend parenchym onderscheiden. Huidmondjes werden niet aangetroffen. Op de overige plaatsen ontstaan wolharen; deze worden gevormd door een uitstulping van de epidermiscel, welke zich door dwarswanden gaat deelen. De uiterste cellen rekken zich meer en meer uit, terwijl aan de basis het haar voortdurend door deeling in cellen-aantal toeneemt. Reeds vrij spoedig ontwikkelen zij zich; op tuberkels, welke nog geenerlei uitgroeisels vertoonden, bevonden zich reeds vrij lange haren. Aan de basis duurt de vorming van nieuwe cellen nog geruimen tijd voort; ten slotte gaat het onderliggend parenchym kurkcellen vormen en worden de celwanden van de haren verhout. (Vergel. Miquel Beitr. z. An. d. Mel. l. c. pag. 479).

Het eerste zijorgaan, in het algemeen, dat een vegetatiepunt ontwikkelt, is een blad, hoe het dan ook somtijds moge gemetamorphoseerd zijn. Zoo hebben wij hier in de kegelvormige uitstulping, die zich boven op de bolvormige verhevenheid van den tuberkel bevindt, een blad, waarvan het uiterste deel als bladschijf kan beschouwd worden. De aanleg van den vaatbundel, welke zich niet verder ontwikkelt dan eenige spiraalcellen, is hierbij van groot gewicht, evenzoo een vrij geringe insnoering welke zich bevindt aan den voet van het kogelvormige gedeelte. Deze insnoering scheidt den bladvoet van de bladschijf, maar gaat niet verder, zooals bij *Opuntia*.

Tot op een vrij vergevorderd stadium van ontwikkeling van den cephaliumknobbel is deze bladschijf nog terug te vinden, vooral gemakkelijk kenbaar door de streng spiraalcellen; later wordt door groei van het onderliggend weefsel de uitstulping waarschijnlijk afgeplat en is dan niet meer te herkennen, vooral niet wanneer kurkvorming optreedt. (Vergel. Pl. III, fig. 36).

Het weefsel onder de bladschijf vormt den bladvoet, versmolten met de okselknop, zooals blijkt, wanneer wij reeds zeer spoedig na den eersten aanleg, tusschen het blad en het vegetatiepunt op den gezwollen bladvoet, kegelvormige verhevenheden vinden, die den aanleg vormen van de borstels. (Vergel. Pl. III, fig. 36).

Deze zijtakken of beter okselknoppen vinden wij reeds duidelijk zichtbaar op den toekomstigen tuberkel, die nog slechts door een paar jongeren van het cephalium-vegetatiepunt gescheiden is. De jongste tuberkels staan onderling op vrij grooten afstand; door groei echter van de tusschengelegen gedeelten, zoowel als van den bladvoet en okselknop, welke zich uitbreiden, worden de tuberkels meer en meer opéén gedrongen. De bladschijf zelve is in vergelijking van den bladvoet slechts in zeer geringe mate ontwikkeld, in vergelijking echter met wat wij bij het stamvegatiepunt aantroffen, is de differentiatie tusschen beiden ongelijk veel grooter en duidelijker. Ook in hoogte neemt nu de tuberkel toe, zoodat deze voortdurend meer als een afzonderlijk orgaan optreedt, dat zich duidelijk verheft boven het cephalium. De okselknop is aan alle zijden door wolharen omringd, oorspronkelijk bedekken dezen den jongsten aanleg geheel, terwijl dan te midden dezer haren het oksel-vegetatiepunt optreedt. Vergel. Pl. III. fig. 36). Onmiddellijk ontwikkelen zich borstels, welke in den eersten aanleg volmaakt in bouw overeenstemmen met het primaire draagblad van den knop, uitgezonderd echter de reeks van spiraalcellen en de insnoering. In het onderliggend parenchym in het opgezwollen gedeelte dus van bladvoet en okselknop, verloopen wel vaatbundels, welke ook af en toe zeer duidelijk de richting inslaan van de borstels, zij dringen evenwel niet in hen door. Bij de jongste tuberkels neemt dus de bladschijf nog nagenoeg den top in van de verhevenheid en staan de borstels in een knop in de oksel van het blad gelegen. (Vergel. Pl. III, fig. 36.) Langzamerhand wordt dit anders en de borstels worden door het ondergelegen weefsel meer en meer in de hoogte geheven, terwijl de bladschijf op zijde wordt gedrongen. Ten slotte wordt het blad meer en meer uitgerekt en met het omgevende weefsel gelijk gemaakt, terwijl door den sterken groei van het parenchym, onder de borstelgroep gelegen, de geheele tuberkel een cylindervormige gedaante verkrijgt. Later wordt deze door een prismatischen vorm vervangen, tengevolge van den zijdelingschen druk, welke de omgevende tuberkels op elkander uitoefenen.

De het meest naar de peripherie gelegen borstels groeien het sterkst en zijn reeds vrij groot, wanneer nog steeds aan de binnenzijde nieuwe borstels worden gevormd, waartusschen dan ten slotte de aanleg der bloem te voorschijn komt. In het volwassen cephalium zijn eveneens de naar de peripherie toegekeerde borstels sterker ontwikkeld dan die, welke naar het midden, naar het vegetatiepunt van het cephalium, zijn gericht. In den aanleg zijn de verhevenheden, welke later de borstels zullen vormen, aan hun oppervlakte van een dermatogeen voorzien, dat een kleincellig parenchym omsluit, geheel gelijkend op dat wat wij elders in den bladvoet vinden. Later gaan zich de cellen in den voet van den borstel meer in de lengte rekken en nemen ten slotte een spoelvormige gedaante aan; het dermatogeen vormt de epidermis. Zoolang de borstel in lengte toeneemt, blijft het weefsel aan den voet meristematisch en draagt zoodoende bij tot den groei der borstel.

De aanleg van de bloem wordt het eerst zichtbaar als een geringe opzwelling, te midden van jeugdige wolharen. Reeds wanneer de borstels nog pas zijn aangelegd en slechts geringe verhevenheden vormen op de helling van den bladvoet, vindt men dit begin van de bloem. Geruimen tijd blijft de aanleg in hetzelfde stadium van ontwikkeling; eerst op eenigen afstand van het centrum van ontwikkeling (zes à zeven okselknoppen daarvan verwijderd) vonden wij dat de bloem zich was gaan ontwikkelen; hierover echter later.

Vergelijken wij hetgeen wij hier bij het cephalium aantreffen met dat, wat de kiemplant en het vegetatiepunt van den volwassen stam ons aantoonde, dan vinden wij, dat in het vegetatief gedeelte van den stam de meeste reductie is opgetreden. Nauwelijks was dáár de bladvoet meer te herkennen; bij de jeugdige kiemplant trad de bladvoet duidelijker op, beiden worden echter overtroffen door het cephalium. Hier vinden wij niet alleen een bladvoet, maar tevens een bladschijf optreden, hoe gereduceerd dan ook. Vonden wij bij de jeugdige kiemplant de knobbels of tuberkels nog eenigermate aangegeven, in het cephalium worden zeer duidelijke tuberkels gevormd. Een eigenaardig verschijnsel dus, dat juist bij de jongen kiemplant en in het vruchtdragende deel van den stam de minste reductie is geschied, de organen het duidelijkst optreden, de traditie van den stamvorm het best bewaard is gebleven.

Zeer terecht zegt Goebel (l. c. pag. 94) „die Gestaltung, welche

im Cephalium von *Melocactus* auftritt, ist der Rippenbildung gegenüber als die ursprünglichere zu betrachten". Om de juistheid van dit beweeren te staven zij het hier voldoende te wijzen op *Mamillaria*; voorverdere verklaring moet verwezen worden naar de oorspronkelijke verhandeling van Goebel. Op duidelijke en heldere wijze wordt daar het verband aangetoond tusschen de bladdragende vormen en de geribde, met de knobbeldragende als overgangsvorm.

In het cephalium zijn dus de zijorganen sterk ontwikkeld, daarentegen zijn hier de stengelleden, de internodiën, nog meer samengesmolten als aan den stam en vormen één geheel, dicht omzet, van alle zijden, met tuberkels.

Misschien wel staat juist deze sterke ontwikkeling der cephaliumknobbels, ook in verband met de bloemen welke zij voortbrengen, in samenhang met de ongelijk veel sterkere ontwikkeling der wolharen aldaar, vergeleken met wat wij bij de stam-dorengroepen vinden. Door sterke collenchym-ontwikkeling konden natuurlijk de bloemen niet voor overmatige verdamping beschut worden; om deze dus tegen te gaan, wat vooral van belang is voor de jeugdige bloemknop, ontwikkelden de wolharen zich sterk. Daardoor was tevens de sterke ontwikkeling van het collenchym in de bloemdragende tuberkels minder noodig, daar deze toch reeds beschermd werden door de wolharen; in verband daarmede is dan ook in de tuberkels van het cephalium de collenchymlaag zoo goed als niet ontwikkeld.

De wolharen, ofschoon dus niet van morphologische beteekenis en alleen te beschouwen als aanhangsels van de epidermis, zijn dus in het cephalium van groot biologisch belang.

Uit de verklaring, vroeger bij het stam-vegetatiepunt gegeven over de reductie van het blad, in verband met hetgeen wij boven voor de cephaliumknobbels beschreven, volgt dus, dat wij hier ook het volste recht hebben, deze als bladvoet met okselknop versmolten te beschouwen.

In het cephalium treedt nu een nieuw orgaan op, namelijk de bloem.

In eersten aanleg vonden wij, dat deze nabij den voet van een tuberkel ontstaat en eerst door navolgenden groei van den bladvoet en de okselknop op den top van den tuberkel gezeten komt; en dat het vegetatiepunt, dat morphologisch de okselknop voorstelt, eerst de dorens of borstels verder ontwikkelt en ten slotte, wanneer

eerst door den groei van den bladvoet en het basale deel van de okselknop, de borstelbundel den top van de cephaliumknobbel gaat innemen, een bloem. Gedurende het allerjongste stadium bevindt zich dus de bloem achter den tuberkel in den blad-oksel.

Terwijl het oorspronkelijk okselvegetatiepunt borstels vormt en daarbij nagenoeg geheel vlak is geworden, ontstaat er te midden van de nog weinig ontwikkelde borstels een nieuwe verhevenheid, die de aanleg der bloem is. (Vergel. Pl. III, fig. 37).

Goebel (l. c. pag. 93) zegt, dat de tuberkels op geheel dezelfde wijze worden aangelegd bij *Melocactus* als bij *Mamillaria*. Hij geeft een afbeelding van de ontwikkeling bij *Melocactus violaceus*, in hoofdzaak wel met die bij den door mij onderzochten *Melocactus leucacanthus* overeenstemmend; hij teekent echter slechts aan eene zijde borstels. Wetterwald (l. c. fig. 33) beeldt eene *Mamillaria* af; het bladgedeelte is dáár zelfs niet zoo duidelijk ontwikkeld als bij *Melocactus*; ook ontbreken de spiraalcellen in de bladschijf.

Wij vinden dus, dat *Melocactus* in de plaatsing van de bloemen overeenkomt met de verwante geslachten *Mamillaria* en *Echinocereus*. De okselknop ontstaat daar onmiddellijk boven het blad, en wordt met den bladvoet tot een borsteldragenden tuberkel vervormd. Er ontstaat nu in den oksel van den op deze wijze gevormden tuberkel een nieuw vegetatiepunt, dat den aanleg der bloem vormt. Is dus bij deze twee geslachten de aanleg van de bloem nog door een betrekkelijk grooten afstand van de eerste okselknop gescheiden, bij *Melocactus* zijn zij binnen een klein bestek te samen gedrongen.

Bij *Melocactus*, evenals bij *Mamillaria* en *Echinocereus*, vinden wij dus het volgende, behoudens de modificatie voor elk geslacht afzonderlijk: het stamvegetatiepunt (cephalium-vegetatiepunt) ontwikkelt een blad (bladvoet), hierin ontstaat een okselknop, die zich bepaalt tot het vormen van knopschubben (dorens, borstels). Deze okselknop is dus een zijas van den eersten rang, hieraan ontwikkelen zich zijdelings de bloemen (dus niet terminaal). De bloemen zijn dus (of zelve, of gezeten op) een zijas van den tweeden rang.

Ons rest dus nu nog nategaan, op welke wijze de tuberkels onderling verbonden zijn. Zijn zij pas aangelegd, dan vindt men nog groote tusschenruimten, welke niet door wolharen bedekt zijn. Voortdurend nemen zij nu in omvang toe, worden daarbij, zooals wij zagen, tegen elkander aangedrukt en nemen ten slotte een prismatischen vorm

aan, zoodat op Dwrsdrsn de tuberkels een ruitvormigen omtrek vertoonen.

Het vrije oppervlak, dus het bovenste gedeelte van den tuberkel, is nu geheel bezet met wolharen; de zijden zijn echter kaal gebleven, zooals natuurlijk is, daar deze van de naastgelegene tuberkels nauw tegen elkander zijn geperst. Deze kale zijwanden zijn bedekt met een fijne epidermis, welke aan de buitenzijde weinig verdikt en gecuticulariseerd is; de zijwanden zijn niet gegolfd. Onder deze epidermis bevinden zich in een driedubbele reeks meer langgerekte tafelvormige cellen, die zonder intercellulaire ruimten aaneen sluiten. (Zie vroeger de beschrijving der buitenste tuberkels,) Hieronder strekt zich dan het gewone parenchym uit. Zoowel de epidermis als de ondergelegene cellen hebben een sterken inhoud en geven aan den voet van den volwassen tuberkel nog geheel den indruk van meristematisch weefsel.

De toestand, waarin deze cellen dus verkeeren, van zich nog gemakkelijk te kunnen gaan deelen en een nieuw meristeem te kunnen vormen, kan ons misschien verklaren, op welke wijze de uitgroeiingen van het cephalium ontstaan. Deze vertakkingen van het cephalium zijn niet zeldzaam. (Vergel Suringar l. c pag. 409) en worden onder de exemplaren op hun natuurlijke standplaats veelvuldig aangetroffen. Goebel (l. c. pag. 93) nam hetzelfde waar. „Eine Rückkehr zur Gestaltung des vegetativen Teiles der Pflanze findet normal nicht statt; unter den mir zu Gebote stehenden Exemplaren fanden sich aber mehrere, welche offenbar aus dem Cephalium, inolge einer Verletzung des Scheitels desselben, vegative Seitensprosse getrieben hatten." Of het alleen verwonding is, die als prikkel werkt om dezen groei op te wekken, is slechts door experiment uit te maken.

In het geval door Suringar (l. c. pag. 409) beschreven bij *Melocactus stramineus*, was er, direct uit het cylindrisch cephalium, een nieuw cephalium gevormd, dat zijdelings tegen het oorspronkelijke was aangevoegd. Wanneer eerst nog een vegetatief stamgedeelte ontstaat, is dit in vergelijking met den hoofdstam van vrij geringe afmeting, en meestentijds zoo dicht bij de basis van het cephalium geplaatst, dat men zonder het los te maken moeielijk kan nagaan, op welke wijze beide samenhangen. Het voorkomen van deze vertakkingen brengt ons er toe, te breken met de vroegere voorstelling, als zouden de *Melocacti* van beperkten levensduur zijn. De tuberkels van het cephalium sluiten hun levensperiode af met de vorming van een bloem en wanneer

in het cephalium de in een spiraal geplaatste tuberkels achtereenvolgens bloeien, zal het kunnen voorkomen dat eindelijk de laatste uitgebloeid is.

In de *slapende knoppen* als 't ware, die zich nog bevinden tusschen de tuberkels, rust dan het vermogen om tengevolge van een prikkel, uit te groeien en zoodoende het leven van het individu op onbepaalden tijd te rekken. Vormt zich eerst een vegetatief gedeelte, dan zoude dit, wanneer het den hoofdstam loslaat op deze wijze tot een ongeslachtelijke vermenigvuldiging kunnen bijdragen.

DE BLOEM.

De *Melocacten* bezitten typische spiraal-bloemen. De licht-rose gekleurde kelkbladen gaan ongemerkt over in bloembladen van dezelfde kleur; beter noemen wij de gezamelijke bloembekleedsels dus perigonbladen.

Wanneer de bloemen zich openen, komen zij met hun zoom buiten de wolharen te voorschijn, en steken, door hun heldere rose gekleurde perigonbladen, scherp af tegen de witte wol van het cephalium. Op den top gezeten van den tuberkel, gaat oorspronkelijk het parenchym van den tuberkel onmerkbaar over in den bloembodem. In den tuberkel vonden wij in een kring geplaatste vaatbundels, deze begeven zich naar de bloem. Zij buigen aan den top van den cephalium-tuberkel eerst eenigszins naar elkander toe en treden dan in den bloembodem, waar zij weder meer uit elkander wijken. Zij staan ook hier in één kring gerangschikt en zijn voornamelijk uit spiraalvaten opgebouwd. De eigenlijke bloembodem is vergroeid met de vruchtbladen en vormt op deze wijze den wand van het vruchtbeginsel. Het gedeelte parenchym tusschen den bodem van de holte van het vruchtbeginsel en de plaats van inplanting op den tuberkel, is zeer kort. Het parenchym is uit kleine cellen opgebouwd, die geenerlei merkwaardigheid vertoonen: slijmcellen ontbreken hier ten eenenmale, kristalsterren treden hier en daar nog op, zijn echter steeds zeer klein. Wij zagen reeds vroeger hoe, wanneer de bloem zich niet verder ontwikkelt, of tot vrucht rijpt, op de plaats van inplanting op den tuberberkel, zich een sterk kurkweefsel vormt, dat dan de vrucht of de verdroogde bloem kan afstooten. (Vergel. Pl. III, fig. 38).

De aanleg van de bloem, welke eerst verscholen was tusschen de borstels en wolharen, ontwikkelt zich vrij snel; eerst vormt

zich een stompe kegelvormige verhevenheid, dan vertoonen zich aan de zijden uitsteeksels, de eerste beginsels van de perigon-bladen. Voortdurend ontstaan er nu meer van deze uitsteeksels in een spiralige volgorde. Steekt eerst nog het hoofdvegetatiepunt van de bloem boven hen uit, spoedig omgroeien zij dit en bedekken het ten slotte. De eerst aangelegen zijdelingsche uitsteeksels vormen de kortere buitenste perigon-bladen, de lateren overtreffen de voorgaanden steeds meer en meer in lengte, terwijl hun basis onderling vergroeit tot een buis, op wier binnenzijde de meeldraden staan ingeplant.

Vroeger zagen wij, dat de ontwikkeling van de bloem zeer snel van verloop moet zijn; reeds in de nabijheid der jongste tuberkels vonden wij volmaakte bloemen. Het schijnt, dat deze ontwikkeling bij tusschenpoozen geschiedt. In het cephalium, dat mij ter beschikking stond, werden slechts drie stadiën van ontwikkeling gevonden t. w. de allereersten aanleg, bij alle tuberkels in de nabijheid van het cephalium vrij duidelijk zichtbaar; dan het stadium, dat de bloem begint de perigonbladen te ontwikkelen, met slechts acht kegelvormige uitsteeksels, welke het vegetatiepunt van de bloem omgeven, en ten slotte een bijna volkomen ontwikkelde bloem. Op de buitenste tuberkels bevonden zich uitgebloeide, verdroogde bloemen; een bloem op het punt zich te openen, of pas geopend, werd niet aangetroffen.

Wanneer het cephalium in gunstige omstandigheden van licht en warmte gaat bloeien, duurt de gezamelijke bloeitijd vrij lang en kan menige bloem, binnen niet te lang tijdsverloop achtereenvolgens te voorschijn komen. Hieruit zoude dus volgen, dat het cephalium, hier onderzocht, in een rustperiode verkeerde, (dit cephalium had dezen zomer nog niet gebloeid: het werd einde Juli afgesneden terwijl andere cephaliën reeds bloemen gaven), verder dat waarschijnlijk, wanneer het cephalium eens gaat bloeien, de ontwikkeling van de bloem uit de bijna onzichtbare verhevenheid op den tuberkel, tot de volmaakte bloem, zeer snel moet verloopen.

Door de zorgvuldige bedekking met wolharen, waarmede de natuur deze bloemknoppen omgaf, is het grootendeels van het geluk afhankelijk, zoo men, bij het doorsnijden van een cephalium, geschikte stadiën van ontwikkeling vindt.

Van te voren kan men niet de dikke, lange haarmassa onderzoeken, zonder het cephalium te beschadigen, wat met het oog op de zeldzaam-

heid van goed gezonde en ontwikkelde exemplaren zoude te betreuren zijn. Zooveel mogelijk zullen wij dus, waar het materiaal ons in den steek laat, door vergelijking van oudere en jongere ontwikkelingsstadiën, bij de beschrijving het ontbrekende pogen aan te vullen.

De kegelvormige uitsteeksels, die op den top van den bloemaanleg te voorschijn komen, strekken zich in de lengte, platten zich af en vormen ten slotte de bloembladen. (Vergel. Pl. III, fig. 39). Deze zijn bij *Melocactus stellatus* smal-lancetvormig, bij de binnenste perigon-bladen aan hun top iets versmald, en onregelmatig uitgeschulpt met zeer korte tandjes.

Van uit de vaatbundels, welke in den bloembodem verloopen, vertakken zich fijnere bundels, welke zich in afwisselend aantal in de bloembladen voortzetten en zich hier onregelmatig vertakken. Zij bestaan hoofdzakelijk uit fijne spiraalvaten; de fijnste vertakkingen zijn uitsluitend hieruit opgebouwd, terwijl de spiraaldraad zeer enge windingen heeft. De epidermis, welke de perigonbladen bekleedt, is aan de buitenzijde en binnenzijde van het blad hetzelfde. Aan den top sluiten de epidermiscellen met sterk gegolfde wanden aaneen; aan de basis van het blad zijn zij meer in de lengte gerekt en zijn de wanden niet meer zoo sterk gegolfd. Slechts aan de buitenzijde van de perigonbladen en wel voornamelijk aan de basis vinden wij huidmondjes met duidelijke sluitcellen, wier bijcellen meestal van ongelijke grootte zijn. De huidmondjes worden niet in het midden van de langwerpige epidermiscel gevormd, maar de eerste dwarswand ontstaat nu eens meer in de nabijheid van den eenen dan weder van den anderen zijwand, en verdeelt dus de moeder-cel niet in twee gelijke helften. Zij zijn zeer onregelmatig verspreid, hun spleet verloopt niet steeds in dezelfde richting. De rose kleur welke, zooverre bekend, alle bloemen der *Melocacten* bezitten, en slechts in intensiteit kan verschillen, berust op de aanwezigheid van rood gekleurd celvocht. De perigon-bladen munten verder uit door het bezit van een groote massa slijmcellen. Nergens elders, zelfs niet in den stam onder de dorengroepen, werden in zulk een massa slijmcellen aangetroffen. (Vergel. Pl. III, fig. 39). Zij zijn door het geheele parenchym verspreid en wijken onder elkander nogal in grootte af. Bij de oudere perigon-bladen zijn zij niet zoo gemakkelijk te herkennen als bij de jonge bladen, die nog ongekleurd zijn. Het gelukte echter, hen ook daar aan te toonen; zij

zijn dan echter niet meer in zulk een klein bestek opgehoopt maar meer verspreid als bij de jeugdige bladen.

Vooral de nog jeugdige perigon-bladen leverden een zeer schoon materiaal, om hunne ontwikkeling na te gaan, waarvan wij reeds bij de behandeling van het stamparenchym de beschrijving leverden. (Zie pag. 38).

Behalve deze slijmcellen wordt, voornamelijk in den top van het jeugdige blad, een groote hoeveelheid kristalgruis van oxaalzuren kalk aangetroffen.

De perigon-bladen zijn aan hun basis versmolten en vormen op deze wijze een buis, op wier binnenvlakte de meeldraden staan ingeplant.

In afwisselend aantal, staan de helmdraden in meerdere rijen boven elkander ingeplant, ongeveer op het midden der door de bloembladen gevormde buis. Aan hun top dragen zij de kleine niervormige helmknoppen.

De meeldraden vertoonen weinig afwijking van hetgeen men gewoonlijk vindt. Slechts het stadium, waarin de tetraden in den helmknop zijn gevormd, en volwassen helmknoppen stonden mij ter beschikking.

Het eerste ontstaan der helmknop bleef dus duister; wel waarschijnlijk zal zich van uit den binnenwand der perigon-buis een celheuvel vormen, welke in de lengte uitgroeit en zich differentieert in helmdraad en helmknop. De helmdraad bevat in het centrum een vaatbundel met vier of vijf enge spiraalvaten, door kleincellig parenchym omgeven. Aan de buitenzijde bevindt zich een epidermis, opgebouwd uit lange rechthoekige cellen die verder geen bizonderheden vertoonen.

De helmdraad, die vrij lang is, is in den ongeopenden bloemknop onregelmatig geslingerd en opgekruld, om binnen de dan nog betrekkelijk korte buis van het bloemdek geborgen te kunnen worden. In dit stadium vindt men de helmdraden nog overal op den binnenwand ingeplant, zoowel op den bodem als op de zijwanden. Later, wanneer de bloem zich gaat strekken en de perigon-bladen zich ontplooien, komen de meeldraden ongeveer in het midden van de perigonbuis te staan en verheffen zich de helmknopjes in de keel van de bloem tot onder de stempelarmen.

De helmdraad zet zich voort in het helmbindsel; dit bevat het uiteinde van den vaatbundel, die zich hier oplost in eenige spiraalcellen.

Het helmbindsel verlengt zich boven de helmhokjes en vormt daar een kleincellige, spits toeloopende punt (Vergel. Pl. III, fig. 40). Aan weerszijden van het helmbindsel vind men twee paar helmhokjes.

Het jongste stadium, het eerst optreden van de initaal cellenrij van het pollen, kon hier niet worden nagegaan. Bij den bloemknop, waar het vruchtbeginsel nog zoo goed als niet ontwikkeld was, waar de eitjes zich nog voordeden als kleine celmassa's, zonder eenige differentiatie, was de ontwikkeling van het pollen reeds vrij ver gevorderd, de tapetencellen hadden echter nog hunne zelfstandigheid behouden.

Het midden der helmhokjes wordt door een enkelvoudige streng van groote pollenmoedercellen ingenomen, opgevuld met een fijnkorrelige massa, waarin een duidelijke celkern door de donkere kleur, welke deze bij het kleuren met haematoxyline aanneemt, zichtbaar wordt. Deze verticale reeks van pollen-moedercellen zette zich, van de basis tot bijna aan den top, in een onafgebroken rij voort. Zij waren omringd door een laag van hooge cylindrische cellen, met sterken protoplasmatischen inhoud, de eigenlijke tapetencellen; deze waren gescheiden van de epidermis door meerdere lagen kleine tafelvormige cellen. De epidermis bestond eveneens uit kleine cellen, die echter op Dwrsdrsn. meer vierkant waren en zich door hun hoogte duidelijk onderscheidden van het onderliggende parenchym. De epidermiscellen vertoonden in dit stadium nog geen teekening op den wand en waren nog uit zuivere cellulose opgebouwd. Bij de volwassen helmknoppen, welke rijp stuifmeel bevatten, vinden wij de stuifmeelkorrels binnen een enkelvoudigen wand besloten, alleen uit de epidermiscellen gevormd. Deze kleurt zich nu met Schulze's reagens hooggeel en vertoont duidelijk een zeer fijne netvormige teekening op alle wanden, zoowel op de radiale, als de tangentieele. De stuifmeelkorrels zijn vrij groot en voorzien van een duidelijke exine. De wand van de speciaal-moedercel vormt de intine, terwijl dan de hooge tapetencellen en misschien ook de kleine cellen, hieromheen gelegen, het hunne bijdragen tot vorming der exine (Vergel. Strassb. Histolog. Beiträge II pag. 36).

De pollenkorrels hebben in rijpen staat, evenals de wand van het helmhokje, een gele kleur. Bij het pollen is dit aan de exine te wijten, bij den wand zijn de netvormige vercutiniseerde lijsten iets geel gekleurd. De exine is vrij sterk ontwikkeld, en omringt de pollenkorrel gelijkmatig zonder bizondere verdikkingen te vormen.

De gedaante van den rijpen pollenkorrel is min of meer tetraëdrisch.

Op drie punten van den omtrek (Vergel. Pl. III, fig. 41), op gelijken afstand van elkander gelegen, is de exine afgebroken en vindt men een zeer fijne trechtervormige opening in den buitenwand, waardoor de intine kan uittreden. Bij behandeling met chloralhydraat trad steeds na eenigen tijd de intine uit de exine, op een dezer onverdikte plaatsen te voorschijn, terwijl dan tevens nog de exine daar ter plaatse iets openscheurde.

Bij zeer sterke vergrooting bleek de exine zeer fijn gestippeld te zijn, tengevolge van uiterst fijne radiale kanaaltjes, welke den wand doorloopen. De intine doet zich voor als een uiterst fijn vlies, dat bij behandeling met Schulze's reagens een duidelijke cellulose-reactie vertoonde, terwijl daarentegen de exine zich donkerbruin kleurde. De intine omsluit een fijn-korrelige massa, waarin een kern niet duidelijk was aan te toonen. Bij behandeling met Schulze's reagens blijkt de fijn-korrelige massa hoofdzakelijk uit zeer kleine zetmeelkorrels te bestaan. De rijpe helmknoppen zijn over de geheele rugzijde met het helmbindsel verbonden en springen met een spleet open.

Tot het onderzoek van het vruchtbeginsel stonden mij eveneens slechts weinige ontwikkelingsstadiën ter beschikking; in een stadium waren de eitjes juist aangelegd en deden zij zich voor als een celwoekering van den binnenwand, in het volgend stadium waren de eitjes benevens funiculus reeds geheel ontwikkeld, en wachtten slechts op bevruchting, om het zaad te vormen, dat wij in het volkomen gerijpte vruchtbeginsel, in de bes, vinden.

De wand van het vruchtbeginsel wordt dicht bij de peripherie doorloopen door een groot aantal vaatbundels, die in één enkelen kring geplaatst zijn. Deze vaatbundels bestaan voornamelijk uit spiraalvaten. Zij begeven zich naar de bloembladen, zoowel als in den stijl, en worden later in gemeenschap gesteld met den funiculus. In dit stadium is het vruchtbeginsel nauwelijks 1 à 1.5 mM. lang. De epidermis is nog een fijn vliesje, dat een massa kleincellig parenchym omsluit, waarin de vaatbundels verloopen. Het parenchym bevat geen kristallen noch slijmcellen. De holte van het ovarium is omringd door een laag gladde cellen, welke eenigzins meer in de lengte zijn gerekt en dus meer een platte cylinder-vormige gedaante hebben verkregen dan het overige parenchym. De holte van het ovarium is reeds gesloten door de toppen der vruchtbladen, welke zich naar elkander toe begeven en den stijl en stempel vormden. De stempelarmen zijn nog weinig ontwik-

keld, evenals trouwens de geheele stempel (Vergel. Pl. III, fig. 42). Het stijlkanaal loopt nog niet geheel door, strekt zich ongeveer tot halverwege den stijl uit en gaat daar over in een reeks van kleine cellen, die later zich van elkander zullen losmaken en op deze wijze het volkomen stijlkanaal helpen vormen. De stempelarmen waren, ten getale van vijf, aan de binnenzijde bezet met klierachtige cellen, die nog weinig boven de oppervlakte uitstaken. Deze cellen waren, sterk opgezwollen, hadden een olieachtigen inhoud, waarin een groote massa fijne bruine korreltjes. In elken stempelarm verliep een zwakke vaatbundel. De stijl en de stempelarmen waren aan de buitenzijde met een fijne epidermis bedekt, die onmiddellijk het parenchym omsloot. De cellen hiervan waren nog klein en dicht opeen gevoegd. Noch in den stijl of stempel, noch in den bovenwand van het vruchtbeginsel konden in de cellen kristallen worden gevonden. Slijmcellen waren eveneens afwezig. Wij zullen voorloopig den bouw van de celwoekering, den aanleg van het eitje of zaadknop voorstellende, tot nader laten rusten en eerst zien, welke veranderingen optreden in den wand van het vruchtbeginsel en den stijl, wanneer deze in grootte gaan toenemen. Ten eerste dan de wand van het vruchtbeginsel. Deze neemt in verhouding niet sterk in dikte toe. Bij het rijpe vruchtbeginsel vinden wij een epidermis met nog weinige hier en daar verspreide huidmondjes, en daaronder het parenchym, waarvan de cellen zich nu meer hebben afgerond en naar de binnenzijde een zeer los weefsel vormen. De vaatbundels hebben zich nu vertakt, in verband zekerlijk met het optreden der funiculi met hun raphe. De parenchymcellen, behalve de buitenste, zijn duidelijk in concentrische reeksen gerangschikt, en bevatten vooral aan de buitenzijde veel zetmeel, afgezet als fijne korreltjes. Slijmcellen noch kristallen kwamen in den eigenlijken wand van het vruchtbeginsel voor. In het bovengedeelte, nabij den rand waarop de bloembladen staan ingeplant, werd hier en daar verspreid een groote slijmcel gevonden. Het vruchtbeginsel bevat reeds nu volkomen ontwikkelde eitjes en heeft een lengte van ongeveer 4 à 5 mM. De stijl heeft zich gestrekt, evenals de bloembladen, welke buiten de wolharen zich omkrullen, de stempelarmen zijn opengeslagen, rijp pollen bevindt zich in de helmknoppen, de bloem wacht dus slechts op bevruchting om de bes te gaan vormen. De stijl en stempelarmen zijn nu niet meer opgebouwd uit kleine cellen, in een compacte massa te samen gevoegd, maar vormen een parenchym van cylindrische cel-

len, met verdikte wanden, op Dwrsdrsn. een cirkelronden omtrek vertoonende. Op Lgtdrsn. krijgen deze cellen een rechthoekige gedaante en vertoonen de zijwanden vele smalle stippels, waardoor de tangentieele wanden op deze doorsnede een rozenkrans-vormig aanzien verkrijgen. Regelmatig over den omtrek verdeeld, verloopen in dit parenchym vijf vaatbundels, welke zich naar de stempelarmen begeven. Al deze parenchymcellen zijn voorzien van een groote hoeveelheid kleinkorrelig amylum. Het centrale gedeelte van den stijl wordt ingenomen door een massa kleine ronde cellen, met minder verdikten wand, zonder zetmeel maar met een bruinen korreligen inhoud. In het centrum hebben deze cellen van elkander losgelaten en vormen zoodoende een spleet, het stijlkanaal. De kleine klieren, die zich op de binnenvlakte van de stempelarmen bevonden, zijn nu uitgegroeid tot vrij lange stompe klierharen, met een bruinen fijnkorreligen protoplasmatischen inhoud.

De fijne epidermis, welke wij bij den nog onontwikkelden stijl aantroffen, is hier bij den volwassen stijl overgegaan in een duidelijke epidermis met sterk verdikten buitenwand en goed ontwikkelde cuticula. Deze epidermiscellen vertoonen evenals het parenchym een rechthoekige doorsnede, zij zijn eveneens in de lengte gerekt en bevatten een groote hoeveelheid amylum. Steeds in gering aantal, vindt men op den stijl eenige huidmondjes verspreid. Hun plaatsing en de richting der spleet is zeer onregelmatig; zij zijn voorzien van duidelijke sluitcellen. De intercellulaire ruimten, die zich nu in groote uitbreiding, tusschen de afgeronde parenchymcellen van den stijl bevinden, stellen zij in gemeenschap met de atmospheer.

Ons rest nu nog, de ontwikkeling van het eitje te beschrijven. In het allerjongste stadium van het vruchtbeginsel kon niets anders worden gevonden dan een celwoekering op de placentaallijsten. Het was niet mogelijk, eenige meerdere bizonderheden nauwkeurig na te gaan, zóó dat zij voor mededeeling vatbaar zijn. Wij zullen ons dus hier bepalen bij de beschrijving van het eitje, zooals het wordt aangetroffen in de geopende bloem, gereed om bevrucht te worden. Op Dwrsdrsn. door het vruchtbeginsel vinden we overeenkomstig het aantal stempelarmen vijf placenta's, waaruit dus volgt dat vijf vruchtbladen in dit speciale geval het ovarium opbouwden. (Vergel. Pl. III, fig. 43.) De eitjes zijn aan zeer lange funiculi gezeten, welke zich onregelmatig door elkander heen strengelen. (Zie fig. 43), de eitjes zijn dus

niet meer zuiver horizontaal. De wand van het vruchtbeginsel bestaat, in het meest naar binnen gekeerde gedeelte, uit een los celweefsel. Aan de binnenzijde is dit omringd door een eigenaardig soort van haren, die een gesloten laag vormen. Sommige cellen, welke de binnenholte begrensden, zijn uitgegroeid tot betrekkelijk lange buizen, vlak tegen den wand aangelegen. Zij komen dus, van naast elkander gelegen cellen, dicht naast elkaar te liggen en vormen zoodoende een laag, welke de binnenvlakte gelijkmatig bekleedt. Heeft men op Dwrsdrsn. zulk een inwendig haar op de kortste as getroffen, dan ziet men een zuiver cirkelvormige doorsnede, heeft men het schuins getroffen, dan verkrijgt men een langgerekte elleptische figuur. Wanneer men deze weefsellaag van de oppervlakte beziet, vindt men een verwarde massa van korte ééncellige buizen met veel inhoud, uit een bruine korrelige massa bestaande. Deze inhoud, evenals trouwens de geheele wijze van ontstaan, doet haar zeer veel gelijken op de klierharen, welke wij op de rijpe stempelarmen vonden. In de nabijheid van den funiculus zet zich dit weefsel niet voort, maar bedekken kleine ronde cellen de oppervlakte; zij zijn hier dichter bijeengevoegd, evenals de onderliggende parenchymcellen, die den vooruitstekenden rand van de placenta vormen.

De funiculus zelf bestaat uit een vaatbundel met enge spiraalvaten omringd door parenchym. Aan de buitenzijde is de funiculus overdekt met dunwandige epidermis, uit hooge vierkante cellen bestaande. Somtijds alleen aan de binnenzijde, aan de zijde naar het eitje toegekeerd, dan weder over de geheele oppervlakte, zijn deze epidermiscellen van den funiculus tot korte wijde, met veel inhoud voorziene haren uitgegroeid. Deze haren op den funiculus, zoowel als de inwendige klierharen, die zich op de binnenvlakte van het vruchtbeginsel bevinden, vormen misschien het geleidende weefsel voor de pollenbuis, naar de micropyle.

Het eitje zelf is niet zuiver anatroop, zooals uit de figuur blijkt. (Vergel. Pl. III, fig. 44 en 45). Miquel beschreef het zelfs als orthotroop, maar plaatste hier toch een vraagteeken achter. Het is voorzien van twee duidelijke eivliezen, welke nabij de micropyle opzwellen en als het ware een dubbel stel lippen vormen, waartusschen zich de micropyle bevindt. De eene zijde van den buitenmond of exostomium is met den funiculus vergroeid. De binnenmond puilt buiten den buitenmond uit. (Vergel. Pl. III, fig. 46). Het buitenste eivlies bestaat

behalve bij de micropyle, waar wij de opzwelling vinden, uit twee cellenlagen: de buitenste laag bestaat uit groote vierkante cellen met groote kern. Deze cellen bekleeden het geheele eitje aan de buitenzijde en gaan geleidelijk over in de epidermiscellen van den funiculus. De hieronder gelegene binnenste laag van het eerste eivlies is opgebouwd uit minder groote cellen. (Vergel. Pl. III, fig. 46 en 47). Het tweede eivlies bestaat uit vlakke smalle cellen, die een dunne laag vormen, van twee cellen dik, welke de eikern overal omgeeft. De opgezwollen gedeelten van binnen- en buiteneivlies, bij de micropyle, bestaan uit kleine vierkante cellen welke nauw aaneensluiten. De eikern bestaat, aan de buitenzijde, uit regelmatige concentrische lagen van vierkante cellen, die van buiten naar binnen toe in grootte afnemen. De cellenlaag onmiddellijk om den embryozak is afgeplat en vormt op deze wijze een soort van epitheel.

In de nabijheid van het zaadmerk hangen zoowel de eivliezen onderling, als deze met de eikern, samen en vormen een kleincellige massa. De bouw van den embryozak zelven kon niet meer worden nagegaan, daar deze zich gecontraheerd had en niet goed was gefixeerd. Wel kon nog worden gezien, dat de embryozak bijna niet uitpuilt in de micropyle (Vergel. Pl. III, fig. 46) terwijl aan het begin de lange spoelvormige synergiden gelegen zijn. De vorm van de eicel, van de kern van den embryozak etc., waren niet meer na te gaan.

VRUCHT EN ZAAD.

Is de vrucht gerijpt, dan heeft zich een bes gevormd van rose roode kleur, welke voortdurend meer en meer zich uit het cephalium te voorschijn dringt.

Vorm en grootte der bessen verschillen zeer veel; in dit geval was de bes van *Melocactus stellatus* ruim 3 cM. lang, langgerekt, aan het boveneinde iets opgezwollen: de geheele vorm was dus eenigzins knotsvormig. De diameter bedroeg hoogstens 4 à 7 mM. De epidermiscellen bevatten een rose celvocht, waardoor de bes gekleurd werd. De cellen zelve waren tafelvormig, rechthoekig met weinig gegolfde zijwanden. Naar het scheen had het aantal huidmondjes toegenomen, de spleet tusschen de sluitcellen was steeds zuiver horizontaal gericht. De onderliggende parenchymcellen vormden een zeer dunwandig weefsel van isodiametrische cellen, die naar de binnenzijde overgingen in een losse celmassa, welke het hare bijdraagt tot vorming van het vleezige vruchtvleesch, te midden waarvan het rijpe zaad gelegen is. De vaatbundels waren, tijdens de snelle ontwikkeling van het vruchtbeginsel tot bes, sterk in de lengte gerekt.

De vorming van het vruchtvleesch of pulp, dat de bes inwendig opvult, berust grootendeels op de funiculi en den binnenwand van de holte van het vruchtbeginsel. Reeds Zuccarini (Plant. nov. l. c. pag. 648) schreef het ontstaan van het vruchtvleesch toe aan „Anschwellen und Saftig werden der funiculi umbilicales". Engelmann onderzocht eveneens dit verschijnsel bij andere *Cacteen* en kon de meening van Zuccarini bevestigen (Vergel. Engelmann Botanical Works edited for H. Shaw pag 235. The pulp of *Cactus* fruit). Tot nu toe vond ik

het nog nergens voor de bessen van *Melocactus* speciaal geciteerd. Onderzoeken wij het rijpe vruchtvleesch, dan bestaat dit uit een groote menigte losse cellen, waartusschen de zaden verspreid liggen. Deze zaden zijn geheel los, van funiculi vindt men geen spoor meer. De losse cellen zijn verschillend van vorm, nu eens buitengemeen groot en van isodiametrische gedaante, dan meer buisvormig en lang gerekt. Een specifieke inwendige begrenzende wand is niet meer terug te vinden; tusschen de pulpeuse massa in vindt men hier en daar losse spiraaldraden.

Dit, te samen met wat wij vroeger van den bouw der funiculi en den inwendigen wand van het vruchtbeginsel beschreven, geeft ons het meeste recht te verklaren, dat het vruchtvleesch uit deze beiden is ontstaan. Dienden dus de inwendige haren van den vruchtwand eerst als geleidend weefsel, evenals de haren op de funiculi, later maakten deze haren zich los van de onderliggende cellen, werden zelfstandig, en namen in omvang toe evenals ten slotte deze cellen zelve. De spiraaldraden, welke wij verspreid vonden, zijn dan de laatste resten van den vaatbundel van den funiculus. De groote lengte van den funiculus zal hier ook zekerlijk van voordeel zijn. Dit ontstaan van deze vleezige massa zal de bes sterk doen opzwellen en in volumen toenemen; de omgevende wolharen laten zijdelings echter weinig uitzetting toe. De eenige kant, waar dus vermeerdering van volumen kan geschieden, is naar boven toe; daardoor begint de bes aan haar top knotsvormig op te zwellen, en drukt zich zelve ten laatste uit de wolharen te voorschijn, doordat het boveneinde steeds in omvang toeneemt, en de voet tevens loslaat (Vergel. Suringar l. c. pag. 411).

Tusschen den vleezigen inhoud van de bes zijn de zaden verspreid. Deze zijn klein, ongeveer 1 mM. lang, omgekeerd eivormig, donker gekleurd, met oneffen oppervlakte. Op de rugzijde verloopt een verheven rand, van den navel af tot aan den top. (Vergel. Pl. III, fig. 48). De navel is licht te herkennen door de lichtere kleur en vertoont twee inzinkingen, welke aan de zaden der *Melocacti* eigen zijn (Vergel. Zuccarini. Plant. nov. l. c. pag. 651). Om den bouw der zaadhuid te kunnen nagaan, moet men de zaden eerst gedurende eenigen tijd macereeren in salpeterzuur, hetgeen, met voorzichtigheid, zonder eenig gevaar kan geschieden. Op Dwrsdrsn. (Vergel. Plaat III fig. 49) blijkt, dat de zaadhuid uit drie deelen is opgebouwd. Een buitenste laag

cellen is sterk verdikt, het lumen is bijna geheel verdwenen.

Deze cellen zijn tafelvormig en gaan, terwijl zij aan de buikzijde en de zijvlakken van het zaad ongeveer zeshoekig zijn, nabij den verheven rand aan de rugzijde in een meer langgerekte gedaante over. (Vergel. Miquel Monog. Mel. pag. 39). Zij zijn geheel vercutiniseerd en vertoonen zeer fijne stippels. (Vergel. Pl. III, fig. 50); eerst door aanhoudend koken met salpeterzuur verliezen zij haar bruine kleur.

Hierop volgen twee lagen van platgedrukte cellen, zoodat op Dwrsdrsn. weinig van haar structuur te zien is. De hierop volgende laag is opgebouwd uit cellen, welke in haar omtrek nagenoeg overeenkomen met dien der buitenste cellen. Zij vertoonen onregelmatig verloopende banden, zoodat het geheel een netvormig aanzien verkrijgt: de banden zelve zijn bruingekleurd, (Vergel. Pl. III, fig. 51).

Een derde laag cellen, eveneens platgedrukt, ligt onmiddellijk tegen de kiem aan en omringt deze met een dun vlies. Deze cellen zijn van onregelmatig, polygonale gedaante, stemmen echter niet in haar omtrek overeen met de cellen der beide buitenste lagen. Hare oppervlakte is fijn gestreept, welke streping het gevolg is van zeer fijne bruin gekleurde verdikte lijsten. (Vergel. Pl. III fig. 52.

Aan den navel zijn deze drie lagen niet meer terug te vinden. Alleen de binnenste laag is ook daar nog aanwezig, de twee buitenste gaan echter over in een massa van onregelmatige cellen, sterk verdikt, maar nog met een duidelijk lumen, geheel het uiterlijk van steencellen vertoonend.

Deze cellen vullen den navel met een los weefsel op; zij laten gemakkelijker dan de overige zaadhuid het vocht door, zooals blijkt bij inwerking van het salpeterzuur, waarbij slechts enkele cellen van de kiem in de nabijheid van den navel zich hadden gekleurd. Overal elders had het salpeterzuur niet kunnen doordringen. Deze lagen van de zaadhuid zijn waarschijnlijk ontstaan door secundaire verdikking van de eivliezen. De binnenste laag zou ook uit twee cellen moeten bestaan; af en toe dacht ik dit ook te zien, echter nooit zeer duidelijk.

In het rijpe zaad is noch van endosperm, noch van perisperm een spoor te vinden. De geheele ruimte wordt door de kiem ingenomen, welke zelve nog op een vrij lagen trap van ontwikkeling staat. De kiem zelve is recht, de radicula is naar den navel toegewend (Vergel. Zuccarini l. c. pag. 652), en zeer weinig ontwikkeld, bijna niet

van het overige weefsel van de kiem te onderkennen. De cotyledonen zijn ongelijk van grootte, zoodat de top van de kiem eenigzins scheef tegenover het worteltje gelegen is. Van het stengelbeginsel is nog zoo goed als niets te bemerken. Het grootste gedeelte van de kiem wordt gevormd door het hypocotyle gedeelte, dat hier zeer sterk is aangezwollen.

De epidermis van de kiem is opgebouwd uit regelmatige tafelvormige cellen, terwijl het inwendige weefsel bestaat uit zeshoekige polygonale cellen die dicht aan elkander sluiten zonder tusschenruimte. (Vergel. Pl. III fig. 49). Van een vaatbundel of procambiale cellen is nog niets te bespeuren.

De cellen, voornamelijk van het inwendig weefsel, zijn sterk opgevuld met eiwit in den vorm van aleuronkorrels, en kleuren zich geel bij toevoeging van salpeterzuur, waardoor het binnentreden van het zuur door den navel, bij het macereeren, gemakkelijk was te constateeren.

Zetmeel viel niet aan te toonen; het overige cellumen werd door olieachtige druppels ingenomen. Bij behandeling met toluol loste de olie op.

Nu wij den bouw van het zaad hebben nagegaan, kunnen wij ons afvragen: waartoe dient deze sterke beschutting van den kiem?

De zaden bevinden zich bij rijpheid in bessen, welke onmiddellijk door haar roode kleur in het oog vallen, te meer daar zij tusschen de witte haren van het cephalium te voorschijn komen. Deze bessen zijn zeer saprijk en een gezocht voedsel voor verschillende vogels. De sterk verdikte zaadhuid zal de kiem dus beschermen tegen de inwerking van het maagsap, (Vergel. R. Marloth. Ueber mechanische Schutzmittel der Samen gegen schädliche Einflüsse von aussen. Engler Bot. Jahrbücher Bd. IV pag. 256 e. v.) Miquel (Monogr. Meloc. pag. 32) kon zich de dissemination moeielijk verklaren, volgens hem moest de moederplant te-loor gaan, of mechanische oorzaken, b. v. regen, de semina nuda verspreiden.

Door den navel zal het water het eerst binnendringen, maar ook eerst, wanneer het zaad langen tijd aan de inwerking van vocht is blootgesteld.

De gewone groeiplaatsen van *Melocacti* zijn meest droge plaatsen, en vooral in den beginne van zijn ontwikkeling, heeft een *Melocactus* veel vocht noodig. Zal het zaad dus ontkiemen en in een gunstigen

toestand komen om zich verder te ontwikkelen, dan is niet één tropische regenbui voldoende, om het benoodigde water toe te voeren, maar moet het zaad gedurende eenigen tijd in een aanhoudend vochtige omgeving verkeeren, waarin het geleidelijk vocht door den navel kan blijven opnemen. Juist aan deze inrichting van het zaad, gepaard met een kiemkracht, welke gedurende geruimen tijd, ja eenige jaren, kan blijven bestaan, is het mogelijk wel te wijten, dat in hun vaderland zelf zoo zeldzaam zeer jeugdige ontwikkelingsstadiën werden aangetroffen of beschreven.

De samenloop van omstandigheden, voor hun ontkieming benoodigd, komt slechts zelden voor, en zoo deze optreedt, ontwikkelt zich de kiem uiterst snel.

KIEMINGSGESCHIEDENIS.

Na verloop van 7 à 10 dagen ontkiemden de zaden van *Melocactus albispinus*; zij werden slechts op vochtige aarde gelegd en in een warme vochtige atmospheer geplaatst. Zaden uit pas gerijpte bessen ontkiemden het snelst, overjarig zaad minder snel.

Wanneer de jeugdige kiemplant voor den dag zal komen, wordt eerst de navel afgestooten, de binnenste lichtbruin gekleurde zaadhuid bevindt zich dan nog in haar geheel om de kiem, wordt echter weldra verscheurd en het worteltje treedt te voorschijn. Eerst is dit nog slechts een uiterst klein stompje: aan den hals ontstaan reeds onmiddelijk nadat het worteltje te voorschijn is gekomen rijkelijk wortelharen, waarmede het kiemplantje zich aan den bodem vasthecht. Nu neemt de kiem sterk in omvang toe, de zaadhuid barst verder open, en wordt nu somtijds onmiddellijk afgeworpen of wel mede omhoog geheven. In het laatste geval blijft hij den top der cotyledonen omringen, waardoor, wanneer de huid niet wordt verwijderd, deze zich geheel vormen naar het omgevende gedeelte en zich langzamer dan ontplooien.

De beide cotyledonen, welke, tegenover het sterk ontwikkelde hypocotyle lid, bijna geheel in het niet verdwijnen, zijn eerst nog slecht te herkennen. Zij doen zich voor als zwakke verhevenheden aan den top van het kogelronde lichaam, met een nauwe spleet tusschen beiden. Na vier of vijf dagen buigen zich de cotyledonen uit elkander, terwijl de eerste borstelgroepen zich gaan ontwikkelen.

De eigenlijke plumula is, gelijk wij reeds vroeger zagen, zeer weinig ontwikkeld. Op het oogenblik van aanleg der eerste borstelgroepen is de hypocotyle as zoo sterk mogelijk ontwikkeld, zuiver bolrond, in diameter afwisselend tusschen 2 en 4 mM.

Vergelijkt men de grootte der cotyledonen van *Melocactus* met die van naverwante geslachten, dan zijn zij hier wel het minst ontwikkeld. Te begrijpen is het dan ook, dat er over deze cotyledonen strijd is gevoerd, sommigen hen als zoodanig beschreven, anderen weder hen over het hoofd zagen. De Candolle (Revue de la Fam. d. *Cactees* l. c. pag. 21) zegt, eerst gemeend te hebben dat de hypocotyle as een enkele cotyledon voorstelde; later meende hij echter aan den voet hiervan twee kleine cotyledonen te vinden en beeldt deze ook af als daar geplaatst. (Zie Pl. VI fig. 9 l. c).

Zij zijn daar geteekend onder het hypocotyle lid; het zijn waarschijnlijk zijworteltjes die hij voor cotyledonen aanzag. Miquel (Mon.-Mel. pag. 25) toonde de onjuiste waarneming van De Candolle aan, en beschrijft zeer juist wat men werkelijk ziet. Vreemd is het dat, waar hij de cotyledonen zoo juist beschrijft en hen ook zoo noemt, hij het hypocotyle lid nog plumula blijft noemen. Na de Monographie van Miquel bleven de cotyledonen steeds als zoodanig beschouwd, en in de latere werken vindt men ook de benaming van hypocotyle lid voor het deel tusschen de cotyledonen en het worteltje gelegen.

De sterke grootte toename van het hypocotyle lid, sinds het uit het zaad te voorschijn trad, berust niet op een celdeeling. In het zaad zagen wij reeds het hypocotyle lid den hoofdinhoud vormen, de cellen waren daar zeshoekig of polygonaal met sterken eiwitachtigen inhoud en sloten zonder tusschenruimten nauw aan één.

Onderzoeken wij nu een pas ontkiemde plant, dan zijn de cellen niet meer polygonaal, maar bolvormig met groote intercellulaire ruimten. De inhoud is grootendeels verdwenen en vervangen door celvocht benevens chlorophylkorrels; ook werden eenige weinige zetmeelkorrels aangetroffen. De toename in grootte van de jeugdige kiemplant berust dus voornamelijk op strekking van reeds voorhanden zijnde elementen.

Maken wij een Dwrsdrsn door de hypocotyle as, dan vinden wij in het centrum eenige weinige spiraalcellen, aan alle zijden gelijkelijk door grootcellig parenchym omringd; hieraan grenst onmiddellijk de epidermis. Deze is hier gevormd uit tafelvormige cellen, met gegolfde zijwanden; tusschen hen in vindt men eenige huidmondjes verspreid. In het bovengedeelte verdeelt zich de centrale streng van spiraalcellen in twee takken, zwak ontwikkeld, die zich in de richting der cotyledonen begeven. De parenchymcellen kunnen somtijds behalve chloro-

phylkorrels nog een rood celvocht bevatten, wat dan aan de kiemplantjes een rood-achtige kleur geeft, bij verdere ontwikkeling verdwijnt deze spoedig.

Na ongeveer 14 dagen zijn de eerste vier borstelgroepen gevormd. Na een paar maanden heeft men reeds vrij groote plantjes, wier oppervlakte geheel met borstelgroepen overdekt is; de hoogte is dan reeds afwisselend tusschen 1 en 1.5 cM.

Bij deze ontwikkeling van het stamgedeelte wordt de hypocotyle as in den stam zelven opgenomen en is ten slotte, evenmin als de cotyledonen, terug te vinden. Hoe uit de kiemplantjes, waar de borstelgroepen nog op tuberkels zijn gezeten, langzamerhand geribde exemplaren voor den dag komen, zagen wij reeds vroeger; voor meerdere bizonderheden kunnen wij verwijzen naar de beschrijving van Suringar (l. c. pag. 412).

Ook hier zien wij dus weder, dat de ontwikkeling onmiddellijk na de ontkieming, evenals deze zelve, grootendeels afhangt van den voortdurenden toevoer van water, en dus vocht en geen drooge hitte, hoofdfactor is voor gunstigen groei van de kiemplant.

SLOTBESCHOUWINGEN.

Recapituleeren wij in gedachte, hetgeen in de voorgaande pagina's is behandeld, dan vinden wij daar hoofdzakelijk beantwoord de vraag: hoe is een *Melocactus* opgebouwd, hoe is deze gereduceerde cactusvorm aan minder gemodificeerde vormen verwant. Met het „waarom" hielden wij ons tot nu toe nog weinig bezig; laten wij nu beproeven na te gaan of bodem en klimaat, of andere omstandigheden ons ook kunnen verklaren, waarom een *Melocactus* juist den ons bekenden vorm heeft aangenomen en geen anderen.

De geographische verspreiding van het geslacht *Melocactus* is beperkt tot Centraal- en Zuid-Amerika met de eilanden, welke verspreid liggen in de Caraïbische Zee. Het centrum van ontwikkeling, de bakermat van het geslacht is op of nabij onze beneden-windsche eilanden, misschien in een verzonken landstreek, welke zich tusschen St. Thomas en Curaçao uitstrekte, te zoeken (Vergel. Suringar l. c. pag. 131). Hoe de natuurlijke gesteldheid van bodem en klimaat in die streek is geweest, kunnen wij op zekere gronden niet meer zeggen; des te beter bekend zijn de onherbergzame oorden, de tegenwoordige groeiplaatsen van de *Melocacti*. Zoowel de hoogplateau's van Mexico als de minder uitgestrekte naakte koraalrotsen, welke de kustgebergten van onze W. I. eilanden beneden den wind vormen, doen ons tafereelen aanschouwen van een heftigen strijd om het bestaan, gevoerd door enkele verharde en verschrompelde, meestentijds bladlooze gedoornde vertegenwoordigers van het plantenrijk, op een bodem, die hardnekkig alle voedsel weigert, waar stroomend water ongekend is.

Geen spoor van water, geen schaduwrijke plek vinden wij daar, welke voor de verschroeiende zonnehitte kan beschermen; is het wonder, dat de natuur daar vormen voortbrengt, vreemd van uiterlijk en afwijkend in bouw van alles wat in een tropisch klimaat mag verwacht worden. In deze dorre oorden, waar somtijds jaar in, jaar uit, de regen op zich laat wachten, vinden wij de *Melocacti* hun stekelig gedoornd lichaam tusschen de scherpe kanten en punten van den koraalkalk verheffen. Jaren lang kan op de eilanden geen druppel water vallen, tot plotseling een hevige tropische regenbui alles voor een korten wijle doornat maakt om even snel voorbij te trekken als de hevigheid, waarmede het hemelwater nederdaalde, groot was.

De naakte rotsen, van allen humus ontdaan, hebben bij deze stortvloeden geen voordeel, alles vloeit even snel weder weg of verdampt weder onder den nimmer falenden zonneschijn. Slechts even, gedurende zeer korten tijd, beproeft eene groene vegetatie te ontluiken, maar snel verdort deze weder bij gebrek aan water. Een voortdurende regenperiode, welke eenige weken, ja maanden, aanhoudt, is zoo goed als onbekend op onze West-Indische eilanden. Slechts bij groote tusschenpoozen dalen weldadige regenbuien neder en zoo goed als de volwassen *Melocacti* deze kunnen ontberen, zoo noodzakelijk zijn deze voor de ontkiemde plant, in hare eerste levensdagen. Toen wij deze eilanden in 1885 bezochten, had de regen reeds nagenoeg anderhalf jaar op zich doen wachten. Slechts grauwe kalkrotsen of roodbruine diabasheuvels vertoonden zich aan ons oog, wier eentonigheid door een grauwgroenen *Cereus* of verschrompelden dividiviboom (Libidibi coriaria) werd afgebroken. Vreemd was het dus niet, dat geen jeugdige *Melocacti* werden aangetroffen, slechts exemplaren welk hun primitief stadium te boven waren, werden gevonden. De gansche vegetatie verkeerde in een staat van gedwongen rust, en met groote moeite werd een kommervol bestaan voortgesleept door de enkele individuen, welke in staat waren aan deze uitputting het hoofd te bieden.

Voor de kieming, voor het openspringen van het zaad, zoowel als voor de ontwikkeling van de kiemplant, is vocht noodig. Een dunne epidermis bedekt slechts den jeugdigen *Melocactus*. Wel zal de kogelvormige gedaante van de hypocotyle as, die het grootste deel inneemt van de plant, deze tot voordeel strekken, door met een zelfde volumen een minimum van oppervlakte aan de verdamping bloot te stellen; maar een verschroeiende zon is toch het verderf voor de kiemplant. Eerst

wanneer de collenchymlaag onder de epidermis zich begint te ontwikkelen, treedt de plant in een toestand, waarin hij in staat is, aan de verdamping het hoofd te bieden, maar toch is ook dan nog een geringe verdamping beter dan te sterke.

Exemplaren van nagenoeg denzelfden ouderdom, ongeveer zes jaar oud, verbleven gedeeltelijk in de vochtige atmospheer van een kweekkas, voor een ander deel in de droge warmte van een succulentenkas; beide verkeerden in goede gezondheid de eerste waren echter helder groen gekleurd met vol, opgezet lichaam, met goed gevulde ribben; terwijl het exemplaar, dat in de droge atmospheer was opgegroeid, een meer grauwachtige kleur en een gerimpeld lichaam vertoonde. De collenchymlaag was dus nog niet sterk genoeg om het lichaam gespannen te houden en de meer of minder sterke opzwelling van het onderliggend parenchym, in verband dus met den toevoer van water, was nog een voorwaarde van goede ontwikkeling. Zelfs exemplaren van dezelfde grootte als deze zesjarige, hier te lande gekweekt, werden door ons niet in hun vaderland gevonden: waarschijnlijk verloopt onder de natuurlijke gunstige omstandigheden, de ontwikkeling veel sneller dan onder de kunstmatige welke hun hier kunnen geboden worden.

In de volwassen plant vinden wij een zeldzaam schoone aanpassing aan alle uiterlijke invloeden. Deze is door de natuur op alle mogelijke wijzen beschermd. Of de dorens dienen als verweeringsmiddel tegen den aanval van dieren, of het een middel is om de dorstige ezels en geiten, welke zich aan hun saprijk parenchyn zouden willen laven te verdrijven, meen ik te mogen betwijfelen, Beter dunkt mij de verklaring, om in de vorming der dorens het streven terug te vinden om een minimum van verdampende oppervlakte te vormen. De rolronde vorm en hun bouw zijn zoovele beletsels voor de verdamping; interessant zoude het zijn om na te gaan of in verband met de vochtigheid ook de reductie der bladen bij de *Cacteen* gelijken tred houdt en of de *Melocacti* met het minst aantal dorens, dus de meest gereduceerde vorm als het hoogst ontwikkeld mag beschouwd worden. De sterke ontwikkeling van het collenchym verhindert ten eenenmale alle verdamping, welke niet wordt gereguleerd door de huidmondjes; tevens is alleen collenchym op de wijze zooals het hier voorkomt in staat, om het licht in voldoende mate ter assimilatie door te laten. De werking van de huidmondjes behoeven wij hier niet nader te verklaren om er van

verzekerd te zijn, dat van die zijde geen verspilling van water zal gebeuren.

De sterke ontwikkeling van het hypodermale weefsel kan ons tevens doen begrijpen, waarom wij geen mechanische weefsels, geen vezels of dergelijke in het inwendige van den *Melocactus* aantreffen. Waarom de vaatbundels door geen schede zijn omgeven? Het zou slechts verspilling van het kostbare voedsel zijn, dat in zoo geringe mate wordt toegevoerd, wanneer, behalve het collenchym, dat een vast stevig omhulsel vormt, waarin het inwendige parenchym een steun kan vinden, nog meer verdikte elementen voorkwamen. Een schoon voorbeeld, hoe de stevigheid van een mechanisch weefsel te verbinden is met een physiologische functie van hetzelfde weefsel. Waar collenchym van geen nut zoude zijn, waar licht niet behoeft toe te treden en toch voor waterverlies voorzorgen moeten genomen worden, daar treden of kurkweefsel of wolharen op, om deze rol over te nemen.

Alleen het eerste vinden wij aan het grondvlak, waar het tevens dit, evenals den wortel, op uitnemende wijze beschermt tegen verwonding aan de scherpe kanten, die de bodem van alle zijden dreigend naar den *Melocactus* verheft. Verbonden met de wolharen vinden wij het kurkweefsel in het cephalium.

Daar wordt de verdamping van het teedere weefsel, dat gedurende langen tijd in meristematischen toestand verwijlt, op uitstekende wijze beschermd. Maar kurkweefsel zoude nog onvoldoende zijn, slechts wolharen, lange wolharen, welke de bloem slechts even buiten zich laten te voorschijn komen, zijn in staat om deze naar behooren te beschermen. Van alle zijden door de luchthoudende haren omgeven, welke zelve weinig luchtverversching zullen toelaten, zijn de bloemen alleen in de binnenvlakte der keel, dus aan de binnenzijde der bloembladen, aan verdamping blootgesteld; en juist daar vinden wij zoo goed als geen huidmondjes.

Het ver verspreide wortelnet, dat zich overal tusschen de spleten en voegen van de kalkrots in begeeft, zal, waar het nog mogelijk is, water opzuigen, sterk kalkhoudend water. Is de kalk in overmaat, het oxaalzuur maakt het onschadelijk, en doet het als kristalsterren bijdragen tot de stevigheid. De slijmcellen dienen, om het met zooveel moeite verworven water vast te houden, het sterk ontwikkelde parenchym, geen luchtholten, is der plant van voordeel. Vinden wij wel ergens, tenzij bij de *Cacteen*, een plant inwendig en uitwendig op zoo uit-

nemende wijze beschut tegen waterverspilling, maar tevens gebouwd als waterreservoir. Zelfs in de grootste droogte is de *Melocactus* saprijk en inwendig vol vocht. Hoe meer vocht het lichaam kan bergen, hoe beter voor de plant, vandaar dus de kogelvorm, door het lichaam aangenomen, welke in staat is een groote massa waterhoudend parenchym te bevatten, en uitwendig zoo gering mogelijk van oppervlakte is.

Vreemd, zeer vreemd is het, dat, waar deze plant gedurende de eene periode aan een vochtige atmospheer en veel water behoefte heeft, een andere periode kan worden doorstaan, waarin geen drop water voor de verdere ontwikkeling noodig is. Nog vreemder, of beter, nog natuurlijker is het, dat deze plant juist daar voorkomt waar deze voorwaarden vervuld zijn als nergens anders. Centraal-Amerika en de West-Indische eilanden zijn niet alleen plaatsen waar de *Melocacti* kunnen voorkomen: maar ook, zoo een afzonderlijke studie van klimaat en regenval en van den bouw van den *Melocactus* gemaakt werd, zouden wij tot de gevolgtrekking komen dat de *Melocacti* daar ter plaatse moeten voorkomen.

Deed de morphologische beschouwing van dit zoo interessante geslacht MIQUEL uitroepen „Quanta formae constantia in tanta partium difformitate," ons dwingt de anatomische bouw en de ontwikkeling een kreet van bewondering af voor dit uitnemend voorbeeld van aanpassing aan uitwendige omstandigheden, in dezen zoo fel gevoerden *struggle for life*.

VERKLARING DER PLATEN.

Plaat I.

Fig. 1. *Melocactus spec.* Dwrsdrsn. door den top van een jeugdigen wortel. Vergr. ± 100.

a. epidermis met wortelharen.

b. kernscheede, cellen aan de buitenzijde iets verdikt.

c. procambium-bundel.

Fig. 2. *Melocactus spec.* Dwrsdrsn. door een ouder gedeelte van den zelfden wortel als fig. 1. Vergr. ± 150.

a. de oorspronkelijke kernscheede (fig. 1*b*.) waartegen de epidermis is aangedrukt.

b. phellogeen.

c. phloeëm-gedeelte van den vaatbundel.

d. xyleem-gedeelte „ „ „

e. kristalster van oxaalzuren kalk.

Fig. 3. *Melocactus spec.* Dwrsdrsn. door een ouderen wortel. Vergr. ± 100.

a. houtbundels aan den omtrek door het zeefgedeelte omgeven.

b. parenchymcellen geleidelijk overgaande, in

c. verkurkte cellen met blauwachtigen weerschijn.

d. oorspronkelijke kernscheede (Vergel. fig. 1*b* en fig. 2*a*).

Fig. 4. *Melocactus spec.* Dwrsdrsn. door het houtgedeelte van een ouderen wortel. (fig. 3*a*) Vergr. ± 400.

a. houtvaten in het centrum.

b. mergstralen.

c. secundair houtgedeelte

d. zeefgedeelte aan den omtrek der houtbundels.

Fig. 5. *Melocactus spec.* Dwrsdrsn. door een gedeelte van den hoofdwortel, met secundair periderm. Vergr. ± 400.
a. uiteinde van den houtbundel.
b. parenchym.
c. phellogeen.
d. secundair periderm, met afwisselend dun- en dikwandige kurkcellen.

Fig. 6. *Melocactus spec.* Dwrsdrsn. door het secundair periderm aan het grondvlak. Vergr. ± 100.
a. platgedrukte primaire epidermis.
b. kurkweefsel.
c. phellogeen.
d. collenchym.

Fig. 7. *Melocactus spec.* Kiemplant, epidermis met huidmondjes.

Fig. 8. *Melocactus spec.* Kiemplant, dwrsdrsn. door de epidermis.

Fig. 9. *Melocactus spec.* Dwrsdrsn., epidermis van het stamgedeelte. Vergr. ± 200.
a. cuticula.
b. epidermis cellen.
c. collenchym.

Fig. 10. *Melocactus spec.* Huidmondje dw. Vergr. ± 400.
a. sluitcel.
b. bijcel.

Fig. 11. *Melocactus spec.* Epidermis, huidmondje met bijcellen.

Fig. 12. *Melocactus leucacanthus.* Dwrsdrsn., epidermis en collenchym van den stam.
a. epidermis.
b. collenchym.
c. palissade parenchym.

Fig. 13. *Melocactus leucacanthus* Parenchym met slijmcellen van een jeugdig bloemblad.
a. slijmcel, met nog schuimig protoplasma.
b. in de slijmmassa beginnen zich concentrische lagen te vertoonen, de massa heeft zich van den wand teruggetrokken.
c. de inhoud is nagenoeg geheel in slijm overgegaan.

Fig. 14. *Melocactus spec.* Dwrsdrsn. door een gedeelte van den vaatbundelcylinder in het stamgedeelte.
a. cambiaal gedeelte met verspreide kristalsterren.
b. houtgedeelte (ring- en spiraalvaten).

Fig. 15. *Melocactus spec.* Dwrsdrsn. door een vaatbundel die zich naar de peripherie begeeft. Vergr. ± 400.
a. houtgedeelte
b. zeefgedeelte.

Plaat II.

Fig. 16. *Melocactus leucacanthus.* Dwrsdrsn. door een afzonderlijken vaatbundel uit den stamcylinder. Vergr. ± 200.
a. spoelvormige vezels.

Fig. 17. *Melocactus leucacanthus.* Afzonderlijke vaatbundel, Dw. Het gedeelte *a* fig. 16 sterker vergr. ± 400.

Fig. 18. *Melocactus spec.* Lgtdrsn. door den vaatbundelcylinder, aantoonend de wijze van uittreden van een vaatbundel die zich naar een der dorengroepen van het grondvlak begeeft.
a. zeefgedeelte van den vaatbundelcylinder.
b. houtgedeelte „ „ „
c. uitgerekte spiraalvaten.

Fig. 19. *Melocactus spec.* Lgtdrsn. door een jonge dorengroep (schematisch). Vergr. ± 100.
a. dorens.
b. haren.
c. collenchymatische laag samenhangend met
d. collenchym onder de epidermis.
e. kurkweefsel.

Fig. 20. *Melocactus spec.* Lgtdrsn. door de basis van een jongen doren. Vergr. ± 200.
Overgang van kurkweefsel in prosenchymatische vezels.

Fig. 21. *Melocactus spec.* Epidermis van een jongen doren. Vergr. ± 100.

Fig. 22. *Melocactus flexilis.* Inplanting van een volwassen dorengroep op het midden van een rib.

a. peripherisch kurkweefsel.
b. dikwandige kurkcellen.
c. subepidermaal collenchym.
d. rand van afschilferende vezels.

Fig. 23. *Melocactus flexilis.* Dwrsdrsn. door het kurkweefsel onder den centralen doren (fig. 22*b*). Vergr. ± 400.

a. collenchym.
b. kurkweefsel.

Fig. 24. *Melocactus spec.* Halfschematische voorstelling van den aanleg van het eerste paar dorengroepen in opeenvolgende stadiën.

a. stam-vegetatiepunt.
b. oksel-vegetatiepunt.
c. cotyledonen.

Fig. 25. *Melocactus spec.* Zeer jeugdige doren.

Fig. 26. *Melocactus albispinus.* Jonge dorengroep.

Fig. 27. *Melocactus albispinus.* Dwrsdrsn. door den stamtop, met den aanleg der zijdelingsche dorengroepen in de oksels (de haren zijn weggelaten).

a^1 en a^2 bladvoet.
b^1 en b^2 okselknop (aanleg der dorens).
c. stam-vegetatiepunt.

Fig. 28. *Melocactus albispinus.* Dwrsdrsn. door het midden van een jeugdige dorengroep, met het uiteinde der spiraalvaten.

Fig. 29. *Melocactus spec.* Dwrsdrsn. door den stamtop. (Zie beschrijving in den tekst).

a^1, a^2, a^3 en a^4 bladvoet.
b^1, b^2 en b^3 okselknop.

Fig. 30. *Melocactus euryacanthus.* Dwrsdrsn. door het buitenste deel van het cephalium.

a. secundair periderm.
b. gerimpeld gedeelte met sterke collenchym-ontwikkeling.

c. het uiteinde van een stamrib.

d. cephalium knobbel met sterke ontwikkeling van het kurkweefsel.

e. normale tuberkels.

Fig. 31. *Melocactus curyacanthus.* Dwrsdrsn. door het gedeelte van het cephalium tusschen *b* en *d* fig. 30.

a. kurk.

b. collenchym.

c. slijmcel.

d. collenchymatoïdisch weefsel.

Fig. 32. *Melocactus leucacanthus.* Inplanting van een borstel uit het cephalium. Vergr. ± 400.

a. collenchymatoïdisch weefsel.

b. kurkweefsel.

c. parenchym.

Plaat III.

Fig. 33. *Melocactus spec.* Dwrsdrsn. door een cephaliumborstel. Vezels van polygonale gedaante, met duidelijken middenlamel.

Fig. 34. *Melocactus spec.* Dwrsdrsn. door een cephaliumborstel. De dunwandige cellen aan de buitenzijde vormen de epidermis.

Fig. 35. *Melocactus spec.* Dwrsdrsn. door een cephaliumborstel. Samengevallen vezels, met hier en daar nog vezels, die een lumen vertoonen.

Fig. 36. *Melocactus curyacanthus.* Dwrsdrsn. door het vegetatiepunt van het cephalium. De jonge knobbels zijn voorzien van duidelijke bladlamina aan hun voet iets ingesnoerd, en dragen den aanleg der borstels op de zijde naar het centrum toegekeerd. (Het pijltje duidt het centrum aan).

a. bladlamina.

b. borstels.

Fig. 37. *Melocactus euryacanthus.* Jeugdige cephaliumknobbel met den aanleg van borstels en bloem.
a. blad.
b. aanleg borstel.
c. aanleg der bloem.

Fig. 38. *Melocactus leucacanthus.* Verdroogde bloem op den top van een cephaliumknobbel gezeten.
a. kurkweefsel.
b. collenchym.
c. parenchym.

Fig. 39. *Melocactus stellatus.* Top van een jong bloemblad met slijmcellen en kristalsterren.
a. slijmcellen.

Fig. 40. *Melocactus Koolwijkianus.* Uiteinde van een helmknop.
a. helmbindsel.
b. pollen.

Fig. 41. *Melocactus Koolwijkianus.* Pollenkorrel, de intine is uitgetreden.

Fig. 42. *Melocactus euryacanthus.* Lgtdrsn. van een jeugdige bloem.

Fig. 43. *Melocactus leucacanthus.* Dwrsdrsn. door het vruchtbeginsel.

Fig. 44. *Melocactus leucacanthus.* Eitje Vergr. ± 25.

Fig. 45. *Melocactus leucacanthus.* Eitje, sterker vergroot.
a. raphe.
b. micropyle.

Fig. 46. *Melocactus leucacanthus.* Eitje Dw. Micropyle.
a. exostomium.
b. endostomium.
c. embryozak.
d. kernweefsel.

Fig. 47. *Melocactus leucacanthus.* Dwrsdrsn. door een eitje.
a. embryozak.
b. raphe.
c. eerste eivlies.
d. tweede eivlies.
e. kernweefsel.

Fig. 48. *Melocactus leucacanthus*. Dwrsdrsn. door een eitje (gedeelte van fig. 47 sterk vergr. ± 400).

a. embryozak.
c. eerste eivlies.
d. tweede eivlies.
e. kernweefsel.

Fig. 49. *Melocactus spec.* Zaadkorrel weinig vergroot.

a. navel.

Fig. 50. *Melocactus spec.* Zaad Dw.

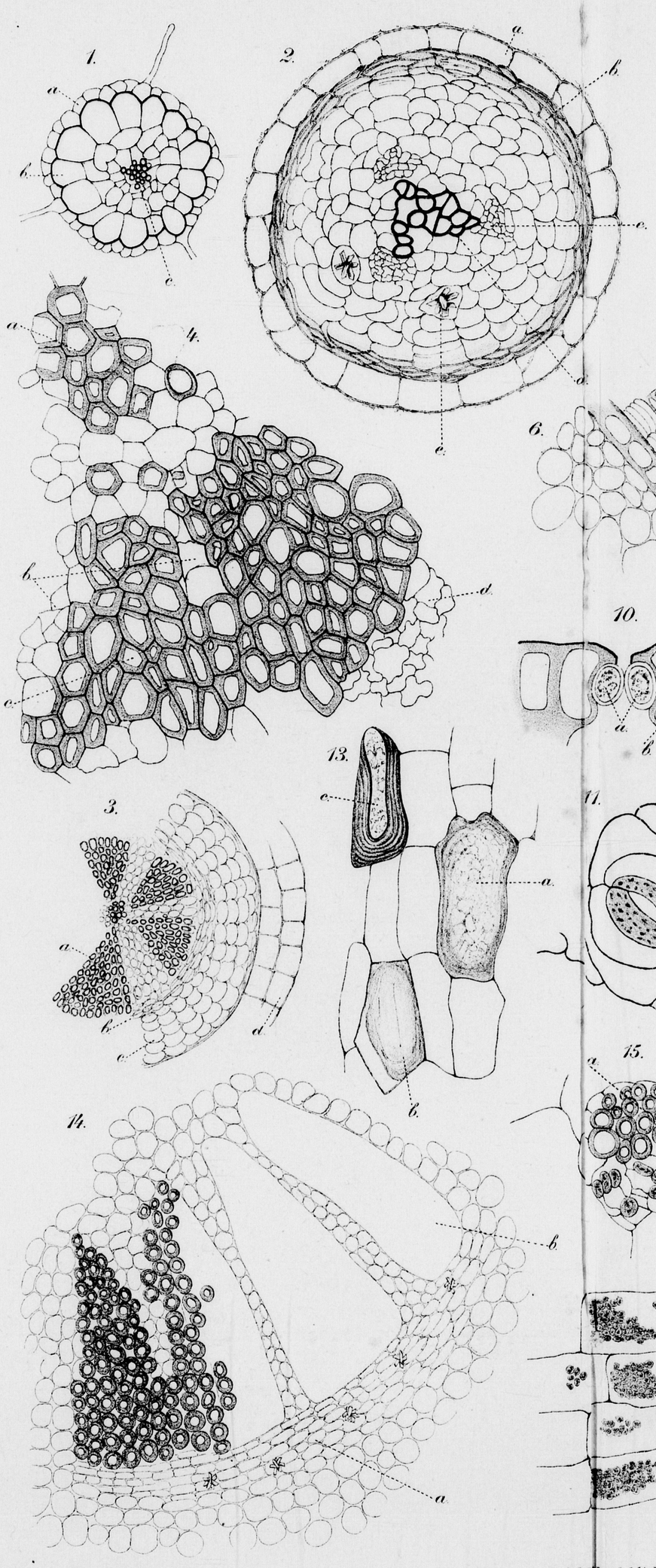
a. buitenste zaadhuid.
b. middelste „
c. binnenste „
d. navel „
e. epidermis van het embryo.

Fig. 51. *Melocactus spec.* Buitenste zaadhuid. Vergr. ± 400.

Fig. 52. *Melocactus spec.* Middelste zaadhuid. Vergr. ± 400.

Fig. 53. *Melocactus spec.* Binnenste zaadhuid. Verg. ± 400.

(Alle figuren zijn geteekend met de camera lucida.)

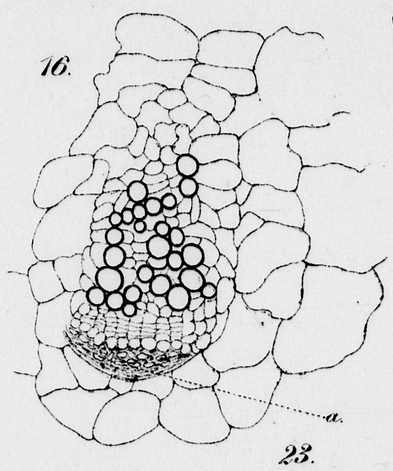


J. van Breda de Haan del.

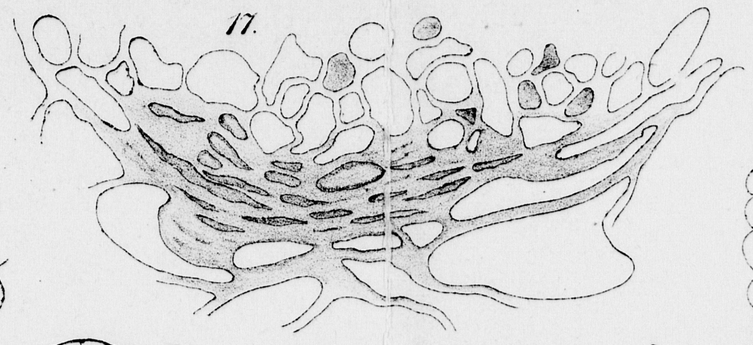
A.J.J. Vendel lith.

P.W.M. Trap impr.

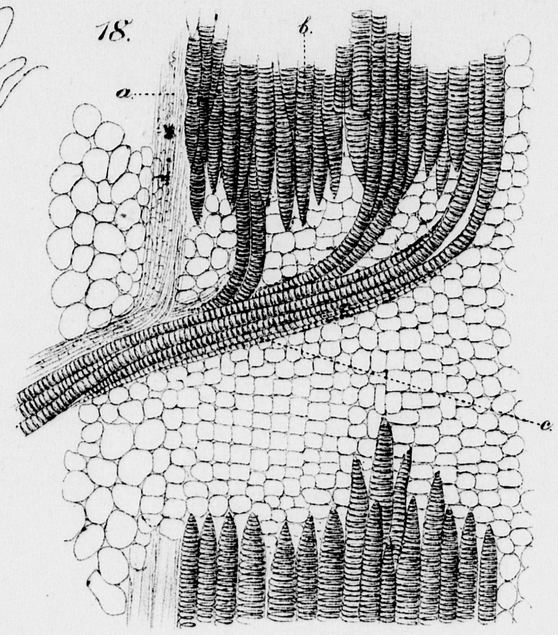
16.



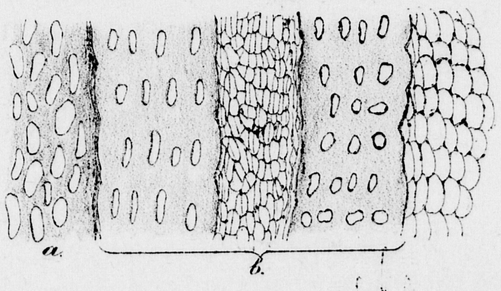
17.



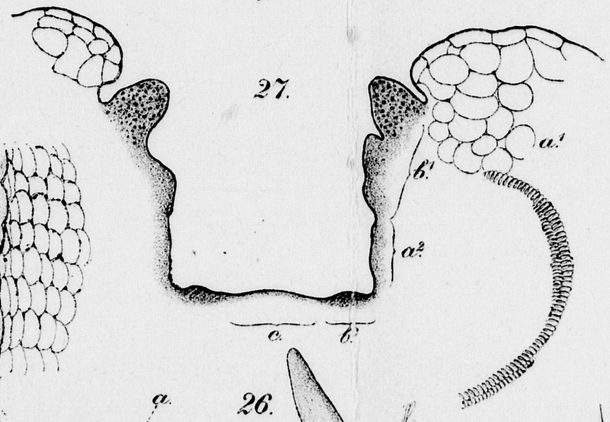
18.



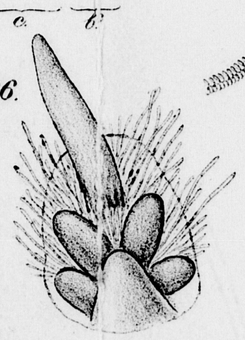
23.



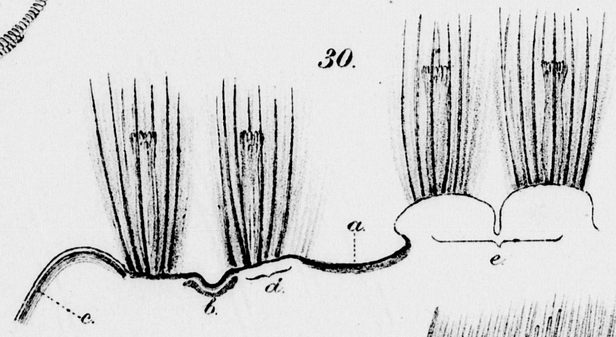
27.



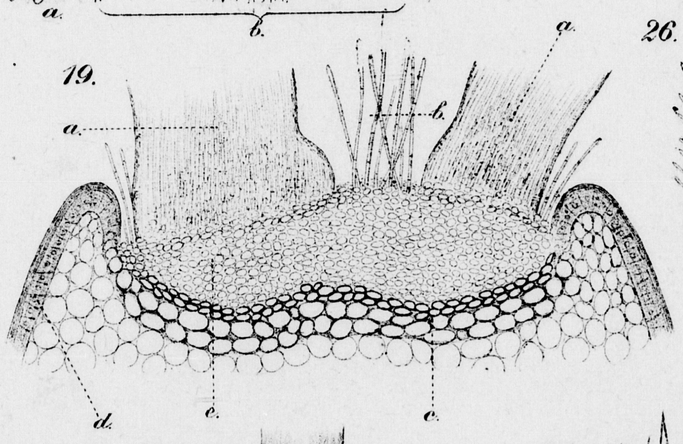
26.



30.



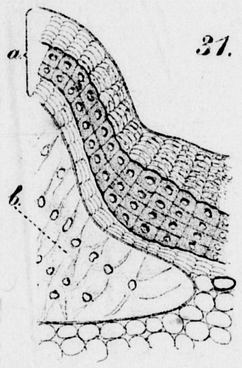
19.

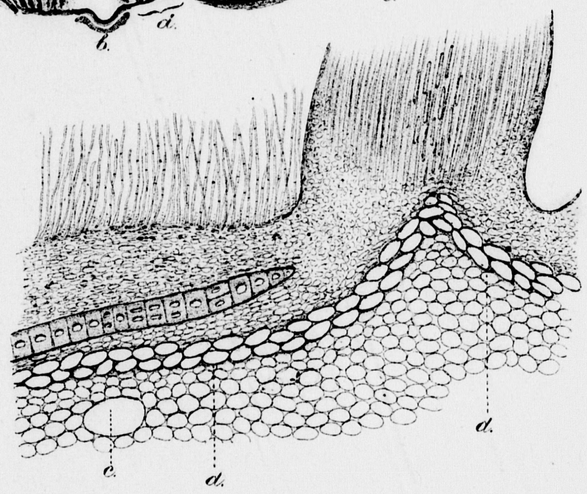


20.

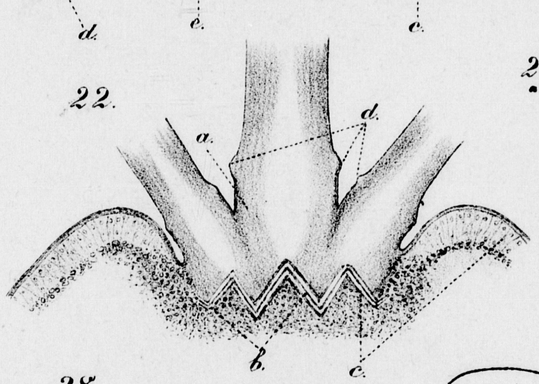


21.

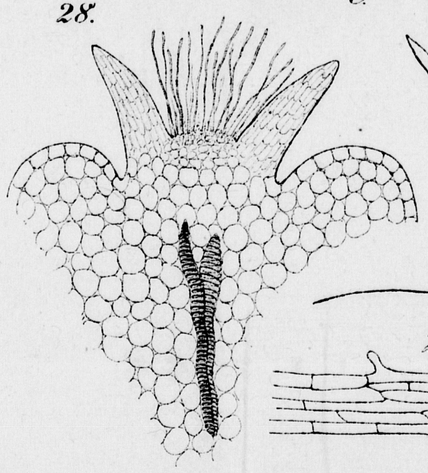




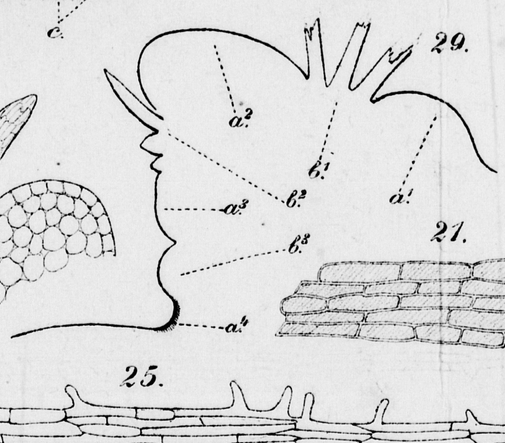
22.



28.

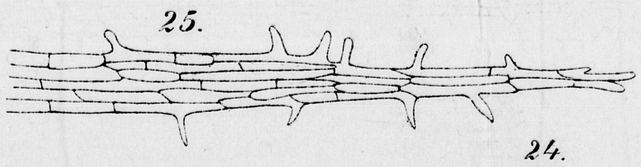


29.

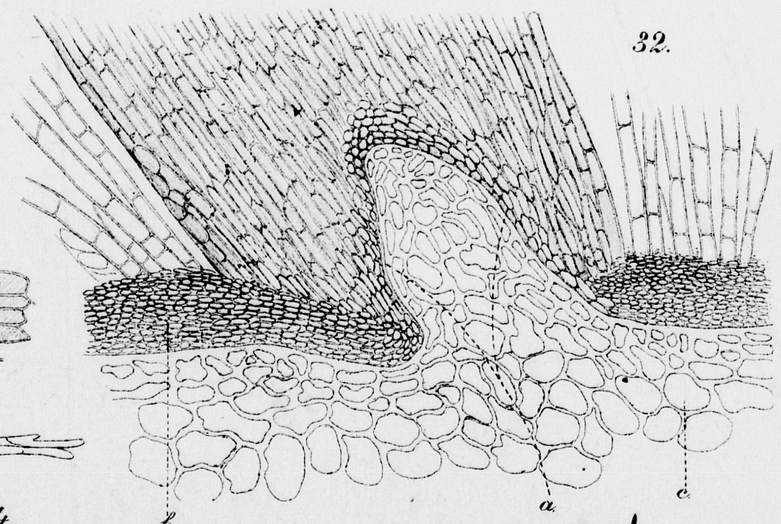


21.

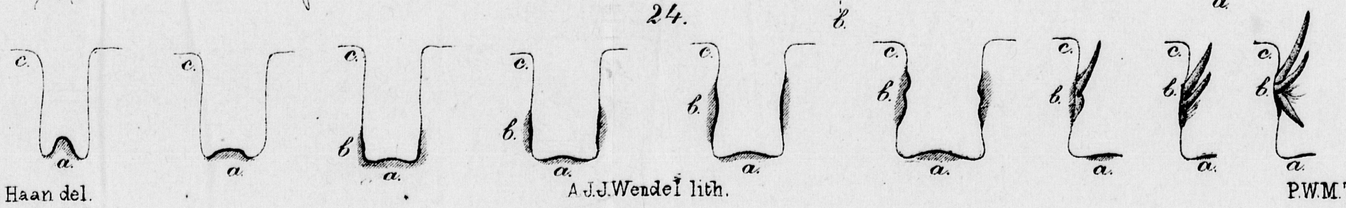
25.



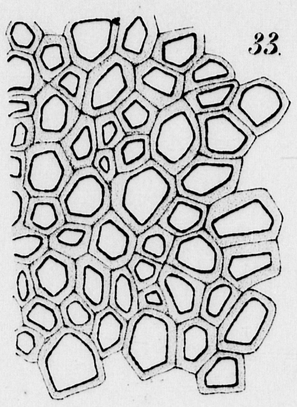
32.

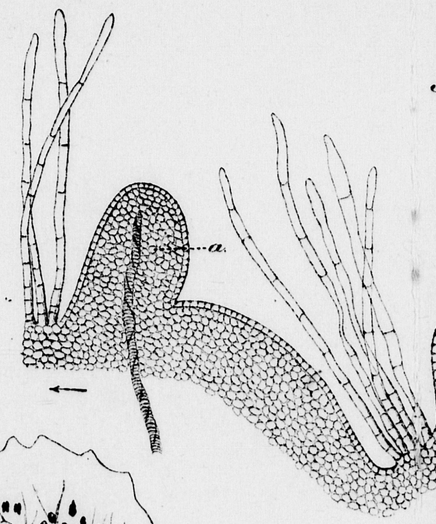


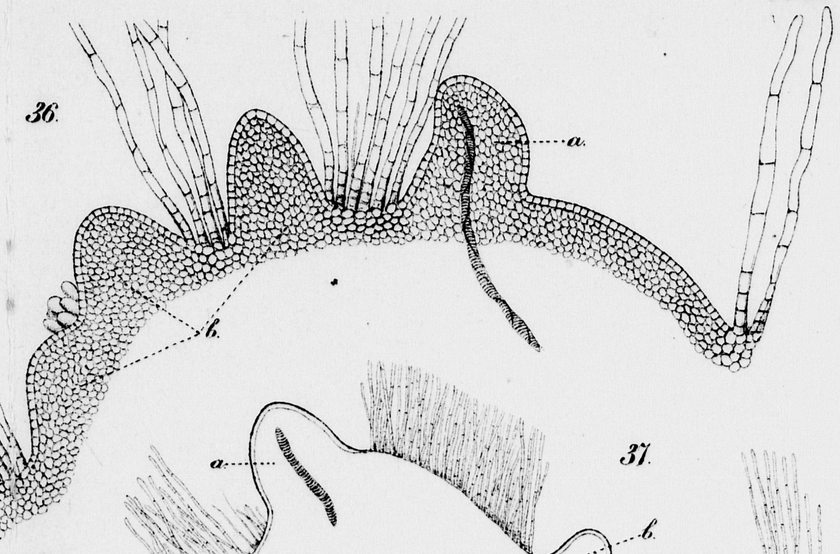
24.

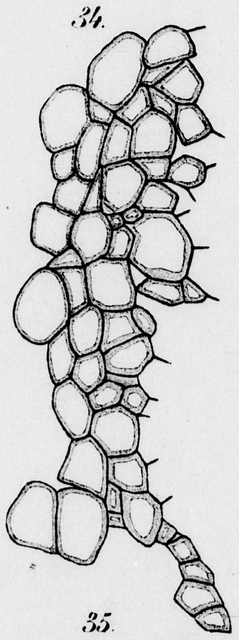


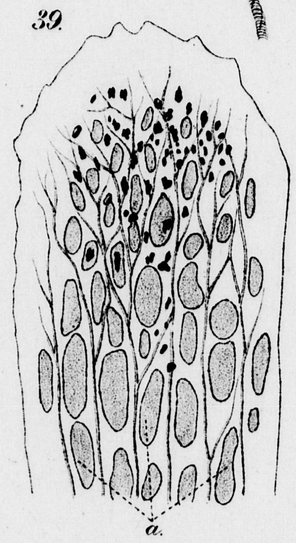
J.van Breda de Haan del. A.J.J.Wendel lith. P.W.M.Trap impr.


33.

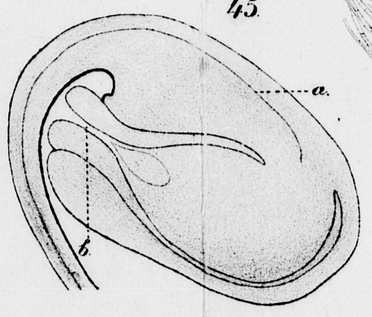

a.

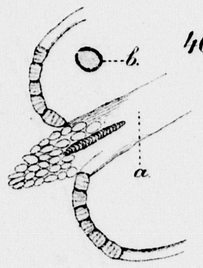

36.
a.
b.

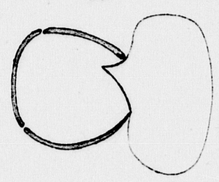

34.

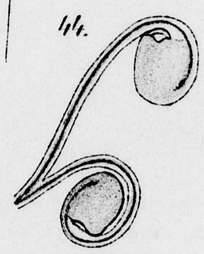

39.
a.

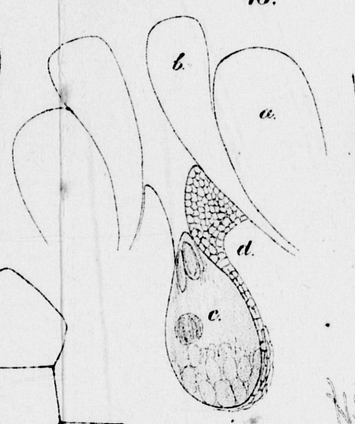
a.
37.
b.
c.
b.

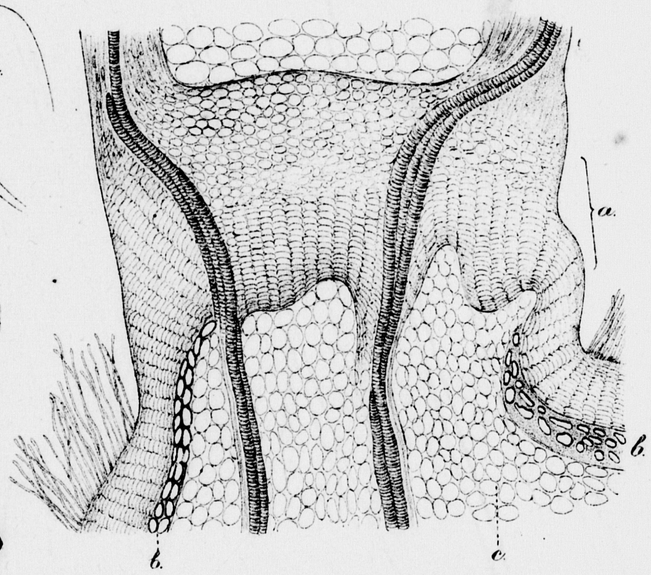

45.
a.
b.

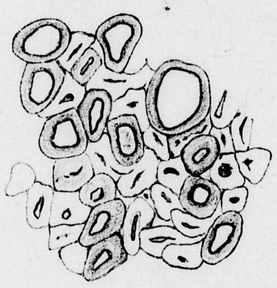

b.
40.
a.

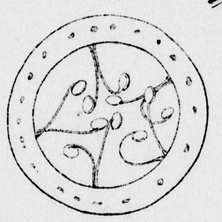

41.

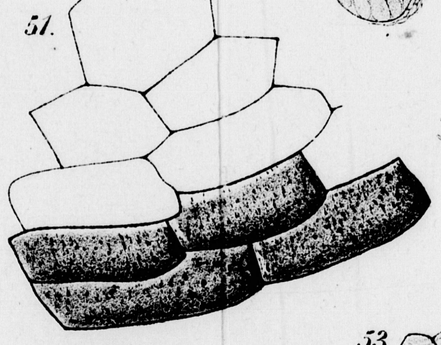

44.

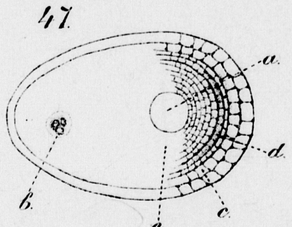

46.
b.
a.
d.
c.

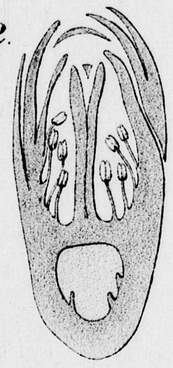

38.
a.
b.
b.
c.

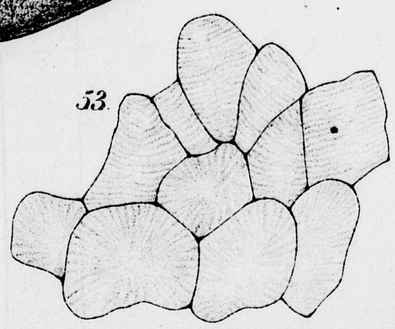

35.

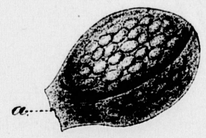

43.

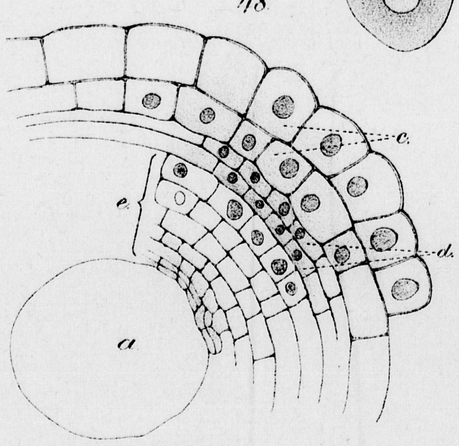

51.

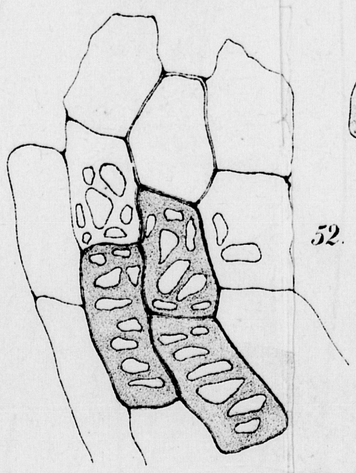

47.
a.
d.
b.
e.
c.

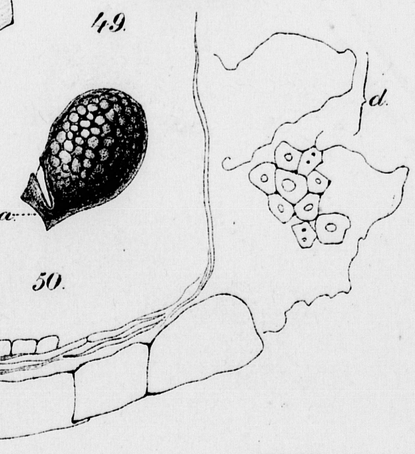

42.

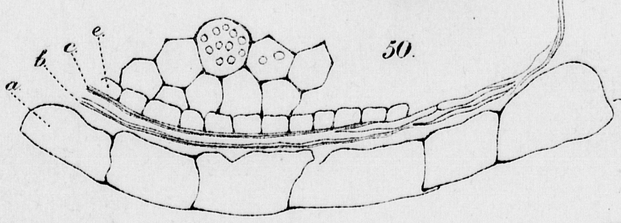

53.


a.


48.
c.
e.
d.
a


52.


49.
d.
a.


50.
a.
b.
c.
e.

J. van Breda de Haan del.

A. J. J. Wendel lith.

P. W. M. Trap impr.

STELLINGEN.

I

De *Melocacti* bezitten bladeren.

II

Phyllogenetisch zijn de geribde *Cactëen* de jongste vorm.

III

Het geographisch middenpunt der *Melocacti* is gelegen in de nabijheid van Aruba.

IV

Bij *Caulerpa prolifera*, dienen de protoplasmabalken om de bladvakten gescheiden te houden.

V

De lichtfunctie van *Photobacterium* is een levensproces.

VI

De *Characeae* behooren van de groep der *Thallophyten* gescheiden te worden.

VII

Parasitisme is ontstaan uit symbiose.

VIII

Verworven eigenschappen zijn niet erfelijk.

IX

De richtingsblaasjes zijn indifferente cellen.

X

De uitvoeringsgang der mannelijke geslachtsklier bij de Beenvisschen is niet homoloog met het vas deferens bij de andere Vertebrata.

XI

De zwemblaas bij de visschen is een gedegenereerd ademhalingsorgaan.

XII

Sigillariën zijn archegoniaten.

XIII

Diamanten worden op groote diepte onder de aardoppervlakte gevormd.

XIV

Darwin's verklaring van het ontstaan der koraalriffen is de beste.

XV

De kerndraden zijn vermoedelijk de dragers der latente erfelijke eigenschappen.

XVI

De voorstelling, als zoude elke eigenschap haar eigen stoffelijke drager hebben, strekt tot verklaring van vele feiten.

SGU